

Oponentský posudek dizertační práce Michaely Másílkové Personality in non-human primates: methods of assessment, cross-species comparisons and reproductive performance.

Dizertační práce je souborem 3 prvoautorských článků, z toho jednoho publikovaného, opatřeným úvodem. Práci jako celek hodnotím velmi pozitivně, a to hlavně ze dvou důvodů. Zaprvé kvůli tomu, že studuje osobnost u zvířat poctivou validní etologickou metodou kódování chování, a zadruhé, že má krásnou úvodní rešerši. Větší část úvodního review, až na předposlední kapitolu, ke které mám drobné výhrady, je příkladně sepsaná. Obsahuje velmi hutný, jasný a promyšlený přehled problematiky. Škoda, že nejvíc problémů, jak s logikou výkladu, tak se srozumitelností textu (str. 18, 2. odstavec), se objevuje právě v té kapitole, která je také současně nejdůležitější, tj. kapitole o studiu osobnostních dimenzí jednotlivých druhů v rámci evolučně orientovaných oborů. Za logický problém považuju především to, když v textu zaniká zásadní předpoklad, že pokud chci uvažovat adaptacionisticky o osobnosti, musím uvažovat nad tím, kde se vzala (a jak se udržuje) *variabilita* určitého behaviorálního klastru, ne kde se vzalo to chování jako takové. Navzdory tomu, že existence chování a jeho variabilita spolu úzce souvisejí, není to to samé. Domnívám se, že není možné argumentovat pouze v tom smyslu, že u druhu X se vyskytuje osobnostní dimenze Y, protože dané chování je pro druh adaptivní. Takové vysvětlení není argument pro individuální rozdíly ve smyslu osobnostní dimenze, ale pro behaviorální znak druhu, tj. nevysvětluje, proč se chování nevyskytuje v optimální míře u všech jedinců (str. 17). (Na str. 17 autorka tento argument používá, přičemž cituje jedinou studii, která sama termín „personality“ v článku nepoužívá. Ve shodě s nimi se domnívám, že v případě citované studie nejde o porovnání osobnosti, ale pouze o porovnání určitého behaviorálního znaku (explorace) mezi příbuznými druhy.) Věcná poznámka, která je nepříliš podstatná, je také to, že tvrdit, že u člověka se nevyskytuje osobnostní dimenze dominance, na rozdíl od zvířat, je značně zavádějící. Je to především proto, že osobnostní psychologie vychází ze self-reportu, což studium osobnosti zvířat nikdy. Stačí, když se pohled přesune od introspekce osobnostní psychologie k chování v mezilidských vztazích v rámci sociální psychologie, a hned vychází jako hlavní dvojice osobnostních dimenzí dominance a prosocialita.

Všechny 3 přiložené studie jsou kvalitní články. Pečlivě, poctivě provedené po všech stránkách. Oceňuji velikou přehlednost, odůvodněné postupy na mnoha úrovních, komplexní statistické postupy, podrobné přílohy atd. Moje pochybnosti jsou spíše teoreticko-metodologické, které se často týkají praxe celého oboru. Zde se vážou nejvíc k druhému, metodickému článku. Navzdory tomu, že metodu kódování chování chválím a že celý postup až po odvození osobnostních dimenzí se snaží být bottom-up (emický), trápí mě 3 slabá místa, kudy výzkumníci vnáší do výsledků větší či menší zkreslení. První je tvorba behaviorálních indexů. Na jednu stranu je potřeba ocenit detailní práci s přiřazením (a odvozením) behaviorálních indexů k dříve použitým dotazníkově hodnoceným rysům. Jenže to je současně taky jejich slabinou a vrací metodu do top-down roviny. Indexy totiž navazují na předchozí práce, jdou voleny podle zvyklostí, které projevy považovat za osobnostní rysy a jak spolu souvisí a na základě nějaké a priori představy, co by mělo být osobnostním rysem a co ne. Výsledná osobnostní struktura druhu je tedy nějakým odrazem toho, co bychom si na základě jiných studií představovali, že by měla obsahovat. Chování, které není zvykem za součást osobnosti považovat, se do její struktury spíše nemá šanci dostat. Tak například jsem si všimla, že součástí etogramu ve druhé studii bylo jezení a pití. Ačkoli jsou tyto projevy chování v tabulce S2 tučně (proč?), do behaviorálního indexu se jako obsahové kategorie nedostaly. Zajímalo by mě, proč to tak je. Je v takovém chování nápadně nízká variabilita? Nápadně nízká stabilita? Nebo je to pro to, že povaha člověka kupodivu nebývá hodnocena podle jeho „rozežranosti“, takže nevznikla potřeba uvažovat o tomto rysu ani u zvířat? Neochuzujeme se tak o potenciální zdroj dalších proměnných, které splňují definici osobnostního rysu případně i osobnostní dimenze?

Zadruhé mě trápí spíš technické věc. A sice podezření, že výsledná osobnostní struktura u určitého druhu závisí nejen na tom, jaké konkrétní indexy zvolím, ale také kolik jich zvolím pro každý okruh chování. Obávám se, že pokud zvolím mnoho indexů, které budou (trochu jinak) popisovat aktivitu, pravděpodobně mi vyjde silný faktor aktivity, pokud zvolím mnoho indexů, které popisují socialitu, vyjde mi silný faktor sociality. Jak tomuto problému čelíte?

A konečně třetí ošemetná věc je pojmenování dimenzí. Zdálo by se, že je to jen formalita, ale opak je pravdou. Přidělením názvu dimenzi výzkumníci rozhodují o tom, jak budou na daný nepříliš srozumitelný shluk proměnných pohlížet, za co ho budou považovat a k čemu připodobňovat. V zásadě v tomto metodologickém kroku rovněž nejsou žádná pravidla, kromě toho, že je praktické dávat názvy, které už někdo použil, kterými se již jmenují dimenze u příbuzných druhů atd. Pokud se tím snažíme zamezit reálnému nebezpečí, že si každý nový výzkumník u nového studovaného druhu vymyslí pro nějakou dimenzi zcela nový název a tím znesnadníme porozuměním podobnostem v osobnosti mezi druhy, tak na druhou stranu vytváříme nebezpečí, že při snaze o hledání podobnosti je vytváříme uměle. Konkrétně zde považuju za problematické například pojmenování 3. faktoru u kosmana jako asertivita, pokud jediné 3 behaviorální indexy skutečně výrazně sytící tento faktor jsou značkování, očuchávání a drbání se. Kladu si otázku, jestli zde autoři nepodlehli jednak snaze tento u primátů častý faktor nalézt a jednak dojmu, že pokud tento faktor koreluje s faktorem tamarinů žlutorukých, měl by se i stejně jmenovat. Rovněž si kladu otázku, jestli značkování a očuchávání nemohou být příklady behaviorálních projevů, které mají u jednotlivých druhů různě akcentované funkce. Ostatně o tom, že stejné chování může mít jinou funkci a význam v rámci dalších projevů, mluví sami autoři v úvodu druhého článku. Ohledně konkrétních projevů u kosmanovitých bohužel práce neposkytuje tak podrobné informace, takže na základě textu, který jsem měla k dispozici, nemůžu posoudit, jak dalece je reálné, že má značkování a očuchávání u kosmanů přece jen něco společného s asertivitou, nebo jestli je korelace mezi oběma „asertivitami“ jen povrchní shoda ve frekvenci dvou olfaktorických projevů. (Osobně bych na první pohled 3. faktor kosmanů interpretovala jako neuroticismus a zajímalo by mě, co si o této variantě, která se v literatuře objevuje rovněž, autorka myslí.)

K diskuzi stejného článku mám jednu poznámku. Autorka dává do spojitosti šířeji strukturovanou extraverci tamarinů pinčích s potravní specializací a nedostatečnou flexibilitou využívání habitatu. Podle ní u těchto tamarinů explorace koreluje se socialitou, což vede k jejich nižší flexibilitě využívání nových potravních příležitostí. Existuje ale nějaký mechanismus, který by vysvětloval, proč by selekce měla být u nějakého druhu limitována v rámci nějakého rysu, když je tento svázán (korelačně) s jiným chováním? V čem má vlastně spočívat selekční limitace? Zřejmě v nemožnosti docílit individuální variability u tohoto rysu, což ale neodpovídá mimochodem datům této studie pro extraverci tamarinů pinčích. Podle dat samotné studie se spíš zdá, že korelace explorace/aktivity s groomingem (neboli neodštěpení groomingu a dalších sociálních projevů do samostatné kategorie) bude souviset s tím, že grooming se u tohoto druhu vyskytoval velmi zřídka oproti dalším dvěma druhům a nepatřil mezi chování, u kterého by se podařilo prokázat repeatabilita.

Jednu poznámku mám i k 3. studii, zabývající se asortativním párováním v osobnosti a reprodukčním chováním. Ve výsledcích se objevuje vztah mezi směřovaným rozdílem mezi partnery v osobnostní dimenzi (zvědavosti) a reprodukčním úspěchem. Umožňují ale výsledky vyloučit, že ve skutečnosti spíš než osobnostní rozdíl mezi partnery má vliv míra osobnostního rysu u jednoho z partnerů (zde samice)? Co když daný výsledek jen artefaktem skutečnosti, že reprodukční úspěch je ovlivněn zvědavostí samice, zatímco stejná vlastnost u samce nemá vliv žádný? (Protože asortativní párování bylo znemožněno, extrémně zvědavé samice budou mít větší pravděpodobnost dostat méně

zvědavého partnera, a naopak, tudíž rozdíl mezi partnery ve prospěch samice se zvětšuje s její zvědavostí.) Proč vliv osobnosti matky a otce nebyl v práci vyhodnocen?

Přes uvedené připomínky hodnotím celkově práci Michaely Másílkové jako velmi zdárný vědecký počín. Oceňuji především množství nasbíraných dat, jejich následné systematické zpracování, vedoucí až ke komplexnímu pohledu na etologicky velmi zajímavou problematiku osobnosti primátů.

Práci hodnotím jako výbornou

Jitka Lindová



Review of: Michaela Másílková PhD thesis

"Personality in non-human primates: methods of assessment, cross-species comparisons and reproductive performance"

Reviewer: Dr Alecia Carter, Lecturer in Evolutionary Anthropology, University College London, London, UK

January, 2019

General comments: This is a really interesting and well-executed thesis. It asks several pressing questions in the field of animal personality, and nicely combines methodological and evolutionary questions. As a whole, the thesis is well-written and well-structured. Each chapter demonstrates a significant piece of work, and shows mastery of different data collection techniques and analyses. Indeed, I found the statistical analyses to be very impressive—the candidate has shown an impressive breadth of understanding of a very tricky field, and has used state-of-the-art analyses appropriately at every stage. It is extensively researched, and integrates very nicely literature on all animals, incorporating not just primate examples. The figures were very nice, too. For these reasons, I recommend the committee to accept this thesis.

I do, however, have several questions, critiques and suggested corrections, if there is an opportunity to submit a revised version. In general, my "Big Question" is larger than the scope of the thesis and is really just a point of discussion—it is a testament to the questions that are being asked in the thesis that I found myself seriously wondering about the evolution of personality structure, and I would like to address this in more detail. Below this talking-point, I have enumerated several "larger" critiques, though none of these are serious. One or two would require substantial additions to address, and I provide these (5, 6, and 6a) as considerations for the publication of Chapter 4, rather than points that need to be addressed in the thesis (though mentioning them would improve and strengthen the thesis).

The "Big Question" for the field:

1. How does the candidate think selection acts on personality traits and combinations of traits i.e. personality dimensions? Is it the same? There is discussion of dimensions being phylogenetically "old": what is the underlying mechanism that makes personality dimensions? If there is a latent variable that "controls" these dimensions (e.g. hormones), how would selection act to disentangle this when a different combination of traits is more adaptive? And can selection act on individual traits, then? (There does seem to be evidence for this latter hypothesis.) Overall, I found Chapter 2 inspires some really interesting questions about selection and adaptation on personality traits and dimensions, and wonder whether linkage disequilibrium or latent variables could be usefully applied to understanding personality "structures"? Certainly the comparative approach is the most informative for generating hypotheses to address this question; I found Chapter 3 to be really inspiring!

Some "bigger" critiques:

1. I should preface this as perhaps an unfair criticism to make (as Chapter 2 has already been published): Is behavioural data collected over a 1-2 week period really representative of an individual's personality? It is known that repeatability decreases with the time between "testing" (Bell et al. meta-analysis), and this must therefore impact the interpretation of these data (particularly Chapter 2—it is not clear to me

over what time period particular individuals are observed for in Chapter 3). I worry that what such a study is capturing may be in part an individual's state (e.g. hormone level or fat stores), and not their personality *per se*. I would imagine that a longer observation period would have lower repeatabilities for each behavioural index etc., and thus require a longer observation time. Also, the captive environment may allow individuals more time to perform "personality expressive behaviours" i.e. if wild individuals *must* forage for long periods of their day, it may require longer observation times to capture these relatively-rarer behaviours (addressed in part by the discussion on rare behaviours).

2. This is perhaps another unfair, and too-easy a criticism to make, but I would like to see this addressed in more detail, particularly in Chapters 3 and 4: what could be the effect of captivity on the expression of personality? I understand tripling is rare in the wild, but it is the mode in this captive sample—it seems that something is going on here that isn't "typical" for the species, and calls into question the generalisability of the results. Since this chapter focuses in part on welfare in captive animals, this may not be a big problem. But, if that is the case, is LRS / IBI really a helpful measure when thinking about welfare? I don't think so. (See also my comment #4 below.)

3. In Chapter 3 in particular, I found there to be a general confusion (or the presentation confusing) of the difference between traits, (facets,) and dimensions. This is related to the Big Question #1 above. In particular, there is a mismatch between selection on particular traits, and selection on *suites of correlated traits*, which could be addressed more explicitly. I honestly found this an exciting conundrum—in humans, I think it is generally accepted that the 5 factor model is universal (i.e. cross-cultural), so I suspect little thought has been given by a psychologist to how traits are selected to become organised into dimensions. Multitrait selection is usually described in ecology for morphological traits, though there may be interesting literature to explore in the sexual selection literature (as often there is selection for multiple morphological and behavioural traits simultaneously). In any case, the results of the thesis suggest that dimensions are not immutable. I thus think one could be more explicit about whether and how there is a difference in how selection acts to correlate traits together, and selection acting on particular traits.

4. In Chapter 4, there is a conflation between what is measured and what is concluded: assertions are made about how well the pair functions together, but data on parenting behaviour and interactions between the pairs are neither collected nor analysed. The mediating data have not been collected, and no evidence is presented to show that there is such a thing as "harmony" in a pair (e.g. pp. 158-159). I would suggest being overly cautious in hypothesising about the mediating behaviours.

5. Adding to critique #1 above, are there differences in dominants' and subordinates' behaviour and thus their personality measured using behavioural coding? If so, how are they different? And, what is the effect on the interpretation of these data? In particular, if there is role-specific behaviour (as there is in other cooperatively-bred species e.g. meerkats), what conclusions can be drawn about personality measured over short periods? If there is no effect of social role, and personality is heritable in these species, is there variation within groups in

average personality, and how is variation within groups maintained?

6. I felt that Chapter 4 jumped the gun a little: the effect of either parent's personality on these measures of reproductive success have not yet been explored, so why start by measuring the effect of the two parents together? The results could suggest that only one member of the pair is important. For example, a low-scoring, "disagreeable" female could drive the long IBI result, because a disagreeable female will result in both a lower mean score t and a larger Δt score. Thus, a more parsimonious explanation could be that disagreeable females have longer IBIs, which drives the pairs' low IBI regardless of the males' agreeableness (or in addition to), but this hasn't been tested. I would recommend that T_m and T_f be included as explanatory variables in the model to disentangle this problem, and better understand the relative influence of each partner's personality on fitness. Plus, it would be good to know!

6a. Following from the previous critique, I understand why one hasn't done this (I suspect overparameterisation is the problem), but analysing each personality trait in separate models is a rather simplistic model. Perhaps the model selection approach ameliorates this problem to some extent (e.g. if there were many variables in the top models, that might provide evidence of either (i) no effect of personality or (b) an interactive effect with limited power).

7. It is not clear whether the personality data that were collected were independent of the parenting data—is it possible that the salient personality measurements captured aspects specific to parenting behaviour? For example, raters rating an individual as sociable could capture human's assessment of time spent grooming. As such, the finding that sociability correlates with grooming time only shows that humans are good at paying attention to social behaviours. Could that be the case here? Perhaps this isn't a problem either way, though it would be good to address.

Suggested corrections, mostly grammatical:

Please see the pdf of the thesis, where I have made some edits that could be incorporated. Text is struck out in red and additions added in blue. NB: Green text asks larger questions, most of which are addressed here in the above two sections, but I've kept them in to contextualise the above comments. Highlighted text is a point I've found problematic, and usually is accompanied by an explanation in green text (though not always where it is more obvious). Finally, underlined text I found to be an important idea / interpretation.



