

**Etude et mesure de la variabilité interindividuelle du  
comportement animal et son intégration dans les  
concepts de personnalité animale, « copying-style » et  
« pace-of-life syndrome ».**

Rapport bibliographique rédigé par Delaup Mathilde et  
encadré par Debeffe Lucie



## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toute l'équipe du CEFS de Toulouse qui m'a très bien accueilli à distance malgré les conditions assez difficiles auxquelles nous faisons face. Je remercie entre autres les étudiants qui ont accepté d'échanger avec moi sur ce sujet. Un grand merci également Mr Georges Gonzales et Mme Nadège Bonnot pour leurs relectures et leurs conseils bienveillants. Par-dessus tout, je tiens à remercier ma tutrice Lucie Debeffe pour son écoute attentive, son entière disponibilité, ses bons conseils et sa belle énergie qui ont fait de ces deux mois de rédaction un réel plaisir. Merci également à l'équipe de l'université de Rennes 1 du master CAH notamment ma référente universitaire Mme Séverine Henry et nos responsables de formation de Mme Blois-Heulin Catherine et Mme Cécilia Houdelier qui ont fait au mieux pour nous permettre de poursuivre notre formation durant cette période délicate. Enfin, je remercie mon compagnon qui m'a accompagné pendant ces deux mois de stage ainsi que mes proches, notamment mes ami(e)s du master, pour leur support sans faille.

# SOMMAIRE

<b>Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>La variabilité du comportement animal</b> .....	<b>2</b>
Variabilité inter et intra individuelle du comportement .....	2
La norme de réaction comportementale .....	3
Les différentes échelles d'étude de la variabilité .....	4
<b>Concepts et terminologies</b> .....	<b>6</b>
La personnalité animale .....	6
Multidisciplinarité.....	6
Structure de la personnalité.....	7
Tempérament et syndrome comportemental.....	7
Copying style .....	8
Pace-of-life syndrome .....	9
Points à débat .....	10
Polémiques autour de la notion de personnalité .....	10
Vers l'unification des notions .....	11
<b>Mesure de la variabilité comportementale</b> .....	<b>12</b>
Comment mesurer la variabilité comportementale .....	12
Difficultés de la mesure .....	13
Un exemple d'application : l'axe audace/timidité.....	14
<b>Conclusion</b> .....	<b>14</b>
<b>Bibliographie</b> .....	<b>16</b>
<b>Annexes</b> .....	<b>21</b>
<b>Résumé</b> .....	<b>23</b>

## INTRODUCTION

Le caractère individuel des animaux est un élément qui paraît indéniable pour la plupart des propriétaires d'animaux de compagnie. Pour autant, l'unicité chez l'animal est bien moins revendiquée lorsque l'on s'intéresse à d'autres espèces, notamment aux espèces sauvages. Les différences de comportement (voir glossaire) chez les animaux sont sans aucun doute connues des hommes depuis le début de leur interaction avec eux (Weiss, 2018). Elles sont d'ailleurs au cœur des processus de domestication et constituent ainsi un enjeu majeur en production animale (Réale, Reader *et al.*, 2007). Cependant, la variabilité du comportement a longtemps été considérée soit comme un simple bruit statistique (Roche, Careau *et al.*, 2016), soit comme des variations non adaptatives (Dall, Houston *et al.*, 2004). Bien que les preuves se soient accumulées concernant la capacité des animaux à adopter des stratégies différentes (Smith et Blumstein, 2008), leur caractère individuel fut sans cesse remis en question.

Depuis une vingtaine d'années, l'étude de la variabilité interindividuelle (voir glossaire) du comportement a connu un essor remarquable. On sait désormais que des différences individuelles dans le comportement apparaissent chez toutes les espèces (Dall, Houston *et al.*, 2004), chaque individu n'exprimant pas la totalité du répertoire comportemental de sa population (Dingemanse, Kazem *et al.*, 2010). L'apparition de variations comportementales stables dans le temps et à travers les contextes suggèrent cependant que le comportement animal est moins plastique que nous le pensions (Wolf, van Doorn *et al.*, 2007). Cette idée est le fondement de la notion de personnalité animale (voir glossaire). Aujourd'hui, il existe en écologie, de nombreux enjeux majeurs concernant l'étude de la variabilité comportementale ; comprendre les processus évolutifs à l'origine des variations (Dall, Houston *et al.*, 2004), définir les mécanismes proximaux qui les sous-tendent (Sih, Bell *et al.* 2004a) ou encore mettre en lumière leurs conséquences écologiques (Wolf et Weissing, 2012). On peut citer d'autres implications notamment en éthologie appliquée, par exemple dans le but de favoriser le bien-être en élevage (Miranda-de la Lama, Sepúlveda *et al.*, 2011). De plus, il s'agit d'un sujet d'étude important en psychologie comparée qui s'applique notamment à mettre en avant la structure de la personnalité humaine (voir glossaire) (Dingemanse, 2017). Cette discipline étudie ses fondement génétiques, biologiques, physiologiques et environnementaux (Gosling, 2001) en ayant recours à une comparaison entre l'homme et l'animal. Ainsi, l'étude de la variabilité comportementale chez l'animal tant à faire décroître de façon importante le fossé interdisciplinaire si longtemps entretenu entre la biologie, la physiologie et les sciences comportementales (Coppens, de Boer *et al.* 2010).

Ce sujet d'étude est de fait devenu un enjeu de recherche majeur (Wolf et Weissing, 2012) mais sa force intégrative est amoindri par le manque de consensus que révèle la littérature sur ce sujet.

On trouve, en effet, une terminologie variée et de nombreux concepts associés, qui constituent une réelle difficulté pour la compréhension de la thématique (Dall et Griffith, 2014), entraînent des débats importants entre les scientifiques (Beekman et Jordan, 2017 ; Briffa, 2017 ; Bell, 2017) et amoindrissent la possibilité de comparaison entre les études (Roche, Careau *et al.*, 2016). Ma revue aura trois objectifs ; 1) définir la variabilité du comportement, 2) expliquer et clarifier les notions associées notamment à l'aide d'un glossaire et 3) donner certains points clés sur les méthodes de mesures à employer.

## **I. LA VARIABILITÉ DU COMPORTEMENT ANIMAL**

### **1. Variabilité inter et intra individuelle du comportement**

Bien que l'approche individuelle ait longtemps été controversée par les biologistes (Réale, Reader *et al.*, 2007) l'existence et le maintien au cours de l'évolution des différences comportementales entre individus sont aujourd'hui démontrés chez de nombreuses espèces (Bell, Hankison *et al.* 2009 ; Smith et Blumstein 2008 ; Sih, Bell *et al.* 2004a). Les variations comportementales interindividuelles expliqueraient à elles seules 35% de la variance phénotypique dans une population (Bell, Hankison *et al.* 2009). La littérature concernant les causes de cette variabilité est vaste ; on démontre ainsi l'impact des processus physiologiques (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999) notamment du système neuroendocrinien (Sih, Bell *et al.* 2004a), de la variabilité génétique (Réale, Reader *et al.*, 2007) ou encore de l'expérience (Sih, Bell *et al.* 2004a).

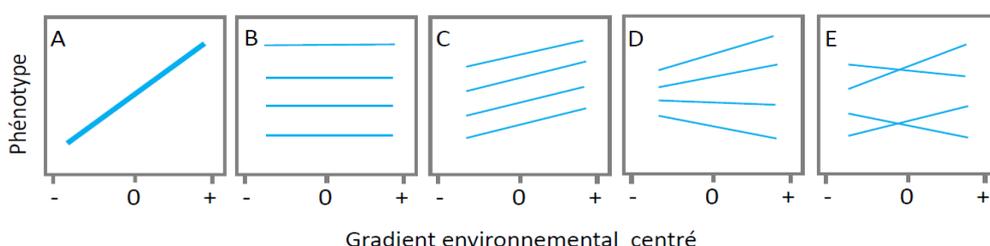
La variabilité entre les individus ne signifie pas l'absence de variation au sein des individus, c'est à dire une variabilité intra individuelle (voir glossaire) (Sih, Bell *et al.* 2004a) ou plasticité comportementale. En effet, les individus sont capables de modifier leur phénotype (voir glossaire) en fonction des conditions environnementales qui évoluent au cours de leurs vies (Dingemanse, Kazem *et al.*, 2010). Un comportement infiniment plastique pourrait être plus adaptatif mais les erreurs sont inévitables face à un nouvel environnement (Sih, Bell *et al.* 2004b) et une réponse adaptative à une portion de l'environnement augmente l'incertitude sur le reste de celui-ci (Dall, Houston *et al.*, 2004). Ainsi, le coût de la flexibilité, est un agent important dans le maintien de la variabilité interindividuelle (Dall, Houston *et al.*, 2004) et pourrait être maintenu par la sélection naturelle (Sih, Bell *et al.* 2004a). Afin de mieux comprendre ces coûts liés à la limitation de la plasticité, on peut observer les comportements dans des situations (voir glossaire) nécessitant un compromis important. L'une des plus étudiée induit un compromis entre l'alimentation et le risque de prédation ; un individu en constante vigilance augmente en effet ses chances de survie face à un prédateur mais diminue son apport énergétique de façon importante (Bergvall, Schäpers *et al.*, 2011).

La première étape pour étudier la variabilité interindividuelle est de caractériser le type comportemental (voir glossaire) des individus pour un comportement donné (Beckmann et Biro,

2013) en explorant la cohérence de leurs réponses dans le temps. La méthode la plus utilisée pour cela est le calcul de la répétabilité (voir glossaire) qui se base sur des observations répétées d'un comportement dans un environnement donné (Réale, Reader *et al.*, 2007). Ce calcul doit être réalisé dans une population homogène (Dall, Houston *et al.*, 2004). Sa formule est la suivante :  $R = S^2A / S^2A + S^2$  avec  $S^2A$  correspondant à la variance interindividuelle et  $S^2$  correspondant à la variance intra individuelle. Elle représente donc la fraction de la variation comportementale due aux différences entre les individus pour un comportement (Bell, Hankison *et al.* 2009). Le calcul de la répétabilité possède plusieurs avantages. Tout d'abord, il permet une comparaison entre les études réalisées sur différentes espèces (Roche, Careau *et al.*, 2016). Ensuite, la répétabilité apparaît comme une approche alternative à l'approche génétique (notamment pour les études de terrain) car elle représente la limite haute de l'héritabilité (voir glossaire) (Réale, Reader *et al.*, 2007). Cependant, certains points sont encore largement discutés au sein de la littérature. Jusqu'à présent, il n'existe pas de valeur seuil de répétabilité permettant d'infirmer ou de valider l'existence d'une réelle différenciation entre les individus (Roche, Careau *et al.*, 2016). De plus, la répétabilité, représente un ratio ce qui implique que sa valeur est dépendante du dénominateur et du numérateur. De fait, elle est déterminée à la fois par l'existence d'une variabilité inter et intra individuelle, ce qui pourrait biaiser son interprétation (Annexe 1). L'une des possibilité pour contourner ce problème est de baser son calcul sur la moyenne des populations (Dochtermann et Rouyauté, 2019).

## 2. La norme de réaction comportementale

Bien souvent, il existe un lien important entre le type comportemental et le degré de plasticité exprimé par un individu (Roche, Careau *et al.*, 2016). Par exemple, il a été démontré chez les rongeurs que les individus les plus agressifs possèdent un niveau d'adaptabilité à l'environnement inférieur à ceux étant davantage passifs (Coppens, de Boer *et al.* 2010). Selon Dingemanse et ses collaborateurs (2010), les études se concentrant uniquement sur la variabilité interindividuelle ou bien uniquement sur la plasticité comportementale pourraient ainsi amener à des inférences erronées. Cette idée est à la base du concept de norme de réaction comportementale (voir glossaire) qui décrit la réaction comportementale d'un individu le long d'un gradient environnemental. Ainsi, la variation individuelle du comportement pourrait être décrite selon trois dimensions ; la personnalité, la plasticité et enfin l'interaction entre ces deux composantes (Dingemanse, Kazem *et al.*, 2010). On la représente généralement de la façon suivante :



**Figure 1** (adaptée de Dingemanse, Kazem *et al.*, 2010) : Représentation graphique de la norme de réaction comportementale

Chaque trait décrit la réponse comportementale moyenne d'un hypothétique individu le long du gradient et la pente est donc représentative de la plasticité comportementale.

### 3. Les différentes échelles d'étude de la variabilité

Selon Réale et ses collaborateurs (2007) il est primordial d'étudier la variabilité du comportement à différentes échelles : tout d'abord, l'individu au sein d'une population. Cette approche permet de mettre en avant différentes sources de variation du comportement qui façonnent les différences interindividuelles tels le sexe (Moschilla, Tomkins *et al.*, 2019), l'expérience sociale (Jäger, Han *et al.*, 2013) ou le rang hiérarchique (Rudin, Tomkins *et al.*, 2017). Ces différences peuvent induire des variations en termes de valeurs adaptatives ou de trajectoires de vie, e.g. la tendance à la dispersion (Debeffe, Morellet *et al.*, 2014), l'utilisation de l'espace et l'accès à des ressources de qualité (Bonnot, Goulard *et al.*, 2018) ou le succès reproducteur (Jennings, Hayden *et al.*, 2013). Elles sont également liées à une vulnérabilité aux parasites (Réale, Garant *et al.*, 2010) ou à certaines maladies (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999) différenciée.

Ensuite, il est possible d'étudier la variabilité du comportement d'une population au sein d'une espèce. Cette approche permet notamment de mettre en lien l'impact de l'environnement (Réale, Reader *et al.*, 2007), par exemple de la prédation (Carter et Feeney, 2012) sur le comportement. L'existence de variations interindividuelles ne peut se faire sans référence aux congénères (Dall et Griffith, 2014) et peut être considérée comme une propriété d'une population (Briffa, 2017) qu'il est possible et intéressant de comparer.

Enfin, la variabilité du comportement peut être appréhendée via des comparaisons interspécifiques. Cette dernière échelle contient des implications évolutionnistes importantes (Sih, Bell *et al.* 2004b) : elle permet de comprendre l'évolution des traits (voir glossaire) comportementaux, leur signification adaptative et leur origine (Gosling, 2001). Si l'on compare des espèces phylogénétiquement éloignées, une similarité mettra en avant le rôle de l'environnement mais si les espèces comparées sont proches on s'intéressera davantage à l'évolution du trait (Weiss, 2018). On peut également évoquer une comparaison interspécifique particulière : celle de l'homme et de l'animal. Depuis fort longtemps, l'homme se base sur l'étude de l'animal non-humain pour tenter d'expliquer son propre fonctionnement (Gosling, 2001) et la variabilité individuelle comportementale n'échappe pas à la règle. Selon Gosling en 2001, il existe deux approches principales dans cette comparaison ; utiliser les études chez l'animal pour examiner plus en détails ce que l'on connaît de l'homme (approche "top down") ou bien analyser le comportement animal et utiliser ce modèle pour faire des hypothèses chez l'homme (approche "bottom up").

## GLOSSAIRE

**Comportement** : Actions motrices réalisées par un animal (Griffin, Guillette *et al.*, 2015)

**Contexte** : Catégorie comportementale fonctionnelle, exemple : alimentation, soin parental, reproduction (Sih, Bell *et al.* 2004b)

**Copying Style** : Ensemble de réponses comportementales et physiologiques face à une situation de stress qui est cohérent au cours du temps et qui caractérise un certain groupe d'individus (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999)

**Héritabilité** : Index standardisé de la proportion d'une variance de phénotype expliqué par la variance génétique d'un trait (Réale, Reader *et al.*, 2007)

**Label** : Terme utilisé pour décrire un trait de personnalité (Carter, Feeney *et al.*, 2013)

**Norme de réaction comportementale** : Relation qui décrit la réponse comportementale d'un individu en fonction de l'environnement dans lequel il évolue (Lansade, 2012)

**Pace of Life Syndrome** : Fait référence aux corrélations entre différents traits morphologiques, comportementaux, physiologiques ou autres qui auraient coévolués (Dammhahn, Dingemanse *et al.*, 2018)

**Paradigme** : Large hypothèse qui est retenue et admise par tous les chercheurs dans un domaine (Weiss, 2018)

**Personnalité humaine** : Caractéristiques d'un individu qui décrivent et expliquent des patrons stables de l'affect, de la cognition et du comportement (Gosling, 2008)

**Personnalité animale** : - Décrit le phénomène où les différences comportementales individuelles sont cohérentes au fil du temps et/ou à travers des situations (Réale, Reader *et al.*, 2007)  
- Variation interindividuelle dans le comportement attribuable à l'influence combinée d'effets génétiques et environnementaux qui affecte le phénotype d'un individu (Roche, Careau *et al.*, 2016)

**Phénotype** : Valeur de la mesure individuelle d'un trait (Réale, Reader *et al.*, 2007)

**Répétabilité** : Fraction de la variation comportementale qui est due aux différences entre les individus. Plus restrictive que le concept de personnalité, elle fait référence à la constance d'un comportement particulier au cours du temps pour un individu donné (Bell, Hankison *et al.*, 2009)

**Situation** : Ensemble de condition à un moment donné ; différentes situations peuvent impliquer différents niveaux le long d'un gradient environnemental (ex : risque de prédation) ou différents ensembles de conditions au cours du temps (ex : saison de reproduction) (Sih, Bell *et al.* 2004b)

**Syndrome comportemental** : Correspond à un ensemble de comportement corrélés qui reflète la cohérence individuelle dans le comportement entre des situations multiples (Sih, Bell *et al.* 2004b)

**Tempérament** : Chez l'homme : tendance héritée et apparaissant tôt dans le développement qui continue tout au long de la vie et sert de fondation à la personnalité (Gosling, 2001)  
Chez l'animal : Cf personnalité animale

**Trait** : Caractéristique d'un organisme partagé par tous ou par certains individus d'une espèce pouvant varier entre les individus (Réale, Reader *et al.*, 2007)

**Trait de personnalité animale** : Aspect particulier d'un répertoire comportemental individuel exemple : agressivité (Carter, Feeney *et al.* 2013)

**Type comportemental ou type de personnalité** : Fait référence aux différents degrés d'un trait de personnalité exemple : timide ou audacieux (Griffin, Guillette *et al.*, 2015)

**Variabilité interindividuelle** : Décrit le phénomène où les individus au sein d'un groupe ou d'une population diffèrent de manière cohérente les uns des autres (Rudin, Tomkins *et al.*, 2017).

**Variabilité intra individuelle** : Capacité d'un individu à altérer son phénotype pour s'adapter aux conditions environnementales qui changent au cours de sa vie (Dingemanse *et al.*, 2010)

## II. CONCEPTS ET TERMINOLOGIES

### 1. La personnalité animale

#### a. Multidisciplinarité

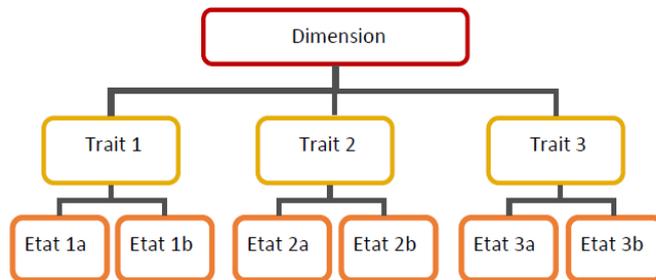
L'étude de la personnalité concerne de nombreux domaines. La psychologie considère la personnalité comme une thématique centrale si bien que la psychologie de la personnalité est aujourd'hui une filière à part entière. Une des caractéristique principale de celle-ci est sa grande force intégrative car elle est influencée par de nombreux courant de la psychologie tels que la psychobiologie, la psychologie socio-cognitive ou le béhaviorisme (Funder, 2001). La principale mission de celle-ci est de « construire une théorie scientifique permettant de décrire, d'expliquer et de prédire le comportement des individus » (Hansenne, 2018). La personnalité a également constitué un grand intérêt dans le domaine de la psychologie comparée. L'étude de la personnalité chez l'animal permet de répondre à des questions non accessibles chez l'homme (Gosling et Vazire, 2002) grâce à la possibilité d'avoir : un meilleur contrôle expérimental, de meilleures mesures physiologiques et enfin la possibilité d'études longitudinales et d'observations naturalistes (Gosling, 2008). En éthologie, la personnalité est bien différenciée de la cognition et est associée uniquement à la sphère affective (Lansade, 2012). En écologie comportementale, il y a bien un centrage sur le comportement (Bell, 2017) qui se reflète dans sa définition ; la personnalité repose sur l'existence d'une faible variabilité comportementale intra individuelle par rapport à la variabilité interindividuelle (Carter et Feeney, 2012). Contrairement aux autres domaines de recherche, l'écologie comportementale se base exclusivement sur la mise en place de méthodes objectives et aucun processus émotionnel ou cognitif n'est interprété (Bell, 2017).

Cette pluridisciplinarité centrée sur une même thématique possède de nombreux avantages. Les études sur la personnalité animale dans des contextes écologiques et/ou évolutifs ont pu être influencées par la psychologie (Carter, Feeney *et al.*, 2013) notamment en intégrant des méthodes bien établies (Dingemanse, 2017). Les études comparatives offriraient des informations précieuses sur l'évolution (Weiss, 2018) et les mécanisme proximaux (Sih, Bell *et al.* 2004b) de la personnalité aussi bien animale qu'humaine. Au niveau de la définition même de celle-ci, deux aspects font consensus entre les différents domaines : les notions de stabilité et de multi dimensionnalité qui caractérisent la personnalité (Lansade, 2012). Dans tous les domaines, il y a un centrage important sur son lien avec la physiologie, l'anatomie, la génétique et l'évolution (Funder, 2001 ; Sih, Bell *et al.* 2004a). On retrouve également des recoupements dans divers grands concepts tels que l'impact du contexte qui est l'objet d'étude de la psychologie interactionniste et est étudié tant en écologie qu'en éthologie par le concept de norme de réaction comportementale (Carter, Feeney *et al.*, 2013). Cependant, tandis que l'écologie comportementale aborde une approche dite réductionniste (tentant d'expliquer les propriétés d'un système à partir de propriétés plus élémentaires), la psychologie de la

personnalité développe une approche holistique en se basant sur la globalité des processus (Carter, Feeney *et al.*, 2013).

### b. Structure de la personnalité animale

L'organisation de la personnalité est sans doute l'une des questions les plus posées par les chercheurs travaillant sur cette thématique. Aujourd'hui, la théorie des traits est le paradigme (voir glossaire) prédominant. Elle décrit son organisation selon une structure hiérarchisée que l'on peut schématiser ainsi :



**Figure 2** (adaptée de Lansade 2012) : Schéma de la structure hiérarchisée de la personnalité

Les observations dans une situation  $x$  à un moment  $T$ , correspondant à un état, peuvent être regroupées en traits (propensions à manifester un type d'état). La corrélation entre les traits constitue une dimension. Ces théories sont basées sur des analyses factorielles qui permettent d'extraire des facteurs communs (ou dimensions) en se basant sur la cohérence des réponses (Lansade, 2012). Historiquement, dans l'étude de la personnalité humaine il existe un modèle qui fait office de cadre théorique pour de nombreuses études : le modèle "Big Five" ou modèle à cinq facteurs (Goldberg, 1990 ; Feher et Vernon, 2020) (Annexe 2). Ce modèle, basé sur un regroupement des différents adjectifs utilisé pour décrire la personnalité, explique celle-ci selon cinq axes : l'ouverture, la conscience, l'extraversion, l'agréabilité et le neuroticisme (ou stabilité émotionnelle) (Goldberg, 1990). Pour Gosling et John (1999), trois des cinq dimensions sont bien retrouvées dans l'étude de la personnalité animale (extraversion, agréabilité et neuroticisme) et la dominance, absente des études chez l'homme, pourrait être un facteur important. Gosling (2001) démontre également que cinq aspects de la personnalité ont été particulièrement étudiés chez l'animal et, en se basant sur ses observations, Réale et ses collaborateurs proposent en 2007 un modèle pour étudier la personnalité animale. Ils la décrivent ainsi selon cinq traits principaux : l'audace, l'exploration, l'activité, la sociabilité et l'agressivité.

## 2. Tempérament et syndrome comportemental

L'un des article fondateur sur l'étude de la variabilité comportementale chez l'animal est la revue de Réale et ses collaborateurs parue en 2007. Pour autant, dans celle-ci, les auteurs ne parlent pas de personnalité mais de tempérament (voir glossaire) bien qu'il y soit spécifié que ces deux notions peuvent être utilisés comme des synonymes car elles sont fréquemment distinguées de façon arbitraire. L'utilisation de l'une ou l'autre des terminologies serait avant tout une question d'époque

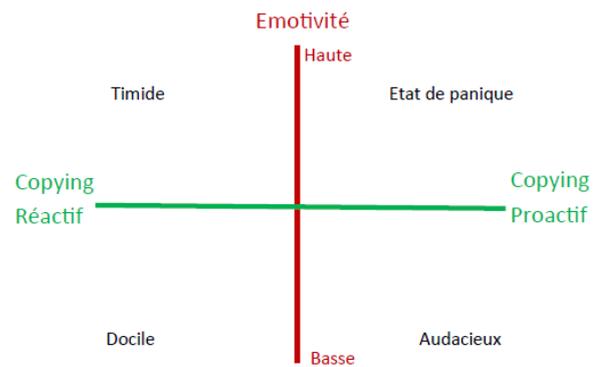
(Lansade, 2012). Le tempérament est un concept très utilisé en psychologie qui le considère comme un construct relié à la personnalité (Gosling, 2001), mais les définitions entre ces deux termes diffèrent quelque peu. Le tempérament possède une forte héritabilité et apparaît tôt dans le développement (Hansenne, 2018). Pour certains auteurs l'utilisation d'une terminologie vaste pour un même définition apporte avant tout une confusion au sein de la littérature (Roche, Careau *et al.*, 2016) et contrairement au terme personnalité, le tempérament risquerait de compliquer la liaison avec la littérature humaine (Gosling, 2008).

Une autre terminologie fréquemment utilisée est la notion de syndrome comportemental (voir glossaire). Celle-ci est particulière à l'écologie comportementale et est souvent employée dans le cadre d'études sur les implications évolutives et écologiques de la variabilité du comportement (Sih, Bell *et al.* 2004b) (Annexe 3). Le syndrome comportemental possède deux composantes clés : une corrélation au cours des situations (Sih, Bell *et al.* 2004b) et une plasticité limitée, pouvant expliquer certains comportements aberrants (Bell, Hankison *et al.* 2009). Par exemple, certains individus peuvent montrer un syndrome d'agressivité ; ainsi, si une haute agressivité est adaptative dans une situation de compétition, elle apparaît aberrante lors des activités de soins parentaux (Sih, Bell *et al.* 2004a). Il est également préconisé de quantifier la relation avec d'autres traits (Sih, Bell *et al.* 2004a) tels que le fonctionnement neuroendocrinien si bien que pour certains auteurs, le syndrome comportemental est associé à des corrélations entre le phénotype et des composantes physiologiques (Réale, Reader *et al.*, 2007). La distinction entre les termes "Personnalité", "Syndrome comportemental" et "Tempérament" fait débat. On peut ainsi les considérer comme des synonymes (Bell, 2007), comme des notions "emboîtées", c'est à dire l'une faisant parti de l'autre (Carter, Feeney *et al.*, 2013 ; Réale, Reader *et al.*, 2007) ou encore comme des concepts indépendants (Réale, Reader *et al.*, 2007). Beaucoup d'auteurs ont actuellement opté pour une terminologie de la variance qui définirait la personnalité comme la variation entre les individus pour un même trait et le syndrome comportemental comme une covariance interindividuelle entre différents traits, limitant l'utilisation de ces termes et visant à une littérature plus objective (Carter, Feeney *et al.*, 2013 ; Dingemans, 2017).

### **3. Copying style**

Le "copying" ou l'adaptation, correspond aux efforts physiologiques et comportementaux effectués par un individu pour maîtriser une situation stressante (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999). Pour y parvenir, les individus sont bien entendu capables de développer différentes stratégies, appelés « coping styles » (voir glossaire). Classiquement, on distingue deux groupes d'individus ; les proactifs,

qui démontrent une courte latence d'attaque en situation de stress et les réactifs pour lesquels la latence est plus longue (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999). Cependant, cette vision binaire est très controversée car elle se base sur une répartition arbitraire et ne s'applique qu'à une poignée d'espèces bien spécifiques (Lansade 2012). En 2007, grâce à l'étude de la corrélation entre le copying style et l'anxiété, Koolhaas et ses collaborateurs proposent un modèle en deux dimensions. Tous les individus pourraient être placés le long de deux axes indépendants : le style de copying et la réactivité émotionnelle. On peut ainsi considérer cette représentation comme un modèle de structure de la personnalité chez l'animal (Coppens, de Boer *et al.* 2010).



**Figure 3** (adaptée de Koolhaas, Jaap *et al.* 2007) : Modèle représentant les deux facteurs indépendants ; le niveau d'émotivité et le style de copying

Il a également été démontré que les deux stratégies de copying sont associées de façon différenciée aux capacités d'adaptation à l'environnement. Tandis que les proactifs possèdent un degré de flexibilité assez limité, les individus réactifs sont davantage influencés par les variations de leur environnement (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999). La performance de chaque stratégie apparaît de fait comme dépendante de la stabilité de l'environnement (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999). Les différentes stratégies de copying sont associées à des vulnérabilités aux maladies différenciées (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999), à un fonctionnement immunitaire inégal (Koolhaas, 2008) et à des réponses au stress pouvant parfois être totalement opposées (Koolhaas, Jaap *et al.*, 2007). Cette terminologie est fréquemment utilisée lors des études en laboratoire et se retrouve ainsi beaucoup en psychologie et en médecine mais sa différenciation avec d'autres termes reste parfois vague (cf. Partie 3.3). On peut cependant clarifier que cette notion implique l'étude du comportement à travers des corrélations avec des traits physiologiques (Réale, Reader *et al.*, 2007) et privilégie avant tout des situations de stress (Koolhaas, Jaap *et al.*, 2007).

#### 4. Pace-of-life syndrome

La variabilité interindividuelle du comportement fait, depuis une dizaine d'années, son apparition dans certains concepts majeurs de l'écologie, tels que celui du « pace-of-life » (Réale, Garant *et al.*, 2010). La théorie de l'histoire de vie préconise que le maintien des variations phénotypiques et génétiques (au sein d'une population, d'une espèce ou entre les espèces) sont issues de la combinaison entre la sélection naturelle et les compromis dans l'allocation des ressources pour un ensemble de fonctions biologiques (Dammhahn, Dingemanse *et al.*, 2018). Ces sélections ont abouti à des patrons de covariation entre certains traits d'histoire de vie (Dammhahn, Dingemanse *et*

*al.*, 2018) (reproduction, développement, espérance de vie...) qui s'établissent le long d'un continuum rapide-lent que l'on appelle "pace-of-life" (Moschilla, Tomkins *et al.*, 2019). L'hypothèse du Pace Of Life Syndrome (POLs) (voir glossaire), littéralement le syndrome du rythme de vie, postule que différents traits physiologiques auraient coévolué en réponse aux conditions environnementales (Dammhahn, Dingemanse *et al.*, 2018) qui favorisent une stratégie d'histoire de vie particulière (Réale, Garant *et al.*, 2010). En 2010, Réale et son équipe proposent d'étendre ce concept en y incluant le comportement car celui-ci possède un lien important avec certains traits d'histoire de vie. Par exemple, chez de nombreuses espèces l'agressivité augmente le succès reproducteur (Smith et Blumstein, 2008). De la même façon, l'activité générale et l'audace des individus sont corrélées à leur taux de croissance (Biro et Stamp, 2008). De plus, des corrélations entre la personnalité et le fonctionnement physiologique ont été mises en lumière (Koolhaas, Korte *et al.*, 1999). On considère aujourd'hui la théorie des POLs comme une covariation entre différents traits appartenant à trois domaines : le comportement, la physiologie et l'histoire de vie (Moschilla, Tomkins *et al.*, 2019). Ces dernières années de recherches ont montré l'importance réciproque que peuvent avoir les études concernant cette théorie et celle sur la personnalité animale (Biro et Stamp, 2008).

## **5. Points à débat**

### **a. Polémiques autour de la notion de personnalité**

L'étude de la personnalité est cependant soumise à de nombreuses polémiques. En psychologie, il existe un réel débat sur l'existence même de celle-ci notamment en raison d'un manque de constance au cours des situations (Gosling et Vazire, 2002). L'utilisation de ce terme chez l'animal a soulevé un grand nombre de controverses dans la littérature (Roche, Careau *et al.*, 2016). Pour certains auteurs, son existence repose exclusivement sur des projections anthropomorphiques (évoqué par Gosling, 2001) et le concept de personnalité, ainsi que toute la terminologie qui s'y rapporte, n'apporte tout simplement rien car la variabilité du comportement est déjà largement étudiée (Beekman et Jordan, 2017). On reproche à ce domaine des études simples, souvent descriptives (Beekman et Jordan, 2017), faisant preuve d'un manque de raisonnement hypothético-déductif (évoqué par Dall et Griffith, 2014). Pour d'autres, l'utilisation du terme personnalité facilite l'approche intégrative permettant notamment un meilleur lien entre l'écologie comportementale et la littérature sur la personnalité humaine (Gosling, 2008). Elle peut être considérée comme un cadre théorique qui intègre toutes les études s'intéressant aux raisons pour lesquelles les individus diffèrent dans leur façon de se comporter (Briffa, 2017). L'idée qu'elle constitue simplement un remaniement de théories existantes, de même que le manque de consensus, apparaissent comme des caractéristiques inhérentes à tout domaine naissant (Pruits, 2017) et l'absence de paradigme permettrait d'en faire un domaine dynamique (Weiss, 2018).

La structure de la personnalité, elle aussi, est soumise à de nombreux questionnements et désaccords (Weiss, 2018). En psychologie, bien que le modèle Big Five soit le plus utilisé, sa pertinence ne fait pas l'unanimité. Pour certains, l'utilisation des labels (voir glossaire) n'est pas optimale : différents labels pouvant parfois incorporer la même mesure et inversement (Funder, 2001). Il existe un grand nombre d'autres modèles, par exemple le modèle HEXACO qui se base sur une étude transculturelle répertoriant ainsi six dimensions de la personnalité (Ashton, 2014). *In fine*, en regroupant les études, il a été répertorié plus de 40 dimensions (Lansade, 2012). Ainsi, les auteurs préconisent de croiser différents modèles lorsque l'on veut s'interroger sur la personnalité humaine (Feher et Vernon, 2020). Quoi qu'il en soit, ces modèles se basent sur une construction à priori et sur une décision subjective dans le choix d'analyse des données (Lansade, 2012) ; il est de fait difficile de les considérer comme exhaustifs (Ashton, 2014). La validité de l'application du modèle Big Five à l'étude de la personnalité animale interroge la communauté scientifique. Pour certains auteurs, il n'est pas applicable à l'ensemble des espèces (Bell, 2017) et ne possède pas de lien réel avec la valeur adaptative (Roche, Careau *et al.*, 2016) qui constitue un point central dans l'étude de la variabilité interindividuelle du comportement. Un avantage certain est l'homogénéisation de la littérature, particulièrement grâce à la possibilité de lier systématiquement un trait de personnalité (voir glossaire) avec un test (Réale, Reader *et al.*, 2007) (Annexe 4). Néanmoins, la pertinence d'appliquer un modèle unique à des espèces dont les caractéristiques divergent beaucoup pose en effet grandement question (Lansade, 2012). Enfin, les modèles préconçus, tels que le modèle Big Five, ont longtemps limité les études sur la personnalité chez l'homme (Feher et Vernon, 2020) et il serait dommage de réitérer des erreurs passées.

#### **b. Vers l'unification des notions**

Même si certaines différences entre les notions ont pu être mises en avant, il est vrai que leur distinction demeure souvent vague. Pour certains, l'étendue de la terminologie se base avant tout sur la réticence à utiliser le terme personnalité (Gosling, 2008). Pour d'autres, il n'y a pas de véritable problématique à cette diversité, à condition bien entendu que les termes soient correctement définis (David et Dall, 2016). Cependant, cette terminologie trop souvent interchangeée pourrait être l'une des causes du manque de considération de la variabilité comportementale individuelle (Roche, Careau *et al.*, 2016). En 2016, David et Dall proposent ainsi de séparer la personnalité animale en deux cadres théoriques plus spécifiques : la variabilité intra individuelle et l'histoire de vie. En se basant sur leur proposition et sur l'article de Briffa (2017), il semble en effet cohérent de définir la personnalité animale comme un grand cadre théorique rassemblant différentes composantes : la norme de réaction comportementale, étudiant la variabilité comportementale individuelle au travers des contextes, le syndrome comportemental définissant la covariation entre les différents traits (pouvant ainsi inclure

la notion de copying style) et la théorie des POLS qui s'intéresse à l'impact de l'histoire de vie sur la variabilité. L'utilisation du terme général de personnalité permet en effet une approche intégrative qu'il semble primordial de conserver (Sih, Bell *et al.* 2004a). Le futur des recherches portant sur la personnalité animale et humaine s'annonce ainsi actif et dynamique (Funder, 2001 ; Pruit, 2017). Pour Gosling (2001), l'œuvre primordiale pour l'unification des différents domaines est la création d'un langage commun.

### **III. MESURE DE LA VARIABILITÉ COMPORTEMENTALE**

#### **1. Comment mesurer la variabilité comportementale**

En éthologie, on distingue trois méthodes principales pour étudier la personnalité : les questionnaires, l'observation de l'individu dans son milieu naturel et les tests expérimentaux (Lansade, 2012). Le type de mesure utilisé est avant tout fonction du domaine dans lequel se place le chercheur. L'observation en milieu naturel, bien que très complexe, permet l'accès à certains comportements inobservables en laboratoire (Lansade, 2012). Les questionnaires représentent la méthode de mesure principale en psychologie bien que l'autoévaluation s'accompagne de nombreux biais (Funder 2001). Ils peuvent également être appliqués dans le cadre d'étude chez l'animal domestique ou captif, constituant ainsi un outil privilégié pour les parcs zoologiques (Tetley et O'Hara, 2012). Malgré leur importante subjectivité, les questionnaires permettent d'accéder facilement à des données longitudinales (Lansade, 2012). Les tests expérimentaux apparaissent comme le type de mesure le plus développé et le plus utilisé dans l'étude de la variabilité comportementale chez l'animal (Réale, Reader *et al.*, 2007 ; Roche, Careau *et al.*, 2016). Ils constituent un ensemble de conditions standardisées qui permettent de comparer les études entre elles (Lansade, 2012) et qui apparaissent nécessaires pour mesurer la corrélation entre certains traits (Réale, Reader *et al.*, 2007). Il existe ainsi une multitude de tests pouvant avoir lieu aussi bien dans le milieu naturel des individus que dans des dispositifs spécifiques (Carter, Feeney *et al.*, 2013). Dans leur article paru en 2007, Réale et ses collaborateurs proposent de lier chaque test à un trait de personnalité spécifique. Par exemple, le test de séparation peut être utilisé pour mesurer la sociabilité. Choisir le bon test, le plus discriminant possible (Réale, Reader *et al.*, 2007) et en prenant en compte l'écologie de l'espèce étudiée (Bell, 2007), est primordial. De la même façon, il est important d'adapter les modalités du test aux processus cognitifs et aux implications écologiques mis en jeu (Greggor, Thornton *et al.*, 2015).

Comme nous l'avons vu précédemment, une des mesures primordiales pour pouvoir parler de variabilité interindividuelle du comportement est le calcul de la répétabilité (Bell, Hankison *et al.* 2009). Pour autant, de nombreux auteurs font aujourd'hui le postulat que le comportement est répétable et se contentent d'un seul essai (Beckmann et Biro, 2013). Dans leur métaanalyse chez

plusieurs espèces de poissons parue en 2013, Beckmann et Biro démontrent qu'un essai n'est pas suffisant pour mettre en avant le type comportemental d'un individu. De la même façon, il est important de préciser que la personnalité individuelle est une évaluation relative par rapport à une population de référence (Lansade, 2012). En ce sens, les mesures doivent absolument être effectuées sur un nombre important d'individus, dans une population homogène (Dall et Griffith, 2014). En effet, même si les individus démontrent une bonne cohérence dans leur comportement, si aucune différence n'apparaît au sein d'une population, nous ne pouvons parler de variation interindividuelle.

## 2. Difficultés de la mesure

Aujourd'hui, il n'existe pas de guide sur la méthode à utiliser pour mesurer la variabilité comportementale (Beckmann et Biro, 2013) et de nombreuses difficultés apparaissent lors de son étude. Dans un premier temps, le choix des tests, si important soit-il, est complexe. Lorsqu'on se base sur la théorie des traits, il existe l'erreur "Jingle-Jungle". Jingle représente le fait qu'un label est utilisé pour deux traits fonctionnels différents et Jungle le fait que deux labels différents définissent le même trait fonctionnel (Carter, Feeney *et al.*, 2013). L'existence de cette erreur permet de mettre en lumière l'idée que le modèle, assez simpliste exprimé par Réale *et al.* (2007), semble posséder certaines failles. Une autre difficulté dans l'utilisation de tests réside dans la question suivante : Suis-je bien en train de mesurer ce que je souhaite mesurer ? Pour cela, selon Carter et ses collaborateurs (2013), les éthologues et écologistes peuvent s'appuyer sur un outil développé par la psychologie : la validité. La validité convergente permet de savoir si deux tests mesurent bien le même trait, ce qui est intéressant dans la mesure où il est préconisé d'utiliser plusieurs tests pour un même trait de personnalité (Réale, Reader *et al.*, 2007). A l'inverse, la validité divergente permet de s'assurer que deux tests employés pour mesurer deux traits différents, mesurent en effet bien deux éléments distincts. Enfin, l'ultime difficulté réside dans l'interprétation des tests. Celle-ci est notamment due à la confusion existante dans la terminologie (syndrome comportemental, personnalité, copying style ...) et au manque de consensus sur la définition des traits. De la même façon, l'interprétation des tests peut varier selon les espèces (Carter, Feeney *et al.*, 2013) et il est nécessaire de prendre en compte le fonctionnement global de l'animal (Dall et Griffith, 2014). On peut également se questionner sur la réelle représentativité d'une mesure de laboratoire comparativement à une mesure en milieu naturel. Il a été montré que chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) les variations individuelles concernant la néophobie en captivité reflètent bien celles sur le terrain (Herborn, Macleod *et al.*, 2010). La captivité modifie le comportement des animaux car ils doivent s'adapter à de nouvelles conditions de vie (Tetley et O'Hara, 2012). Il est donc important de multiplier ce type d'étude pour établir à quel point elle est responsable des différences comportementales interindividuelles (Herborn, Macleod *et al.*, 2010).

### 3. Un exemple d'application : l'axe audace/timidité

L'axe audace/timidité (en anglais *boldness/shyness*) est considéré comme le trait de personnalité le plus étudié (Carter, Feeney *et al.*, 2013). Cependant, il n'est pas caractérisé de façon homogène au sein de la littérature. Chez de nombreuses espèces, l'axe audace/timidité constitue une dimension vaste et complexe (Bergvall, Schäpers *et al.*, 2011) affectée par le manque de consensus caractéristique des études concernant la variabilité comportementale. Cet axe peut être défini comme la réaction d'un individu face à une menace (Beckmann et Biro, 2013) généralement en condition de prédation (Wolf, van Doorn *et al.*, 2007). Pour certains auteurs, il constitue un trait de tempérament ou de personnalité (Réale, Reader *et al.*, 2007). L'audace et la timidité sont des composantes importantes dans le concept de copying style et dans la description de Koolhaas et ses collaborateurs (2007), elles correspondent à des caractéristiques externes. Ainsi, un individu dit timide aura une stratégie de copying style réactive et une forte émotivité. A l'inverse, l'individu audacieux sera davantage proactif et peu émotif. Cependant, pour certains auteurs, l'axe proactif/réactif correspond à la corrélation entre l'audace et l'agressivité (Sih, Bell *et al.* 2004a). Pour d'autres, la terminologie utilisée est simplement liée à l'espèce et ces auteurs considèrent l'axe proactif/réactif et l'axe audace/timidité comme des équivalents (Coppens, de Boer *et al.* 2010). Afin de mesurer l'audace des individus, on peut mettre en place différents tests aussi bien en laboratoire qu'en milieu naturel (Beckmann et Biro, 2013). Parmi les plus utilisés on note l'exposition à un prédateur, la réponse face à un stimulus menaçant et la capturabilité (Réale, Reader *et al.*, 2007). Pour Carter *et al.* (2013), l'audace peut, dans certains cas, être évaluée par l'application d'un test de néophobie ; un individu timide aura tendance à éviter un nouvel élément contrairement à un individu audacieux (Réale, Gallant *et al.*, 2000). Ainsi, si on expose un individu à un nouvel environnement, sa latence de sortie peut être considérée comme une mesure de l'audace (Beckmann et Biro, 2013).

Cet axe a été particulièrement étudié en écologie comportementale car il est au cœur des études s'intéressant au lien entre la variabilité comportementale et la survie (Carter et Feeney, 2012). En effet, chez certaines espèces l'audace augmente le succès reproducteur mais elle diminue de façon importante la longévité (Smith et Blumstein, 2008). L'axe audace/timidité est régulièrement relié à d'autres dimensions de la personnalité tels que l'agressivité ou l'exploration (Wolf, van Doorn *et al.*, 2007 ; Smith et Blumstein, 2008). Ainsi, il est au centre de nombreux compromis comportementaux qui influencent la reproduction ou encore la productivité des individus (Biro et Stamp, 2008).

## CONCLUSION

De nos jours, la variabilité individuelle du comportement chez l'animal est un sujet central pour de nombreux domaines. Les recherches sur cette thématique démontrent ainsi que la flexibilité comportementale des individus est limitée et s'accompagne de différences interindividuelles qui

perdurent dans le temps. Bien que la terminologie soit encore controversée, il est clair que le développement de l'analyse de cette variabilité promet des avancées majeures. La force de cette thématique réside sans aucun doute dans son aspect pluridisciplinaire ; chaque domaine apportant sa pierre à l'édifice en termes de méthodologie, d'analyse ou bien de questionnement. De nombreuses interrogations demeurent aujourd'hui sans réponse ; Quelles sont les bases neurologiques de la personnalité animale ? Comment s'organise et se met en place cette personnalité ? Comment a-t-elle évolué ? Ou encore quelles sont les implications possibles de son étude ?

En 2012, Wolf et Weissing dénombrent 14 implications écologiques et évolutionnistes d'une variabilité interindividuelle cohérente et stable dans le temps. L'étude de la personnalité animale permettrait notamment une meilleure compréhension des processus de spéciation ou de la stabilité des populations. Elle aboutirait également à des avancées intéressantes sur la compréhension des relations trophiques telles que la dynamique proie/prédateur (Sih, 2017) ou encore les processus d'invasion (Pruitt, 2017). De la même manière, on sait désormais que les variations interindividuelles dans le comportement possèdent des liens importants avec les comportements de protection du territoire (Amy, Sprau *et al.* 2010), la dynamique de groupe (Jolles, King *et al.*, 2020) et les relations sociales (Rudin, Tomkins *et al.*, 2017). La reconnaissance des variabilités comportementales est aussi associée à des impacts majeurs dans le domaine de l'élevage (Miranda-de la Lama, Sepúlveda *et al.*, 2011), dans le fonctionnement des populations zoologiques (Tetley et O'Hara, 2012) et plus globalement dans le bien-être des animaux captifs. Cette reconnaissance peut s'appliquer à la gestion de certaines espèces sauvages (Found et St. Clair, 2019) ou encore à l'amélioration des processus de réintroduction (Smith et Blunstein, 2008). Enfin, à l'heure où les modifications anthropiques des écosystèmes se multiplient et où le réchauffement climatique ne cesse de progresser, il semble primordial de mieux comprendre les différences individuelles dans les capacités d'adaptation des espèces afin de mieux protéger les espèces menacées (Carter et Feeney, 2012 ; Roche, Careau *et al.*, 2016). En dernier lieu, ces études sont essentielles dans la compréhension de la personnalité humaine (Weiss, 2018) et concernent toutes les investigations du domaine médical ou pharmaceutique qui utilisent l'analyse du comportement animal (Koolhaas, 2008). Pour conclure, je peux, suite à l'écriture de ce rapport, confirmer l'affirmation de Dall et Griffith (2014) : la terminologie diversifiée et la multitude de notions associés à la variabilité comportementale représentent une réelle difficulté. Cependant, c'est une thématique très vaste, dont les implications paraissent majeures et de fait, elle constitue réellement un élan dynamique et motivant. Son développement jouera, sans aucun doute, un rôle important dans la levée des barrières qui cloisonnent les différents domaines scientifiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- Amy, M., Sprau, P., de Goede, P., & Naguib, M. (2010). Effects of personality on territory defence in communication networks : A playback experiment with radio-tagged great tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1700), 3685-3692
- Ashton, M. M. C. (2014). La structure de la personnalité : Classification des traits. Dans *Psychologie de la personnalité et des différences individuelles*. De Boeck Supérieur.
- Beckmann, C., & Biro, P. A. (2013). On the validity of a single (boldness) assay in personality research. *Ethology*, 119(11), 937-947.
- Beekman, M., & Jordan, L. A. (2017). Does the field of animal personality provide any new insights for behavioral ecology? *Behavioral Ecology*, 28(3), 617-623.
- Bell, A. M. (2017). There is no special sauce : A comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28(3), 626-627.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour : A meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771-783.
- Bell, A. M. (2007). Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 755-761.
- Bergvall, U. A., Schäpers, A., Kjellander, P., & Weiss, A. (2011). Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Animal Behaviour*, 81(1), 101-112.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 361-368.
- Bonnot, N. C., Goulard, M., Hewison, A. J. M., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Chaval, Y., & Morellet, N. (2018). Boldness-mediated habitat use tactics and reproductive success in a wild large herbivore. *Animal Behaviour*, 145, 107-115.
- Briffa, M. (2017). Abandoning animal personality would cause obfuscation : A comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28(3), 625-626.

- Carter, A. J., Feeney, W. E., Marshall, H. H., Cowlshaw, G., & Heinsohn, R. (2013). Animal personality : What are behavioural ecologists measuring?: What are animal personality researchers measuring. *Biological Reviews*, 88(2), 465-475
- Carter, A. J., & Feeney, W. E. (2012). Taking a Comparative Approach : Analysing Personality as a Multivariate Behavioural Response across Species. *PLoS ONE*, 7(7), e42440.
- Coppens, C. M., de Boer, S. F., & Koolhaas, J. M. (2010). Coping styles and behavioural flexibility : Towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4021-4028.
- Dall, S. R. X., & Griffith, S. C. (2014). An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2,3.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality : Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734-739.
- Dammhahn, M., Dingemanse, N. J., Niemelä, P. T., & Réale, D. (2018). Pace-of-life syndromes : A framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(3), 62, s00265-018-2473-y.
- David, M., & Dall, S. R. X. (2016). Unravelling the philosophies underlying ‘animal personality’ studies : a brief re-appraisal of the field. *Ethology*, 122(1), 1-9.
- Debeffe, L., Morellet, N., Bonnot, N., Gaillard, J. M., Cargnelutti, B., Verheyden-Tixier, H., ... & Hewison, A. J. M. (2014). The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1790), 20140873.
- Dingemanse, N. J. (2017). The role of personality research in contemporary behavioral ecology : A comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28(3), 624-625.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms : Animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81-89.

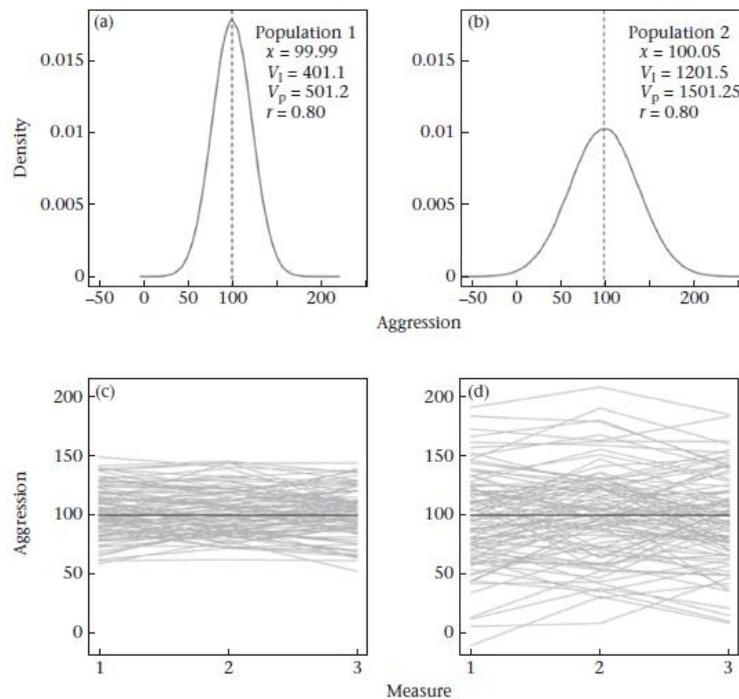
- Dochtermann, N. A., & Royauté, R. (2019). The mean matters: going beyond repeatability to interpret behavioural variation. *Animal Behaviour*, 153, 147-150.
- Feher, A., & Vernon, P. A. (2020). Looking beyond the Big Five : A selective review of alternatives to the Big Five model of personality. *Personality and Individual Differences*, 110002.
- Found, R., & St. Clair, C. C. (2019). Influences of personality on ungulate migration and management. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 438.
- Funder DC. (2001) Personality. *Annu Rev Psychol* ; 52:197-221.
- Goldberg, L. R. (1990). *An Alternative « Description of Personality » : The Big-Five Factor Structure*. 14.
- Gosling, S. D. (2008). Personality in non-human animals. *Social and Personality Psychology Compass*, 2(2), 985-1001
- Gosling, S. D., & Vazire, S. (2002). Are we barking up the right tree? Evaluating a comparative approach to personality. *Journal of Research in Personality*, 36(6), 607-614.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin*, 127(1), 45.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current directions in psychological science*, 8(3), 69-75.
- Greggor, A. L., Thornton, A., & Clayton, N. S. (2015). Neophobia is not only avoidance : Improving neophobia tests by combining cognition and ecology. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 6, 82-89.
- Griffin, A. S., Guillette, L. M., & Healy, S. D. (2015). Cognition and personality : An analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(4), 207-214.
- Hansenne, M. (2018). Introduction. Dans *Psychologie de la personnalité*. De Boeck Supérieur.
- Herborn, K. A., Macleod, R., Miles, W. T. S., Schofield, A. N. B., Alexander, L., & Arnold, K. E. (2010). Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*, 79(4), 835-843.
- Jäger, H. Y., Han, C. S., & Dingemanse, N. J. (2019). Social experiences shape behavioral individuality and within-individual stability. *Behavioral Ecology*, 30(4), 1012-1019.

- Jennings, D. J., Hayden, T. J., & Gammell, M. P. (2013). Personality and predictability in fallow deer fighting behaviour : The relationship with mating success. *Animal Behaviour*, 86(5), 1041-1047.
- Jolles, J. W., King, A. J., & Killen, S. S. (2020). The role of individual heterogeneity in collective animal behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(3), 278-291.
- Koolhaas, J. M. (2008). Coping style and immunity in animals : Making sense of individual variation. *Brain, Behavior, and Immunity*, 22(5), 662-667. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2007.11.006>
- Koolhaas, Jaap M., de Boer, S. F., Buwalda, B., & van Reenen, K. (2007). Individual Variation in Coping with Stress : A Multidimensional Approach of Ultimate and Proximate Mechanisms. *Brain, Behavior and Evolution*, 70(4), 218-226
- Koolhaas, J.M, Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W., & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals : Current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925-935.
- Lansade L. La Personnalité dans Darmaillacq, A. S., & Lévy, F. (2012). *Éthologie animale : Une approche biologique du comportement*. De Boeck Supérieur
- Miranda-de la Lama, G. C., Sepúlveda, W. S., Montaldo, H. H., María, G. A., & Galindo, F. (2011). Social strategies associated with identity profiles in dairy goats. *Applied Animal Behaviour Science*, 134(1-2), 48-55.
- Moschilla, J. A., Tomkins, J. L., & Simmons, L. W. (2019). Sex-specific pace-of-life syndromes. *Behavioral Ecology*, 30(4), 1096-1105
- Pruitt, J. N. (2017). Are personality researchers painting the roses red ? Maybe: A comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, 28(3), 628-629.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051-4063.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318.

- Réale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, *60*(5), 589-597.
- Roche, D. G., Careau, V., & Binning, S. A. (2016). Demystifying animal 'personality' (or not): Why individual variation matters to experimental biologists. *The Journal of Experimental Biology*, *219*(24), 3832-3843.
- Rudin, F. S., Tomkins, J. L., & Simmons, L. W. (2017). Changes in dominance status erode personality and behavioral syndromes. *Behavioral Ecology*, *28*(1), 270-279.
- Sih, A. (2017). Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes : A comment on Beekman and Jordan. *Behavioral Ecology*, *28*(3), 627-628.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004a). Behavioral Syndromes : An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology*, *79*(3), 241-277.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004b). Behavioral syndromes : An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*(7), 372-378.
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality : A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *19*(2), 448-455.
- Tetley, C. L., & O'Hara, S. J. (2012). Ratings of animal personality as a tool for improving the breeding, management and welfare of zoo mammals. *Animal Welfare-The UFAW Journal*, *21*(4), 463.
- Weiss, A. (2018). Personality traits : A view from the animal kingdom: Animal personality. *Journal of Personality*, *86*(1), 12-22
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities : Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(8), 452-461.
- Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O., & Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, *447*(7144), 581-584.

ANNEXES

**Annexe 1 :** Exemple du biais inhérent au calcul de la répétabilité, tiré de Dochtermann et Rouyauté, (2019).



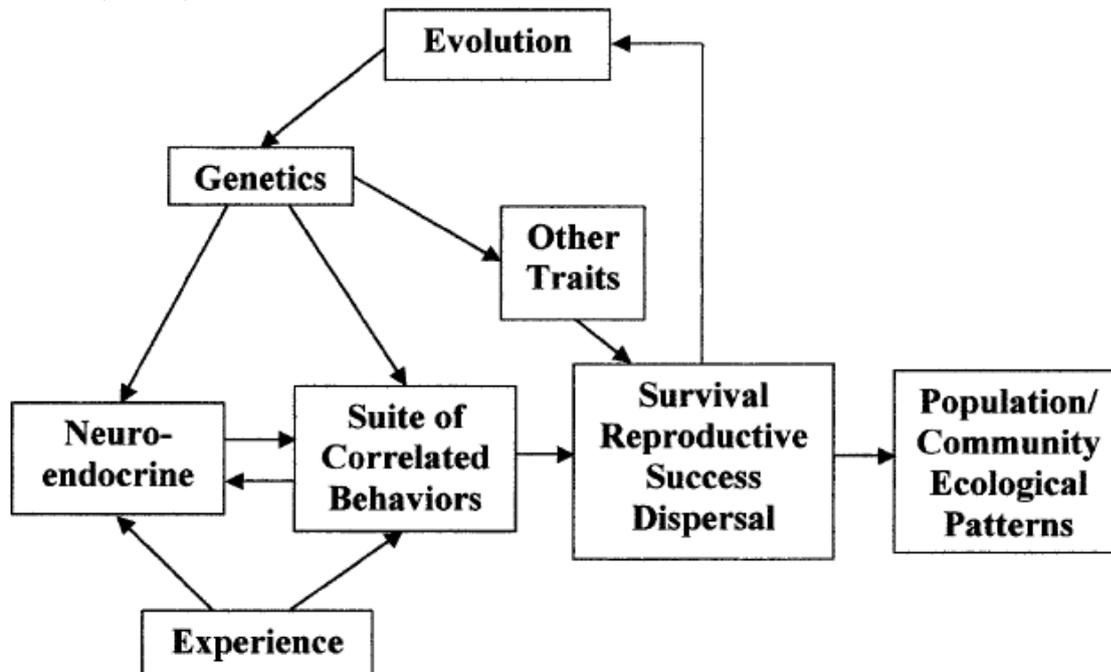
**Figure 1.** Populations can have the same repeatability yet have drastically different magnitudes of among-individual variance relative to their means. For example, two populations of unicorns simulated by Wilson (2008) had the same average aggression and the same repeatability despite different amounts of variability (a, b). This can be more clearly observed when aggression of 100 randomly selected individuals from each population is measured three times (c, d). The comparison of individuals from Population 1 (c) and Population 2 (d) demonstrates that, despite the equal repeatability, unicorns in Population 2 exhibited much larger differences from each other than did unicorns in Population 1.

**Annexe 2 :** Dimensions du modèle Big Five illustrées, tiré de Gosling et John (1999).

FFM dimension label	Examples of facets
N Neuroticism vs. Emotional Stability	Anxiety, depression, vulnerability to stress, moodiness
A Agreeableness vs. Antagonism	Trust, tendermindedness, cooperation, lack of aggression
E Extraversion vs. Introversion	Sociability, assertiveness, activity, positive emotions
O Open vs. Closed to Experience	Ideas/intellect, imagination, creativity, curiosity
C Conscientiousness vs. Impulsiveness	Deliberation, self-discipline, dutifulness, order

Note. See John (1990) and Costa and McCrae (1992) for details.

**Annexe 3 :** Schéma récapitulatif d'une vision intégrative du syndrome comportemental, tiré de Sih, Bell *et al.* (2004a).



**Annexe 4 :** Tableau récapitulatif de la liaison possible entre un test et un trait de personnalité, tiré de Réale, Reader *et al.* (2007).

Table 3. Summary of a terminological and methodological framework for the ecological study of temperament

Ecological situation	Temperament traits and extreme phenotypes	Tests <sup>1</sup>	Example of operational definition	Example of study	Examples of ecological validity (relationship with...)
Risk-taking	<b>Boldness</b> Bold, docile, tame, unafraid	Predator presentation test	Avoidance or inspection of the predator	Godin & Dugatkin (1996)	Risks of predation <sup>4,5</sup>
		Predator stimulus test	Startle response near a food patch and latency to return to the food source	Van Oers <i>et al.</i> (2004b)	Survival <sup>4</sup>
	Shy, untamed, fearful	Response to threat stimuli	Latency to enter a trap or probability of capture	Coleman & Wilson (1998)	Mating success in males <sup>4</sup>
		Trappability <sup>5</sup>	Tendency to fight, attack, or bite	Malmkvist and Hansen (2001)	Social status <sup>4</sup>
		Resistance to handlers / Trapezov stick test / Tonic immobility test <sup>7</sup>	Latency to move	Jones (1982)	Reproductive success <sup>4</sup>
Novelty <sup>2</sup> Habitat	<b>Exploration<sup>3</sup></b> Exploratory, neophilic	Open-field test <sup>8</sup>	Distance covered / defecation and urination / time spent rearing	Hall (1934); Archer (1973)	Dispersal <sup>4</sup>
Object	Unexploratory, neophobic	Novel environment test	Same as open field / per cent of time spent with the head in the holes	File & Wardill (1975)	Reproductive success <sup>4</sup>
Food		Hole-board test	Latency to approach a novel object close to a food source. Per cent of time spent in contact with the object	Greenberg (1984)	Risks of predation <sup>4,5</sup> Survival <sup>4</sup> Dietary and habitat characteristics <sup>5</sup> Behavioural flexibility <sup>5</sup>
		Novel object test			
General activity	<b>Activity</b> Active Inactive	Open-field test / cage activity test	Distance covered	Wilson <i>et al.</i> (1976)	Dispersal <sup>4</sup> Risks of predation <sup>4,5</sup>
Social	<b>Sociability</b> Social, sociable	Separation test	Reaction to separation from the group / latency to join the group when isolated	Faure & Mills (1998)	Reproductive success <sup>4</sup>
	Asocial <b>Aggressiveness</b> Aggressive	Mirror image stimulus <sup>9</sup>	Aggressive display or contact	Armitage (1986)	Parasitic load <sup>4</sup> Competitive abilities (food, space, territory, mate) <sup>4</sup>

## RESUME

L'étude de la variabilité interindividuelle comportementale chez l'animal, longtemps négligée, connaît un essor remarquable depuis les deux dernières décennies. Cette thématique pluridisciplinaire s'articule autour de nombreuses notions et d'une vaste terminologie qui divisent aujourd'hui la communauté scientifique et rendent difficile l'intégration de toutes les données obtenues. Nous pouvons ainsi voir la personnalité animale comme une discipline qui s'intéresse aux différences individuelles cohérente de comportement. Afin de caractériser ces différences, les auteurs peuvent s'appuyer sur le calcul de la répétabilité qui évalue la constance d'un comportement pour un individu donné en référence à sa population. Au cœur de la personnalité animale, apparaît le concept de norme comportementale qui vise à introduire les variabilités inter et intra individuelle dans un même cadre théorique. La notion de syndrome comportemental s'intéresse à la corrélation entre différents traits comportementaux et physiologiques et peut être reliée à deux autres concepts : celui de copying style qui se concentre avant tout sur des situations de stress et celui de pace of life syndrome qui vise à lier ces traits avec l'histoire de vie des individus. De plus, en suivant le modèle proposé par la psychologie, de nombreux auteurs se sont employés à comprendre la structure de la personnalité chez l'animal. Les méthodes utilisées pour la mesurer sont avant tout fonction du domaine d'étude dans lequel se place le chercheur, bien que les tests expérimentaux apparaissent aujourd'hui comme l'outil majeur. Cet écrit est clôturé par l'exemple de l'axe de personnalité audace/timidité qui illustre à la fois les différentes méthodes applicables et le manque de consensus au sein de la littérature.

**Mots clés :** Répétabilité, Tempérament, Norme de réaction comportementale, Type comportemental.

The study of interindividual behavioural variability in animals, which has been neglected for a long time, meets with a remarkable rise over the past two decades. This multidisciplinary topic connects many concepts and the vast terminology field divides the scientific community, making the integration of all the collected data difficult. We can thus consider animal personality focusing on consistent individual differences in behaviour. To characterize these differences, the authors can use the repeatability calculation that evaluates the consistency of a behaviour for a given individual by reference to its population and for a particular context. At the heart of animal personality, the concept of behavioural reaction norm aims to introduce inter and intra individual variabilities into the same theoretical framework. The notion of behavioural syndrome defined by the correlation between different behavioural and physiological traits and can be related to two other concepts: the copying style, which focuses primarily on stressful situations, and the pace of life syndrome, which aims to

link different traits with the life-history characteristics of individuals. In addition, following the model used in psychology, many authors have endeavoured to understand the structure of animal personality. The methods used to measure behavioural variability primarily depend on the field of study the researchers belong to, although experimental tests appear today as the major tool. We conclude this essay with the boldness/shyness personality axis example that illustrates both the different practicable methods and the lack of consensus existing within the literature.

**Key words :** Repeatability, Temperament, Behavioural reaction norm, Behavioural type

### Schéma résumé de la revue bibliographique

