

Persoonlijkheden bij dieren: hoe kan deze variatie  
blijven bestaan?



E.F. Penning  
Student number: 1801058  
Bachelor scriptie herfst 2011  
Begeleider: J.M. Tinbergen

## Inhoud

<i>Abstract</i>	3
<i>Introduction</i>	4
<i>Achtergrond</i>	4
Wat zijn persoonlijkheden?	4
Genetische basis	5
<i>Empirie</i>	6
Flexibiliteit en context	6
Koolmezen	7
Bluebird	7
Frequentie afhankelijke selectie?	8
<i>Populatie structuur</i>	8
Pumpkinseed sunfish	8
Soortsvorming?	9
Bluebird	9
<i>Discussie en Conclusie</i>	10
<i>Literatuur</i>	13

## **Abstract**

Polymorphisms occur in nature. Aside from the famous morphological polymorphism in the peppered moth *Biston bitularia* (Cook et al. 1999) polymorphisms are also recognisable in animal behaviour. Animal personalities are consistent individual differences in suites of correlated behaviours (Réale et al. 2007). Correlated behaviours can vary within and between individuals of a species, leading to a broad spectrum of variable animal personalities that are known to have a genetic background. Animal personality can be either flexible or non-flexible, both types are present in nature. Differential selective advantages and frequency dependent selection are thought to be responsible for the fact that animal personalities can persist in nature. However, recent studies have contradicting results which makes it hard to draw conclusions about frequency dependence being a mechanism for maintaining variation in personalities. How personalities persist in nature therefore remains a question to be answered.

## **Introduction**

Explaining behavioural variation is one of the main goals of biology. Different behaviours serve different functions and it is an important goal of behavioural ecology to pinpoint what the costs and benefits of behaviour are (Krebs & Davies 1993). In morphological traits we know that polymorphism may occur. Different colour morphs may exist in one species (buzzards: Boerner et al. 2009, lizards Sinervo et al. 2003, peppered moth: Cook et al. 1999). This phenomenon has recently got more attention in behavioural studies as well. Aggression, exploration, boldness all have shown to vary widely between individuals of a species. Moreover even individually consistent combinations of these traits coexist in natural populations (Sinervo 2001). They are called personalities. Personalities are defined as: consistent individual differences in suites of correlated behaviours (Réale et al. 2007). Personalities are similar to what we call behavioural polymorphisms. Frequency dependent selection is a mechanism that allows different polymorphisms to co-exist. In this thesis I pose as the main question: How can animal personalities persist in nature? Here I will answer this question by first explaining in more detail what animal personalities are, then whether there is a genetic basis for personalities. Subsequently I will discuss what the consequences of the existence of personalities are for individuals and how that affects the structure of a population. Then these aspects will be discussed in relation to persistence of variation in personalities and whether or not frequency dependent selection is a plausible mechanism for the maintenance of personalities.

## **Achtergrond**

### **Wat zijn persoonlijkheden?**

De definitie van persoonlijkheid is: consistente individuele verschillen in een verzameling van gedragingen over context en tijd (Réale et al. 2007). In andere studies worden ook wel de volgende termen voor persoonlijkheid gebruikt: 'coping styles' (Koolhaas et al. 1997), 'behavioural syndromes' (Sih et al. 2004) of temperament (Buss et al. 1987). Het zijn andere namen maar ze beschrijven hetzelfde fenomeen. De term persoonlijkheid wordt sinds kort gebruikt om verschillen tussen individuele dieren aan te duiden waarbij met name de vraag waarom ze bestaan en hoe ze blijven bestaan interessant is. Persoonlijkheden worden gevonden bij verschillende hogere diersoorten en taxa. Hogere dieren kunnen complex gedrag vertonen en onderzoekers onderscheiden verschillende gedragseigenschappen (zie tabel 1) die samen een persoonlijkheid vormen. In tabel 1 is een lijst van gedragseigenschappen te zien. Individuen vertonen consistente verschillen in deze gedragingen, ze kunnen dus onderdeel van een persoonlijkheid zijn.

In de menselijke psychologie wordt een persoonlijkheid verdeeld in 5 componenten. Ook wel de 'Big Five' genoemd. Deze vijf componenten van de menselijke persoonlijkheid zijn: extroversie ('shyness'-'boldness'), 'agreeableness', 'conscientiousness', 'emotional stability' en 'intellect' (Buss 1991, MacDonald 1995). Ze kunnen beschouwd worden als continue assen waarop een individu geplaatst kan worden. De hoogste en laagste waarden op de as reflecteren extremen in een type gedrag. Niet alle componenten zijn te projecteren op dieren. Emotionele stabiliteit is bijvoorbeeld moeilijk te meten bij dieren zonder het gedrag te 'vermenselijken'. Bij dieren kunnen dus niet precies dezelfde componenten gebruikt worden als bij de menselijke psychologie.

Extroversie kan echter wel worden gezien als een as voor 'shyness' en 'boldness'. Daarnaast zijn ook exploratiegedrag, agressie en dispersie belangrijke dierlijke gedragscomponenten. Waar een individu zich bevindt op deze denkbeeldige assen, wordt bepaald door middel van experimenten die vaak in gevangenschap plaatsvinden. Op basis van deze resultaten kunnen ook persoonlijkheden worden toegeschreven aan dieren.

Diersoort	Gedragseigenschap	Context
<b>Arachnida</b>		
Wolf-spin ( <i>Pardosa purbeckensis</i> )	Dispersal	Wind velocity
<b>Crustacea</b>		
Heremiet kreeft ( <i>Pagurus bernhardus</i> )	Startle response	Predation risk
<b>Vissen</b>		
Regenboog forel ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	Latency to eat a novel food	Presence of shy or bold demonstrators
Driepuntsjuffer ( <i>P. bankanensis</i> )	Activity and boldness	Temperature
<b>Vogels</b>		
Vink ( <i>Fringilla coelebs</i> )	Anti-predator	Predation risk
Koolmees ( <i>Parus major</i> )	Exploration	Time of day
Koolmees ( <i>Parus major</i> )	Parental provisioning	Nestling begging intensity
Oeraluil ( <i>Strix arulensis</i> )	Aggression	Food availability
<b>Zoogdieren</b>		
Blauwaap ( <i>Cercopithecus aethiops</i> )	Maternal protectiveness	Novel males in group

**Tabel 1** Individuele verschillen in plasticiteit van gedrag bij verschillende diersoorten. I X E interactie(gedragseigenschap x context) = individuele variatie in plasticiteit (naar Dingemans et al. 2010)

### Genetische basis

Alleen als gedrag een genetische basis heeft, kan het onderhevig aan natuurlijke selectie zijn. Voor de meeste gedragseigenschappen zijn er aanwijzingen dat er een genetische basis voor de variatie is (zie review Van Oers et al. 2005). Over het algemeen wordt bij studies over persoonlijkheid eerst de herhaalbaarheid of 'repeatability' gemeten. Dit geeft aan of individuen in een populatie consistent zijn in hun gedrag. Het is de proportie fenotypische variatie verklaard door de variatie tussen individuen (Hartl & Clark 2007). 'Repeatability' kan dus variatie in gedrag tussen individuen toeschrijven aan factoren die individu-eigen zijn. Er wordt echter nog geen onderscheid gemaakt tussen genetische en niet-genetische factoren. Naast genetische oorzaken, kunnen maternale effecten ook de oorzaak zijn van verschillen in gedrag. Maternale effecten kunnen ontstaan wanneer het geno- of fenotype van de moeder het fenotype van haar nakomelingen beïnvloedt (Brommer et al. 2008).

Om de genetische basis van gedragsvariatie aan te tonen zijn experimenten nodig waarbij de 'heritability' aangetoond wordt. 'Heritability' is de proportie fenotypische variatie in een populatie die verklaard wordt door de genetische variatie tussen individuen (Hartl & Clark 2007). Heritability zegt dus ook iets over de evolutionaire potentie van de eigenschap (of een eigenschap in staat is om over generaties te veranderen, als gevolg van selectie). De eerder genoemde aanwijzingen voor een genetische basis van persoonlijkheid, bestaan onder andere uit significante 'heritabilities' voor gedragseigenschappen. Het verklaart immers de fenotypische variatie aan de hand van genetische variatie van een eigenschap.

Significante 'heritabilities' zijn onder andere gevonden door P. Drent en collega's. In het wild gevangen koolmezen jongen *Parus major* zijn met de hand grootgebracht in het lab. Hier zijn ze onderworpen aan de 'early exploratory behaviour' test. 'Early exploratory behaviour' is een gecombineerde score voor twee gedragseigenschappen: exploratie van een nieuwe omgeving en de reactie op een nieuw object in een bekende omgeving.

De snelste en traagste jongen zijn geselecteerd voor de selectie lijn. Zo werden er 'snelle' en 'trage' paren gevormd die de F1 generatie voortbrachten. Er is gekozen voor 'cross-fostering' in gemengde broedsels om de jongen groot te brengen. Hierdoor werden sommige jongen door hun eigen ouders grootgebracht en anderen niet. Door het gebruik van gemengde broedsels kon bij deze jongen verschil in 'early explorative behaviour' worden gemeten en kon dus het effect van de ouders op dit gedrag bepaald worden. Op deze manier konden genetische effecten en ouder-nakomeling gelijkenissen veroorzaakt door omgevingsfactoren van elkaar gescheiden worden. Maternale effecten (bijvoorbeeld door het ei) zijn niet uitgeschakeld, de onderzoekers achtten de kans hierop echter niet erg groot. Dit lijkt gevaarlijk maar uit een andere studie is gebleken dat het effect hiervan na één generatie al zeer gereduceerd is (Riska et al. 1985). Na vier generaties is de 'heritability' van 'early explorative behaviour' berekend. 30% van de variatie kon worden toegeschreven aan genetische effecten, de 'heritability' was dus 30% (Drent et al. 2003). Hieruit blijkt dat er in ieder geval een genetische basis is voor deze gecombineerde gedragseigenschappen. Dat benadrukt ook gelijk de kracht van deze studie. Er is niet enkel naar losse gedragseigenschappen gekeken maar juist naar de combinatie van eigenschappen. Dit is positief omdat het een betere weerspiegeling van een persoonlijkheid is dan apart geteste gedragseigenschappen.

### **Expressie via genen**

Als meerdere fenotypische eigenschappen worden beïnvloed door één gen wordt dit pleiotropie genoemd (Williams 1957). Als dit het geval is bij persoonlijkheid van dieren worden verschillende soorten gedrag beïnvloedt door één gen. De expressie van die verschillende soorten gedrag is dan met elkaar gecorreleerd. Dat betekent dat individuen consistent gedrag vertonen in verschillende situaties en contexten. Een voorbeeld van gecorreleerd gedrag bij brandganzen *Branta leucopsis* is dat individuen met hoge scores voor 'boldness' altijd minder gebruik maken van sociale informatie (Kurvers et al. 2010).

Om gecorreleerde gedragingen beter te kunnen begrijpen is het naast het begrijpen van de consequenties ook van belang om het onderliggende mechanisme te doorgronden. Is een mechanisme waardoor gecorreleerde gedragingen gekoppeld zijn ook weer te ontkoppelen? Er is aangetoond dat voor driedoornige stekelbaarden genetische correlaties bestaan in sommige populaties maar bij andere niet. Hierdoor lijkt het alsof het mechanisme dat gedrag koppelt, ook weer makkelijk te ontkoppelen is (Bell 2005). Dit is tegelijk een argument tegen het ontstaan van codering via één gen. Zou het gedrag door een gen gekoppeld zijn, dan was het niet zo eenvoudig om gedrag weer te ontkoppelen (Bell 2005). Vaak is het zo dat gecorreleerd gedrag positieve effecten heeft. In het hoofdstuk over flexibiliteit van persoonlijkheden wordt meer over de functie van persoonlijkheid besproken.

## **Empirie**

### **Flexibiliteit en context**

Een dier zou het best aangepast zijn aan zijn omgeving als het zijn gedrag desgewenst zou kunnen afstemmen op de situatie. Dat wil bijvoorbeeld zeggen, schuw of juist brutaal wanneer het nodig is (Dingemanse et al. 2010). In werkelijkheid is de persoonlijkheid van een dier echter niet altijd zo plastisch. In dit hoofdstuk geef ik voorbeelden van plastische en

daarna van niet-plastische persoonlijkheden. Uiteindelijk is mijn doel het gebrek aan plasticiteit te begrijpen.

### **Koolmezen**

Individuele verschillen in gedrag tussen beesten bestaan maar er bestaat ook flexibiliteit in gedrag binnen beesten (Penning & Loonstra verslag bachelor cursus). Dit vonden wij in een onderzoek naar de agressiviteit van mannelijke koolmezen. We maten de agressiviteit van de mannetjes door een opgezette soortgenoot in het territorium aan te bieden waarmee we een indringer nabootsen. Gedurende dit experiment scoorden we het gedrag van de territoriumeigenaar. Er werden verschillende variabelen gemeten, onder andere: afstand tot model, aantal alarmroepen, aanvallen en duiken op het model.

Aan de hand van de scores voor deze variabelen is een 'principal component analysis' (PCA) uitgevoerd. Waar een individu zich bevond op de as van de PCA bepaalde de mate van agressie. De metingen voor het experiment vonden plaats in twee opeenvolgende broedstadia; nestbouw en incubatie. Uit de resultaten van deze studie bleek dat de mate van agressie binnen mannetjes afnam gedurende het broedseizoen. De herhaalbaarheid of 'repeatability' van het gedrag was hoog binnen een broedstadium maar niet tussen stadia. Dit suggereert dat de mate van agressie flexibel was binnen mannelijke koolmezen. De agressie was het hoogst tijdens de nestbouw fase en was lager tijdens de incubatie.

Een reden hiervoor kan zijn dat het mannetje voor de incubatie nog wil voorkomen dat het vrouwtje met andere mannetjes paart. Als de incubatie eenmaal is begonnen is dit gevaar geweken en hoeft het mannetje minder agressief te zijn. Uit dit voorbeeld blijkt dat koolmezen in staat zijn om gedrag aan te kunnen passen aan een situatie maar niet dat er consistente verschillen tussen mannen waren die stand hielden in verschillende fasen.

### **Bluebird**

Naast de eerdergenoemde flexibele plastische persoonlijkheden binnen individuen, zijn er ook voorbeelden bekend van starre persoonlijkheden (Duckworth et al. 2007, Duckworth 2006b). Duckworth et al. hebben onderzoek gedaan naar de agressie van de mannelijke western bluebird *Salia mexicana* in de Verenigde Staten. Zij hebben onderzocht of de mate van agressie veranderde tussen broedstadia (c.q. nestbouw fase en leg fase). De mannetjes bleken zeer consistent in hun agressieve gedrag (Duckworth et al. 2007). Zij veranderden hun gedrag niet tussen de broedstadia, hoewel dit nadelen met zich mee kan brengen. Mannen die meer tijd aan agressie besteden kunnen minder tijd aan het voeren van jongen besteden. De dieren lijken daarom beperkt door hun persoonlijkheid. In bepaalde situaties kan dat voordelig en in andere nadelig zijn.

Een voordeel van niet-plastisch zijn, kan zijn dat dieren ook niet hoeven te meten in wat voor omgeving zij zich bevinden om het gedrag op een goede manier af te stemmen. Ook als de omgeving onvoorspelbaar is, bijvoorbeeld door een snel veranderende of variabele omgeving, kan het beter zijn om geen plastische persoonlijkheid te hebben voor bovenstaande verklaringen heb ik echter geen bewijs kunnen vinden in de literatuur. De Western bluebird komt voor in een gebied dat erg variabel kan zijn. Hier is het voordeliger om niet telkens gedrag op omgeving aan te passen omdat de omgeving zo onvoorspelbaar is. Het hebben van een starre persoonlijkheid is hier juist gunstig.

Dus hoewel het misschien lijkt alsof een starre persoonlijkheid een beperking is, kan het ook juist gezien worden als een adaptieve strategie. Als het namelijk enkel beperkingen met zich mee brengt om niet plastisch te zijn, zou die strategie niet kunnen overleven in de

natuur. Natuurlijke selectie zou er dan voor zorgen dat een starre persoonlijkheid weg-geselecteerd wordt.

### **Frequentie afhankelijke selectie?**

Negatieve frequentie afhankelijke selectie kan een verklaring zijn voor behoud van persoonlijkheden. Met deze vorm van selectie hebben zeldzame fenotypes een selectief voordeel. Wanneer de meeste individuen in een populatie het zelfde fenotype hebben, het voordelig kan zijn om een ander fenotype aan te nemen (Kurvers et al. 2011).

Als er om de een of andere reden alleen beesten met traag exploratiegedrag in een populatie zijn, heeft een mutant met snel exploratiegedrag een selectief voordeel. Als dit type echter algemeen wordt en de trage exploreerders zeldzamer worden is het voordelig om weer te schakelen naar die strategie. Dit is een algemene verklaring voor hoe polymorfismen naast elkaar kunnen bestaan. Het is heel goed mogelijk dat dit ook toepasbaar is op de vraag hoe verschillende persoonlijkheden bij dieren naast elkaar kunnen voortbestaan. In het volgende hoofdstuk geef ik voorbeelden van populatiestructuren waarbij persoonlijkheid een drijvende factor van de aanwezige structuur is. Daarna bespreek ik of frequentie afhankelijke selectie ervoor kan zorgen dat persoonlijkheden blijven voortbestaan.

## **Populatie structuur**

### **Pumpkinseed sunfish**

Morfologie en gedrag kunnen elkaar sterk beïnvloeden. Beide zijn onderdeel van het fenotype van een dier en zijn onderhevig aan natuurlijke selectie. Als het hebben van een algemeen fenotype voordelig is, vindt er stabiliserende selectie plaats omdat extremen weg-geselecteerd worden. In dat geval ontstaat door selectie, een steeds kleinere spreiding in het fenotype als er een genetische basis voor de spreiding is. Een typisch voorbeeld van stabiliserende selectie is het geboortegewicht bij de mens. Een te licht gewicht zorgt voor een groter warmteverlies en een te zwaar gewicht maakt de bevalling lastiger. Er bestaat een optimum waarbij extremen minder voorkomen. Het tegenovergestelde van stabiliserende selectie is ook mogelijk: disruptieve selectie. In dit geval is het hebben van een extreem fenotype voordelig en is het hebben van een gemiddeld fenotype nadelig. Een voorbeeld hiervan is gevonden in onderzoek van Wilson. In zijn onderzoek naar gedrag van de pumpkinseed fish *Lepomis gibbosus* kwam naar voren dat beesten met een extreem fenotype in het voordeel waren. Desondanks was er een grote groep beesten met een gemiddeld fenotype (Wilson 1998). De pumpkinseed sunfish is een zoetwater vis en leeft zowel in open water als langs de waterlijn. De vissen in deze verschillende habitats hebben verschillende morfologieën. Vissen van het open water zijn spoel-vormig en hebben kleine pectorale vinnen om weerstand zo laag mogelijk te houden, een extreem fenotype. Aan de waterlijn zijn de vissen juist 'diep-bodied' of meer bol-vormig en de pectorale vinnen zijn groter om goed te kunnen manoeuvreren door het complexere habitat, ook een extreem fenotype. Er is ook een veelvoorkomende tussenliggende vorm met een gemiddeld fenotype. Uit het onderzoek is gebleken dat de extremen bijna uitsluitend voorkomen in het gebied waaraan ze zijn aangepast. Dat is niet erg verrassend maar individuen van de tussenliggende groep begeven zich ook bijna exclusief in 1 van beide gebieden. Dit ondanks niet specifiek aangepast te zijn aan een specifiek gebied.



Zelfs de tussengroep is daarom te verdelen in 2 types die verder niet morfologisch van elkaar verschillen: het open water type en het waterlijn type.

Samenvattend zijn er dus 3 morfologische verschillende types. Morfologie kan de verdeling over ruimte van 2 types verklaren (de extreme fenotypes). Het derde type is niet morfologisch verschillend maar is toch niet-willekeurig verdeeld over de ruimte. Er is variatie tussen de habitats waar de types voorkomen. Dit kan naast morfologische verschillen ook gedragsverschillen veroorzaken. In het complexere habitat langs de waterlijn waren meer schuilplekken voor predatoren. Hierdoor kunnen de vissen het zich veroorloven om minder schuw te zijn. Aangezien schuwheid (of 'shyness') een persoonlijkheidseigenschap is bij een aantal diersoorten, kan dat ook bij de pumpkinseed sunfish het geval zijn. Mogelijk vraagt elk habitat om een specifieke persoonlijkheid met bijpassend gedrag en is dit de verklaring voor de verdeling van individuen over de ruimte. Om uit te zoeken of er in het niet-specifieke type wel een specifieke gedragsstrategie per habitat aanwezig is, moet aanvullend onderzoek gedaan worden. Er kunnen bijvoorbeeld meerdere gedragseigenschappen onderzocht worden. Als de beesten uit verschillende habitats significante verschillen in de gedragseigenschappen vertonen, kan dat de aanwezigheid van verschillende strategieën aantonen.

### **Soortsvorming?**

De niet-willekeurige verdeling van individuen, zoals bij de pumpkinseed fish, kan de eerste stap van soortsvorming zijn. Om soortsvorming werkelijk te laten gebeuren moet er sterke segregatie plaatsvinden om gemengde reproductie tussen de verschillende types te voorkomen. Die segregatie kan 'genotype by environment' weergeven (Conover et al. 1995). In dat geval houdt de scheiding van de individuen niet alleen een scheiding van fenotypen in, maar ook van genotypen. Wanneer de nakomelingen van niet-gemengde koppels een hogere fitness hebben, zouden genen die assortatieve reproductie bevorderen makkelijk kunnen ontstaan, dat is een volgende stap in soortsvorming. Over het algemeen kan gezegd worden dat persoonlijkheids polymorfismen de basis van soortsvorming kunnen zijn. De soortsvorming kan echter alleen plaatsvinden wanneer de bovengenoemde stappen erop volgen.

### **Bluebird**

Individuele verschillen in gedrag zorgen voor variatie in beslissingen die beesten nemen en daardoor mogelijk ook in de distributie van individuen in een populatie. Duckworth heeft aangetoond dat persoonlijkheid de geografische verspreiding van de Western bluebird beïnvloedt (Duckworth 2006). Ze heeft laten zien dat agressieve persoonlijkheden vooral voorkomen aan de grenzen van de gebieden waar de soort voorkomt, vaak in nieuw gekoloniseerde gebieden. Het voorkomen van agressieve persoonlijkheden neemt snel af naar het centrum van het verspreidingsgebied van de soort. De uitleg van dit patroon is dat agressieve beesten meer dispersie vertonen dan niet-agressieve beesten, daarom komen ze meer voor in nieuw gekoloniseerde gebieden.

Western bluebirds zijn holenbroeders en worden beperkt door de hoeveelheid nestgelegenheid. Hierdoor is er felle competitie en ontstaan er conflicten bij het verkrijgen van een nestholte waarbij het hebben van een agressieve persoonlijkheid voordelig is. In het centrum van het gebied is dit ook een beperking maar hier is het mogelijk nestruimte te verkrijgen door nepotisme. Het komt regelmatig voor dat jonge mannetjes familie helpen bij het grootbrengen van jongen tot ze zelf een territorium hebben.

Jonge mannetjes hebben dus een keus: dispersen of meewerken met familie om zo meer kans op een territorium te maken zodra er één vrijkomt. De agressieve mannetjes moeten wel een prijs betalen voor hun gedrag: ze kunnen minder investeren in het grootbrengen van hun jongen. Er ontstaat dan een typisch tijd-budget conflict. Als een mannetje eenmaal een territorium heeft is het gunstiger om minder agressief te zijn. In de studie is ontdekt dat de mate van agressie in de populatie afnam met de ouderdom van de populatie. Een aantal jaar na de kolonisatie van een gebied was de mate van agressie vergelijkbaar met die van het centrum van het gebied. Kunnen mannetjes de mate van agressief gedrag veranderen tussen jaren? Resultaten hebben aangetoond dat dit niet het geval is. De afname van agressie werd veroorzaakt door een voortdurende afname van agressief gedrag van opeenvolgende cohorten mannetjes vogels. Mannetjes verlagen hun agressieve gedrag dus niet tussen jaren.

Bovendien bleek dat variatie binnen individuen veel lager was dan variatie tussen individuen. De oorzaak van de afname in agressie is een combinatie van selectie en dispersie. De agressieve mannetjes produceren minder nakomelingen en worden op deze manier uitgeselecteerd. Daarnaast dispergeren agressieve mannetjes ook meer naar de periferie waardoor ze minder in het centrum van het gebied voorkomen. Uit bovenstaand voorbeeld blijkt dat er geen bewijs is voor één optimaal gedrag. Het laat juist zien dat verschillende situaties vragen om verschillend gedrag. In het centrum van het gebied waar de bluebird voorkomt is het niet zo voordelig om agressief te zijn als in de periferie.

Bovenstaande voorbeelden zijn geen bewijzen voor frequentie afhankelijke selectie. Het toont wel aan dat persoonlijkheid een belangrijke rol kan spelen in het creëren van de populatiestructuur, in het bijzonder de distributie van individuen. Ik heb slechts één studie gevonden over frequentie afhankelijke selectie bij persoonlijkheden in het wild. De studie richtte zich op foerageergedrag van brandganzen. Een 'shy' of 'bold' beest werd in een groep bestaande uit enkel 'shy' of 'bold' beesten geplaatst. Er is gekeken naar de foerageertijd en of het zeldzame type profiteerde van het feit dat het de enige met het gedragstype was. De verwachting was dat 'shy' beesten het beter zouden doen in een groep 'bold' beesten. En dat 'bold' beesten het beter zouden doen in een groep 'shy' beesten. Beter doen wil zeggen dat ze het hoogste foerageersucces hebben. De uitkomst van het onderzoek was dat alle beesten het beter doen in combinatie met 'bold' beesten. Frequentie afhankelijke selectie speelt hier dus geen rol.

Er is ook theoretisch onderzoek gedaan aan de hand van modellen. Zo hebben Wolf en collega's gevonden dat frequentie afhankelijke selectie er voor kan zorgen dat polymorfismen ontstaan (Wolf et al. 2008). Twee gedragstypes konden ontstaan: beesten die zich snel aanpassen aan situaties en beesten die vasthouden aan routines. Dat zijn dus beesten plastische en niet-plastische persoonlijkheden die door frequentie afhankelijke selectie kunnen co-existeren. Deze uitkomsten worden verder besproken in de discussie.

## **Discussie en Conclusie**

De hoofdvraag die ik in deze scriptie wilde beantwoorden was: hoe kunnen persoonlijkheden bij dieren voortbestaan? Ik heb laten zien dat consistente gedragseigenschappen zijn gevonden in meerdere taxa en dat hier in ieder geval een genetische basis voor is bij koolmezen.

Bij de western bluebird bestaan er persoonlijkheden die verschillende effecten op de fitness hebben. Agressievere beesten hebben bijvoorbeeld een lagere reproductie. Persoonlijkheden kunnen onwillekeurig verdeeld zijn over de ruimte. Gezien het feit dat er een genetische basis voor is, kan deze verdeling het begin van soortsvorming zijn, mits er assortatieve 'mating' plaatsvindt. De onwillekeurige verdeling van individuen is gevonden in de natuur (pumpkinseed fish, bluebird) maar over soortsvorming kan men niet spreken. De plasticiteit van een persoonlijkheid is variabel tussen en binnen soorten. Vaak is het zo dat een persoonlijkheid maar beperkt plastisch is. Dat wil zeggen dat een dier zijn gedrag niet volledig kan aanpassen aan de omgeving. Dit kan leiden tot de perceptie dat het hebben van een persoonlijkheid een beperking is maar dat hoeft niet per se het geval te zijn. Het kan juist een energiebesparende strategie zijn omdat niet per situatie ingeschat hoeft te worden hoe er gereageerd moet worden. Met behulp van minder informatie over de omgeving kan een dier toch gedrag vertonen dat vaak het juiste is. Voor deze verklaring heb ik echter geen bewijs in de literatuur kunnen vinden. De variatie in persoonlijkheden kan theoretisch verklaard worden aan de hand van frequentie afhankelijke selectie. Persoonlijkheden kunnen gezien worden als polymorfismen die een selectief voordeel hebben als ze zeldzaam zijn. Op deze manier kan een bepaalde persoonlijkheid behouden blijven binnen een populatie (Réale et al. 2007).

	Bewijs?	Gebruikt voorbeeld	Bron
Gedrag consistent	Ja	bluebird	Duckworth et al. 2007
Gedragscomplexen consistent	Ja	bluebird	Duckworth 2006b
G x E inactie	Ja	koolmees	Drent et al. 2003
Fitness effecten gemeten	Ja	bluebird	Duckworth 2006b
Aanwijzingen voor assortatieve mating	Nee	pumpkinseed fish	Wilson 1998
Aanwijzing voor frequentie afhankelijke selectie	Ja Nee	Ja: model Nee: brandgans	Wolf et al. 2008 Kurvers et al. 2011

**Tabel 2 Wel of geen evidentie voor behoud van persoonlijkheden**

Ik heb twee studies besproken over frequentie afhankelijke selectie als mogelijke verklaring voor het voortbestaan van persoonlijkheden. De ene was gedaan met een theoretisch model en de andere was een experimentele opzet met brandganzen. De studies die ik liet zien, gaven tegenstrijdige uitkomsten. Dit kan liggen aan de verschillende aanpak. Het theoretische model kan een slechte weerspiegeling van de werkelijkheid weergeven. Echter, er is slechts 1 empirische studie over brandganzen die het model tegenspreekt. Deze studie is ook nog eens enkel op 1 persoonlijkheidseigenschap gebaseerd. Dit betekent dat je eigenlijk niet kan spreken over frequentie afhankelijke selectie bij een persoonlijkheid omdat er slechts naar 1 eigenschap is gekeken. In de toekomst is het van belang dat bij onderzoek naar het effect van frequentie afhankelijke selectie wordt gekeken naar verschillende eigenschappen. Op deze manier kan er daadwerkelijk gesproken worden over het effect van deze vorm van selectie op persoonlijkheden.

Ten slotte geldt dat voor nagenoeg alle experimenten over persoonlijkheden bij dieren een echte controle groep ontbreekt. De experimenten waarbij persoonlijkheidseigenschappen getest worden, vinden vaak plaats in gevangenschap, bij gebrek aan meetmogelijkheden in

de natuur. Zo vindt het experiment om het exploratiegedrag van koolmezen te bepalen plaats in een kooi (Drent et al 2003). De handelingen die hier voor moeten plaatsvinden kunnen beangstigend zijn voor de beesten en de gevonden resultaten zouden hier een gevolg van kunnen zijn. Op het NIOZ op Texel zijn soortgelijke experimenten uitgevoerd met kanoeten *Calidris canutus*. Het voordeel van deze studie is dat dezelfde beesten afgelopen zomer zijn vrijgelaten in de Waddenzee, met zenders. De resultaten van de exploratie-experimenten kunnen vergeleken worden met de resultaten van de zenders. Het is de vraag of de beesten hetzelfde gedrag vertonen in gevangenschap als in het wild. Dit is een goede controle groep omdat de vrije beesten over langere periode gevolgd kunnen worden. Om persoonlijkheden van dieren beter te kunnen begrijpen zou onderzoek zich in de toekomst moeten richten op het bestuderen van gedrag van individuen in verschillende contexten. Experimenten die zich hier op richten zijn erg arbeidsintensief. Individuen moeten namelijk meerdere malen gevolgd worden om uit te vinden of gedrag consistent is. Dit is waarschijnlijk een van de redenen waarom er nog maar weinig van deze empirische onderzoeken zijn uitgevoerd. Zenders kunnen in dit soort onderzoek ook een rol spelen om het werk te vereenvoudigen. Er kan over langere periodes gekeken worden waar een individu zich bevindt en dit kan gekoppeld worden aan andere eigenschappen van het individu. Een probleem is wel dat voor veel diersoorten de zenders nog te zwaar zijn waardoor ze de drager tot last kunnen zijn. Dit kan tot gevolg hebben dat het individu geen natuurlijk gedrag meer vertoont wat tot misleidende resultaten en foute conclusies kan leiden. De technologie boekt echter veel vooruitgang op dit gebied en er is dan ook zeker hoop op zeer kleine zenders voor de toekomst.

## Literatuur

- Bell AM (2005) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *J. Evol. Biol.* **18**: 464-473.
- Boerner M and Krüger O (2009) Aggression and fitness differences between plumage morphs in the common buzzard *Buteo buteo*. *Behavioral Ecology* **20**: 180–185.
- Brommer JE, Rattiste K and Wilson AJ (2008) Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**: 687–693.
- Buss DM (1991) Evolutionary personality psychology. *A. Rev. Psychol* **42**: 459-491.
- Buss AH, Chess S, Goldsmith HH, Hinde RA, McCall RB, Plomin R, Rothbart MK and Thomas A (1987) What is temperament: Four approaches. *Child Development* **58**: 505– 529.
- Campbell NA and Reece JB 2007. *Biology 8th edition* 1393 p.
- Conover DO and Schultz ET (1995) Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 248–252.
- Cook LM, Dennis RLH and Mani GS (1999) Melanic morph frequency in the peppered moth in the Manchester area. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**: 293-297.
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Reale, D & Wright J (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **25**: 81-89.
- Drent PJ, van Oers K and van Noordwijk AJ (2003) Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B.* **270**: 45-51.
- Duckworth RA (2006a) Aggressive behaviour affects selection on morphology by determining the environment of breeding in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**: 1789–1795.
- Duckworth RA (2006b) Behavioural correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behavioural Ecology* **17**: 1011-1019
- Duckworth RA and Badyaev AV (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 15017–15022.
- Hartl DL and Clark AG 2007. *Principles of Population Genetics, fourth edition*. Sinauer Associates, Sunderland, MA 652 p.
- Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, van der Vegt BJ, van Reenen CG, Hopster H, de Jong IC, Ruis MAW and Blokhuis HJ (1999) Coping style in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Review* **23**: 925–935.

Krebs JR and Davies NB 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology, 3rd Edition*. Wiley-Blackwell, New Jersey 432 p.

Kurvers RHJM, van Oers K, Nolet BA, Jonker RM, van Wieren SE, Prins HHT and Ydenberg RC (2010) Personality predicts the use of social information. *Ecol Lett.* **13**: 829–837.

Kurvers RHJM, van Santen de Hoog SI, van Wieren SE, Ydenberg RC and Prins HHT (2011) No evidence for negative frequency–dependent feeding performance in relation to personality. *Behavioral Ecology* ONLINE FIRST

MacDonald K (1995) Evolution, the five-factor model, and levels of personalities. *J. Personal.* **63**: 525–567.

van Oers K, de Jong G, Drent, PJ and van Noordwijk AJ (2004) A genetic analysis of avian personality traits: correlated, response to artificial selection. *Behav. Genet.* **34**: 611–619.

Penning EF and Loonstra AHJ (2010) Are male great tits poor parents?

Reale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT and Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**: 291–318.

Riska B, Rutledge JJ and Atchley WR (1985) Covariance between direct and maternal genetic effects in mice, with a model of persistent environmental influences. *Genet. Res.* **45**: 287–297.

Sih A, Kats LB and Maurer EF (2003) Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Animal Behaviour* **65**: 29–44.

Sih A, Bell, AM and Johnson JC (2004) Behavioural syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 372–378.

Sinervo B and Clobert J (2003) Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science* **300**: 1949–1951.

Sinervo B (2001) Runaway social games, genetic cycles driven by alternative male and female strategies, and the origin of morphs. *Genetica* **112–113**: 417–434.

Sol D, Griffin AS, Bartomeus I and Boyce H (2011) Exploring or Avoiding Novel Food Resources? The Novelty Conflict in an Invasive Bird. *PLoS ONE* **6**: e19535

Williams GC (1957) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* **11**: 398–411.

Wilson DS (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Biol.* **353**: 199–205.

Wolf M, van Doorn GS and Weissing FJ (2008) Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. *PNAS* **105**: 15825–15830.