

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

REDÉFINIR L'IMPORTANCE DE L'HABITUATION EN CONTEXTE ÉCOLOGIQUE :
UNE EXPLORATION DES DIFFÉRENCES INTERINDIVIDUELLES D'HABITUATION
AUX STIMULI

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CATHERINE ČAPKUN-HUOT

DÉCEMBRE 2022

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Ce mémoire, et les péripéties qui l'ont tissé, n'aurait pu arriver à bon port sans la précieuse aide et le soutien moral de nombreuses personnes.

Je tiens d'abord à remercier Roxane Hutchings-Baudin qui a affronté à mes côtés les conditions météo imprévisibles de la vallée de Ruitter pour aller à la poursuite des tamias rayés. Je remercie également le reste des personnes dans l'équipe de terrain 2021 du Projet tamia qui se sont révélés être des collègues et des amis d'exception : Camille Gaudreau-Rousseau, Dominic Bourret, Frédéric Laberge, Juliette Frappier-Lecomte, Marianne Roxbourgh et Megan Brownlee. Je pense aussi aux autres étudiants et postdoctorants du laboratoire Réale et du (feu) GRECA qui ont été la source d'une saine émulation et avec qui je partage des souvenirs inestimables : Chase Carreau, Elène Haave-Audet, Francesca Santostefano, Hassen Allegue, Hélène Dion-Phénix, Laurie Auclair, Mathias Gagnon-Barbin, Mathieu Videlier et Maxime Fraser-Franco.

Un grand merci à mon superviseur Denis Réale, qui a un réel talent pour brasser les idées et stimuler la réflexion, qui s'est investi sincèrement dans mon projet et qui m'a encouragée à accomplir davantage que je ne m'en serais crue capable. Merci aussi à mon co-superviseur Dany Garant, qui s'est toujours montré disponible et éclairant. Je dois également remercier Patrick Bergeron, un des chercheurs principaux du Projet tamia aux côtés de Denis et Dany, pour son soutien et sa bonne humeur. Merci aussi aux professeurs Julien Martin et Pierre-Olivier Montiglio pour leurs commentaires féconds formulés lors de l'évaluation de ma proposition de recherche. Je remercie aussi les professeures Kimberley Mathot et Mélanie Guigueno, membres du jury d'évaluation du mémoire, pour leurs remarques hautement pertinentes.

Je suis aussi redevable à ma famille, qui m'a toujours soutenue dans mes projets. Merci à mes parents, à mes frères et à ma grand-mère de n'avoir jamais montré signe d'ennui malgré mes longues tirades sur les petits suisses.

J'aimerais enfin remercier de tout cœur mon acolyte de tous les instants, Jérôme Gosselin-Tapp, qui m'a accompagnée dans cette aventure universitaire pandémique et qui a attisé ma curiosité, ma motivation et ma détermination.

Merci finalement au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et au Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies d'avoir soutenu financièrement mon projet de recherche.

DÉDICACE

À Pascal, qui m'a menée sur la voie de la biologie

À Dragica, qui sera toujours un exemple de résilience

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est structuré en trois principales sections. Dans le premier chapitre, ou l'introduction générale, j'établis les fondements théoriques de l'habituation, ma problématique de recherche et mes objectifs. Dans le deuxième chapitre, au cœur du mémoire, j'expose les résultats de mes travaux de maîtrise sous forme d'un article scientifique rédigé en anglais qui s'intitule : « Sex, personality and threat imminence influence habituation to simulated predatory approaches ». Ce manuscrit traite de la variation interindividuelle dans la réponse d'habituation de tamias rayés (*Tamias striatus*) à des tests de distance de fuite répétés et de l'influence de l'imminence du danger sur la réponse d'habituation et la variance interindividuelle. Les auteurs de cet article sont Catherine Čapkun-Huot, Dany Garant, Andrew MacDonald et Denis Réale. CČH, DR et DG ont conçu le design expérimental. CČH a effectué les manipulations et la récolte de données. CČH et AM ont analysé les données. CČH a rédigé le manuscrit. DR et DG ont contribué à la rédaction de la version finale de l'article. DR et DG, en tant que chercheurs principaux du Projet tamia et (co)directeurs de CČH, ont encadré ce projet et financé le travail de terrain. Nous prévoyons soumettre très prochainement ce manuscrit pour publication dans une revue scientifique à comité de lecture. Dans le troisième chapitre, la conclusion générale, j'établis les contributions principales de mes recherches, leurs limitations et les perspectives de recherche que mes travaux engendrent.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
DÉDICACE.....	iii
AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ.....	ix
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Fondements théoriques	1
1.1.1 Brève histoire de la recherche sur l’habituation et définitions	1
1.1.2 Implications écologiques et évolutives.....	3
1.1.3 Variation interindividuelle dans la réponse d’habituation.....	5
1.2 Objectifs.....	7
1.3 Considérations méthodologiques.....	7
1.3.1 De l’importance de la répétition	7
1.3.2 Distinguer différents types d’apprentissage.....	9
1.3.3 Espèce modèle : le tamia rayé (<i>Tamias striatus</i>).....	12
1.3.3.1 Modèle d’étude.....	12
1.3.3.2 Population à l’étude.....	13
CHAPITRE 2 SEX, PERSONALITY AND THREAT IMMINENCE INFLUENCE HABITUATION TO SIMULATED PREDATORY APPROACHES.....	16
2.1 Résumé.....	16
2.2 Abstract.....	17
2.3 Introduction.....	17
2.4 Methods	19
2.4.1 Study species and system	19
2.4.2 FID experiment.....	20
2.4.3 Personality	21
2.4.4 Statistical analyses.....	21
2.5 Results.....	24
2.5.1 Effects of threat imminence on habituation features	25
2.5.2 Individual differences in habituation.....	27
2.5.3 Differences in among-individual variance between threat imminence levels.....	30
2.5.4 Variation in habituation potential and fitness.....	31
2.6 Discussion.....	31
2.6.1 Differences in habituation features between threat imminence levels	31

2.6.2	Between-individual differences in habituation.....	32
2.6.3	Differences in among-individual variation between treatments.....	35
2.6.4	Conclusion.....	36
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE		37
3.1	Contribution au champ.....	37
3.1.1	Effets de l'imminence du danger sur la réponse d'habituation	37
3.1.2	Différences interindividuelles d'habituation	38
3.1.3	Variance interindividuelle en fonction de l'imminence du danger	40
3.2	Limitations	40
3.3	Directions futures.....	41
ANNEXE A MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE AU CHAPITRE 2.....		44
RÉFÉRENCES.....		47

LISTE DES FIGURES

<p>Figure 1.1 Le tamia rayé (<i>Tamias striatus</i>) comme modèle d'étude. Cet individu a été observé en train de casser la croûte, mangeant les fleurs de silènes enflés (<i>Silene vulgaris</i>). Photo : Catherine Čapkun-Huot.....</p>	13
<p>Figure 1.2 Individu Q061 s'alimentant à la parcelle de nourriture à proximité de son terrier (T045). Le tamia est identifié grâce aux rubans de couleur apposés sur les étiquettes auriculaires. Q061 est le seul individu à porter le bleu sur les deux oreilles sur le site MV1. Photo : Catherine Čapkun-Huot</p>	15
<p>Figure 2.1 Nonlinear model estimating three parameters of habituation, or the decrease in the behavioral response of an animal following repeated exposure to a stimulus. m is the initial response (the response during the first trial), p is the habituation potential (the amplitude of the response decrement or the proportion of the initial response that is lost to reach the individual habituation asymptote), and d is the half-saturation constant (the number of trials required to reach half of the habituation potential).</p>	23
<p>Figure 2.2 Habituation to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests as a function of threat imminence in eastern chipmunks in Southern Quebec, Canada. Threat imminence is measured as approach speed (A = low or 0.6 km.h⁻¹ ; B = medium or 1.2 km.h⁻¹; C = high or 1.8 km.h⁻¹; N = 425 observations on 40 focal chipmunks). Variance from group-level effects is excluded. 95 % credible intervals are shown.....</p>	25
<p>Figure 2.3 Habituation to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests as expected from the posterior distribution for each focal chipmunk (N = 425 observations on 40 chipmunks), separated by threat imminence levels (A: low, B: medium, and C: high). Habituation curves have been extrapolated (in lighter blue) to show approximated asymptotes for each individual. 95% credible intervals are shown.</p>	27
<p>Figure 2.4 Sex effects on habituation. Top: Habituation in response to repeated flight-initiation distance tests (FID in cm; N = 413 trials on 39 chipmunks) in females (green) and males (pink) separated by threat imminence levels (A: low, B: medium, and C: high). Variance from group-level effects is excluded, and all other variables are set to the mean. 95 % credible intervals are shown. Bottom: Differences between female and male responses from the top figure with standard deviation for each threat imminence level (D: low, E: medium, and F: high).....</p>	28
<p>Figure 2.5 Personality effects on habituation. Top: habituation in response to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests for three levels of exploration (minimum observed, mean, and maximum observed, N = 413 trials on 39 focal chipmunks). Bottom: habituation in response to repeated FID tests for three levels of docility. Habituation responses are separated by threat imminence levels (A, D: low, B, E: medium, and C, F: high). Variance from group-level effects is excluded, predictions are for females, and all other variables are set to the mean. 95 % credible intervals are shown.....</p>	29
<p>Figure 2.6 Posterior distribution of the hyperparameters (standard deviation of $\text{logit}(m)$ [A], $\text{logit}(p)$ [B], and $\text{log}(d)$ [C]) for each threat imminence level. m represents the initial response, p is the habituation potential, and d is the half-saturation constant, a proxy for habituation speed. The median (center point), the 66% quantile interval (bold line), and the 95% quantile interval (thin line) are shown. Posterior densities are colored by threat imminence levels (low = green, medium = yellow, high = orange)...</p>	30

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 2.1 Estimates [95% credible intervals] from three nonlinear gamma models on flight-initiation distances (FID). Model 1 includes threat imminence (low, medium, high) as a predictor variable and chipmunk identity as a group-level effect (N = 425 trials on 40 chipmunks). Model 2 is similar to the first model, but it also includes the number of times an individual was captured before a FID test (i.e., Captures), the sex, the docility level and the exploration as predictor variables (N = 413 trials on 39 chipmunks; although we measured FID on 40 chipmunks, the exploration score was missing for one individual). Model 3 is the same as the first model, except that it nests chipmunk identity within a threat imminence treatment (N = 425 trials on 40 chipmunks). Correlations between parameters for each threat imminence level are also estimated in the model 3 but are omitted from the table for clarity. Credible intervals that do not include zero are in bold..... 26
- Table 2.2 Estimates [95% credible intervals] from three linear models on fitness consequences of habituation (N = 39 chipmunks). We used the habituation potential (p , logit transformed) as a predictor variable of three fitness metrics: 1) the survival until 2022, 2) the body mass in spring, and 3) the body mass in summer. We used a Bernoulli distribution in the survival model and gaussian distributions for both mass models. Credible intervals that do not include zero are in bold..... 31

RÉSUMÉ

L'habituation est un processus d'apprentissage par lequel un individu diminue sa réponse à un stimulus après une exposition répétée à celui-ci. Quoique ce processus ait été surtout étudié dans les domaines de la psychologie et de la cognition, son intérêt en écologie évolutive et comportementale n'en demeure pas moindre. En effet, l'habituation est une forme de plasticité comportementale qui pourrait jouer un rôle fondamental dans l'écologie des animaux sauvages. Les réponses d'habituation des individus sont susceptibles d'entraîner des coûts importants liés aux opportunités manquées (ex. d'alimentation) ou à la prédation et devraient varier entre les individus ou les populations en fonction de ces coûts. La variation dans la réponse d'habituation entre les individus est la condition première de son éventuelle évolution en réponse aux changements environnementaux. Dans ce mémoire, j'analyse l'importance évolutive de l'habituation en étudiant comment l'imminence d'un danger influence les réponses d'habituation et les différences interindividuelles d'habituation. Mes collaborateurs et moi avons effectué des essais répétés de distance de fuite sur des tamias rayés (*Tamias striatus*) sauvages, en faisant fluctuer l'imminence du danger avec des vitesses d'approche distinctes. Nous avons testé si (1) l'imminence du danger affecte l'habituation; (2) les tamias diffèrent dans leur habituation; et (3) la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation change avec l'imminence du danger. Nous n'avons pas observé de différence dans la réponse initiale en fonction de l'imminence du danger, mais nous avons observé une habituation plus rapide et prononcée chez les tamias exposés à des approches représentant un danger moins imminent. Les individus variaient principalement en termes de potentiel d'habituation. L'habituation était plus importante pour les femelles, les tamias peu dociles et les explorateurs minutieux. L'imminence du danger, cependant, n'a pas eu d'influence sur la variance interindividuelle dans la réponse initiale, le potentiel d'habituation et la vitesse d'habituation. Dans l'ensemble, nos résultats indiquent que l'habituation est hautement spécifique au contexte et qu'elle a potentiellement des implications importantes pour l'écologie et l'évolution des animaux sauvages.

Mots clés : Habituation, Distance de fuite, Différences interindividuelles, Variation, Imminence du danger, Dépendance au contexte

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Dans le cadre de ce mémoire en écologie comportementale, je m'intéresse à l'importance de l'habituation en contexte écologique dans une perspective évolutive. J'étudie, plus précisément, les différences interindividuelles d'habituation à un stimulus simulant un prédateur ainsi que l'effet de l'imminence d'un danger sur la réponse d'habituation et la variance interindividuelle. Dans cette introduction générale, je reviens d'abord sur les fondements théoriques du concept d'habituation, je situe ensuite mes travaux dans le contexte théorique et empirique actuel des recherches sur l'habituation afin d'établir, finalement, mes objectifs et les bases méthodologiques de mon projet.

1.1 Fondements théoriques

L'intérêt que suscite le processus d'habituation ne date pas d'hier. Comme le relève Blumstein (2016), on retrouve déjà l'esprit du concept d'habituation et de ses répercussions dans la fable *Le Berger mauvais plaisant* d'Ésope, aussi connue sous le nom de *L'Enfant qui criait au loup*, qui met en garde depuis plus de 2 500 ans contre la possibilité de ne plus être réactif à un danger potentiel. Le terme habituation et surtout la forme pronominale du verbe (s'habituer) sont d'ailleurs bien intégrés dans le langage courant. Bien que la plupart des gens sont familiers avec l'idée d'habituation, il convient de revenir d'entrée de jeu sur les définitions formelles de l'habituation, de son processus inverse, la sensibilisation, et de sa conséquence, la tolérance.

1.1.1 Brève histoire de la recherche sur l'habituation et définitions

En français, le mot habitude peut désigner une « manière usuelle d'agir », mais aussi le « fait d'être accoutumé, par un phénomène de répétition » (Le Robert 2022). Cette dernière définition est une version conforme, quoique simplifiée, à celle qui est généralement utilisée dans les écrits scientifiques pour décrire le phénomène et qui est présentée ci-dessous. En recherche, de nombreux termes ont été utilisés pour désigner le processus d'habituation – notamment acclimatation, adaptation négative, fatigue, inactivité stimulatoire (recensés par Humphrey 1933 et Harris 1943; puis compilés dans Thompson 2009) –, mais l'adoption du mot habituation a été fortement encouragée dans la recension des écrits de Harris (1943), devenue un classique dans le domaine.

La littérature la plus riche sur les questions concernant l'habituation provient des domaines de la psychologie et de la cognition, qui ont produit le premier cadre conceptuel de l'habituation. Formulé d'abord par

Thompson et Spencer (1966), ce cadre théorique est ensuite révisé par Groves et Thompson (1970), puis par Christoffersen (1997). Il est finalement mis à jour dans sa plus récente version par Rankin et collab. (2009; voir le bref résumé historique dans Gagliano et collab. 2018).

L'habituation est un processus d'apprentissage par lequel un individu diminue sa réponse à un stimulus après une exposition répétée à celui-ci (Rankin et collab. 2009). Toute diminution dans la réponse qui serait causée par de l'adaptation sensorielle ou de la fatigue sensorielle ou motrice est exclue de la définition de l'habituation (Rankin et collab. 2009). L'habituation peut avoir lieu en conjonction avec le phénomène de sensibilisation, un autre type d'apprentissage non associatif à l'effet inverse, qui résulte en une augmentation de la réponse d'un individu à un stimulus répété. Quoique ces deux phénomènes se développent et agissent indépendamment, Groves et Thompson (1970) proposent dans leur théorie du processus double de l'habituation (traduction libre de la « dual-process theory of habituation ») que l'intensité de la réponse comportementale d'un individu est en fait le résultat de la somme des phénomènes d'habituation et de sensibilisation. L'habituation est généralement considérée comme un type d'apprentissage non associatif (ex. Rose et Rankin 2001, Rankin et collab. 2009, mais voir notamment Balkenius 2000 et Raderschall et collab. 2011 pour une critique de cette catégorisation), par opposition à des types d'apprentissages associatifs, tels que les conditionnements classique et opérant, qui impliquent l'association de deux stimuli plutôt qu'un seul stimulus (Rose et Rankin 2001). Certains chercheurs affirment que l'habituation a lieu en présence d'un stimulus neutre (Whittaker et Knight 1998), c'est-à-dire lorsque celui-ci ne prédit rien qui soit important pour l'individu et devrait donc être ignoré (Balkenius 2000), tandis que d'autres suggèrent que l'habituation peut se produire en présence d'un stimulus dangereux (Ardiel et collab. 2017).

En raison de son apparente simplicité, l'habituation est souvent qualifiée de phénomène cognitif élémentaire (Shettleworth 2010, Boisseau et collab. 2016). Or, la grande diversité de taxa qui présentent des signes d'habituation (notamment les mammifères : ex. Hughes 1990; les oiseaux : ex. Dong et Clayton 2009; les poissons : ex. Riedel 1998; les invertébrés : ex. Prados et collab. 2020; les organismes unicellulaires sans système neuronal : ex. Boisseau et collab. 2016; et même les plantes : ex. Gagliano et collab. 2014) témoigne de la variété de mécanismes pouvant être à l'origine de l'habituation. L'une des explications les plus simples suggère que l'habituation pourrait avoir lieu au niveau des neurones, qui deviennent moins sensibles à un stimulus dont le seuil qui doit être atteint pour éliciter une réponse augmente (Balkenius 2000). Quoiqu'elle soit applicable à de nombreuses espèces, cette explication ne permet pas de comprendre le phénomène chez des organismes sans système neuronal. C'est d'ailleurs ce qui a amené Harris (1943) à proposer que de réduire notre conception de l'habituation à une seule cause la rende bien trop générale pour être utile. Dans

leur mise à jour du cadre conceptuel de l'habituation, Rankin et collab. (2009) notent que nous en connaissons « remarquablement peu » sur les mécanismes neurologiques de l'habituation.

Malgré cette incertitude au sujet des rouages du phénomène d'habituation, sa conséquence n'en demeure pas moins bien établie. L'habituation a pour effet d'augmenter la tolérance à un stimulus particulier, c'est-à-dire d'augmenter l'intensité de la perturbation qui est endurée sans réaction manifeste (Nisbet 2000). En d'autres mots, l'habituation peut mener à une absence ou à une faible réaction comportementale face à un stimulus qui déclenchait pourtant une réaction au départ.

1.1.2 Implications écologiques et évolutives

Malgré des décennies de recherche sur le phénomène d'habituation, l'importance adaptative de l'habituation, particulièrement dans des conditions naturelles, est encore très peu connue (Hemmi et Merkle 2009, Rankin et collab. 2009). Cet angle mort dans la littérature s'explique par le fait que l'habituation a été d'abord, et principalement, étudiée en psychologie et en cognition avec des animaux en captivité. Dans ces domaines, une analyse causale (mécanistique) de l'habituation (pour reprendre le cadre conceptuel des quatre questions de l'éthologie de Tinbergen; Tinbergen 1963) est souvent préférée. Or, le milieu de l'écologie, et plus précisément de l'écologie comportementale, privilégie plutôt une analyse fonctionnelle.

Dans une optique fonctionnelle, l'habituation pourrait se révéler très utile en contexte écologique, puisqu'elle permet aux individus de s'ajuster à des changements environnementaux (Petrinovich et Patterson 1981, Raderschall et collab. 2011). L'habituation peut en effet permettre à un individu d'ignorer les stimuli sans importance (Rose et Rankin 2001) qui apparaissent dans un environnement changeant et de se concentrer uniquement sur les activités utiles. Autrement dit, l'habituation permet de diminuer les coûts liés aux opportunités manquées (ex. alimentation) en diminuant l'énergie et le temps accordés à des stimuli peu importants, ce qui devrait influencer positivement l'aptitude phénotypique d'un individu. L'habituation aurait donc une valeur adaptative (Blumstein 2016).

L'habituation est également impliquée dans de nombreuses interactions biologiques. Par exemple, le comportement territorial chez certaines espèces d'oiseaux est influencé par l'habituation : les mâles semblent s'habituer davantage aux chants de conspécifiques voisins émis dans leurs secteurs habituels qu'aux chants de conspécifiques étrangers ou aux chants joués dans des zones inhabituelles, ce qui devrait réduire les coûts de territorialité (Brooks et Falls 1975, Falls et Brooks 1975, Petrinovich et Patterson 1981). En outre, l'habituation à une phéromone d'alarme chez les pucerons (*Myzus persicae*) augmente la fécondité en l'absence de prédateurs (bien qu'elle réduise la survie en présence de prédateurs; De Vos et collab. 2010).

L'habituation peut donc réduire les coûts associés à la réponse aux stimuli dans un contexte d'interactions sociales et augmenter l'aptitude phénotypique d'un individu.

La déshabituation, ou le recouvrement de la réponse à un stimulus post-habituation, joue également un rôle écologique. Par exemple, Daniel et collab. (2019) suggèrent que la déshabituation pourrait expliquer la sélection fréquence-dépendante négative sur les signaux sexuels et le maintien de la diversité génétique chez les guppys (*Poecilia reticulata*). De fait, l'exposition répétée aux guppys mâles arborant un certain patron de coloration entraîne une diminution de l'intérêt reproducteur des femelles envers ceux-ci (c.-à-d. que les femelles s'habituent au patron de coloration), mais l'exposition ultérieure à un mâle au patron de coloration différent ravive l'intérêt des femelles (c.-à-d. qu'elles se déshabituent; Daniel et collab. 2019). Qu'il s'agisse d'une diminution ou d'une augmentation de la réponse comportementale envers un stimulus causée par de l'habituation ou de la déshabituation, la plasticité dans la réponse à un stimulus semble donc avoir d'importantes répercussions écologiques et évolutives.

Malgré les implications évolutives apparentes de l'habituation, le caractère adaptatif de l'habituation reste encore à établir. Certaines caractéristiques de l'habituation (telles que décrites dans Rankin et collab. 2009) semblent impliquer que l'habituation est plus souvent qu'autrement adaptative en contexte écologique. Par exemple, les stimuli faibles provoquent une habituation plus rapide et/ou plus prononcée que les stimuli forts (Rankin et collab. 2009), ce qui devrait empêcher les individus de s'habituer à des stimuli très forts ou importants dans la nature. Certains chercheurs affirment même que l'habituation est strictement adaptative (ex. Bejder et collab. 2009, Found 2019). Mais est-ce vraiment le cas? Certes, la possibilité que l'habituation soit adaptative dans certaines situations est manifeste. Cependant, l'habituation (aux humains et/ou à leurs activités notamment) peut avoir des conséquences néfastes (Stone et Yoshinaga 2000, Bejder et collab. 2009). Par exemple, les grands singes habitués à l'humain sont plus susceptibles d'être infectés par des maladies humaines, qui peuvent s'avérer mortelles (Woodford et collab. 2002). L'habituation à la présence humaine peut également augmenter la vulnérabilité au braconnage (ex. Kasereka et collab. 2006). Suivant la même logique, un individu qui évalue mal la nature d'un stimulus et qui agit en conséquence pourrait commettre des erreurs aux conséquences funestes. Des changements ontogénétiques dans l'écologie d'une espèce peuvent aussi conduire une réponse habituée à devenir maladaptée. Par exemple, l'habituation à un objet passant serait plus avantageuse chez les jeunes crabes *Chasmagnathus granulatus* qui vivent dans une végétation dense fréquemment remuée par le vent que chez les adultes qui préfèrent des habitats moins végétalisés où le mouvement est plus susceptible d'être lié à la présence d'un prédateur (Tomsic et collab. 1993). De façon intéressante, Tomsic et collab. (1993) ont constaté que les individus plus âgés sont moins à même de s'habituer à long terme, ce qui pourrait éviter qu'une tolérance accrue aux objets passants,

acquise via un processus d'habituation pendant la jeunesse, ait des conséquences néfastes à l'âge adulte. Ces changements pourraient toutefois être simplement le résultat de la sénescence. Bryan et Krasne (1977) ont voulu tester spécifiquement si l'habituation pouvait se produire dans des situations où elle serait maladaptée. Ils ont constaté que la diminution de la réponse à une stimulation de la queue (« tail-flip », impliquée dans les comportements de fuite) chez l'écrevisse *Procambarus clarkii* était limitée par rapport à un stimulus témoin, ce qui suggère la présence d'une certaine protection empêchant un individu de s'habituer de façon inappropriée à un stimulus important. Par ailleurs, Ardiel et collab. (2017) ont proposé que l'habituation à des stimuli dangereux chez *Caenorhabditis elegans* peut faire partie d'un changement plus général de stratégie comportementale (c.-à-d. d'une réponse de fuite vers l'arrière à une réponse de fuite vers l'avant) après que la première réponse ait échoué à réduire la menace. Cela suggère que l'habituation à des stimuli néfastes peut être adaptative dans certaines situations si l'on considère la stratégie comportementale dans son ensemble. Somme toute, la nature strictement adaptative de l'habituation demeure équivoque. Il m'apparaît donc préférable d'évaluer le caractère adaptatif de l'habituation à un stimulus dans son contexte spécifique.

1.1.3 Variation interindividuelle dans la réponse d'habituation

Une analyse des différences interindividuelles d'habituation à un stimulus s'avère pertinente lorsque l'on s'intéresse à l'habituation dans une perspective évolutive. Il est possible de s'intéresser à la variance phénotypique à différents niveaux. En effet, elle peut être organisée de façon hiérarchique : on peut étudier la variance entre espèces, entre populations d'une même espèce, entre individus d'une même population et entre différent(e)s évènements/mesures chez un même individu (Westneat et collab. 2015). Bien que tous ces niveaux soient importants pour les processus évolutifs, les différences interindividuelles revêtent une importance particulière puisqu'il s'agit du niveau auquel la sélection naturelle agit (Westneat et collab. 2015). Ce niveau d'analyse permet d'étudier les conséquences de la réponse d'habituation sur l'aptitude phénotypique des individus. Si ces différences sont causées, au moins en partie, par de la variance génétique additive, elles peuvent nous indiquer comment une population est susceptible de répondre à la sélection. Les effets de la variation à l'échelle de l'individu sont d'autant plus importants qu'ils peuvent se répercuter à l'échelle de la population en influençant notamment la façon dont une population réagit à la présence ou aux activités humaines dans des environnements différents (Williams et collab. 2020). Il est à noter également que l'apprentissage a précisément lieu à l'échelle de l'individu.

L'engouement pour l'étude des différences interindividuelles d'habituation dans la dernière décennie témoigne d'ailleurs de l'intérêt d'analyser cette variation à cette échelle (ex. Martin et Réale 2008, Bell et Peeke 2012, Blanch et collab. 2014, Finger et collab. 2016, Elias et collab. 2018, Herczeg et collab. 2019,

Allan et collab. 2020). Plusieurs études suggèrent que la personnalité (aussi appelée tempérament; c.-à-d. des différences interindividuelles de comportement qui sont persistentes dans le temps et à travers les contextes; voir Sih et collab. 2004, Réale et collab. 2007) et le sexe sont associés aux différences dans la réponse d'habituation. Par exemple, les mésanges charbonnières (*Parus major*) et les lézards des murailles (*Podarcis hispanica*) qui sont plus explorateurs s'habituent plus rapidement à la repasse de chants et à l'approche humaine (Rodríguez-Prieto et collab. 2011, Rivera-Gutierrez et collab. 2017), les femelles manchotes antipodes (*Megadyptes antipodes*) plus calmes (par opposition aux individus plus agressifs) ont un plus grand potentiel d'habituation à la présence humaine (Ellenberg et collab. 2009) et les humains plus extravertis s'habituent plus rapidement à un bruit fort et subit (LaRowe et collab. 2006). Chez les diamants de Gould (*Erythrura gouldiae*), il semblerait également que les individus ayant une plus grande propension à prendre des risques s'habituent plus rapidement que les autres à l'arrière-plan de leur cage (Perkovic et Mettke-Hofmann 2018). Ces corrélations suggèrent qu'il pourrait exister un syndrome (impliquant notamment des traits comportementaux et des traits liés à l'apprentissage) qui contraint les réponses comportementales dans certains contextes (voir notamment Sih et collab. 2004, Réale et collab. 2010).

Il demeure toutefois essentiel de souligner que les conclusions des études qui se sont intéressées à la variation dans la réponse d'habituation sont équivoques : les différences interindividuelles d'habituation sont présentes dans certaines études, mais absentes d'autres (ex. Martin et Réale 2008, Moldoff et Westneat 2017). Une puissance statistique trop faible est souvent soupçonnée lorsqu'il y a absence de variation interindividuelle (Martin et Réale 2008, Finger et collab. 2016, voir aussi Martin et collab. 2011 pour une analyse de puissance des modèles à pentes aléatoires). Néanmoins, il est aussi possible que certains contextes favorisent la variation entre les individus d'une population, tandis que d'autres favorisent plutôt une certaine homogénéité de la plasticité au sein de la population. On pourrait s'attendre à observer davantage de différences interindividuelles dans les contextes où l'habituation ne peut pas avoir d'effets importants sur l'aptitude phénotypique ou l'écologie des individus. De façon alternative, la variation interindividuelle d'habituation pourrait être fonction de l'imminence du danger. Par exemple, lorsqu'un danger associé à un stimulus semble imminent, on s'attendrait à ce qu'il y ait moins de variance entre les individus dans la réponse d'habituation (tous les individus ont intérêt à ne pas s'y habituer ou, du moins, à s'y habituer lentement) que lorsque ce danger semble plus lointain. Ces différences de variance entre les contextes ont d'ailleurs peut-être été éclipsées étant donné le biais de publication qui existe en faveur des résultats significatifs. Aucune étude, à ma connaissance, ne s'est intéressée à la quantité de variance interindividuelle d'habituation entre différents contextes. Pourtant, quantifier la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation en fonction du contexte peut contribuer à préciser comment la sélection peut agir sur cette variation. Par exemple, une faible variance interindividuelle dans la réponse d'habituation à

un stimulus représentant un danger imminent pourrait résulter d'une forte sélection directionnelle dans le passé et limiter le potentiel évolutif pour le futur. À l'inverse, les pressions de sélection pourraient être moins rigides lorsque la menace semble moins imminente, laissant place à l'émergence et au maintien de différences interindividuelles.

Ainsi, l'étude de la variance intraspécifique, matériau brut de la sélection, dans la réponse d'habituation à un stimulus permet d'étudier l'influence de la réponse d'habituation sur l'aptitude phénotypique d'un individu et d'expliquer le maintien de cette variation dans une population, ce qui, ultimement, permet de préciser comment l'habituation peut évoluer dans les populations naturelles.

1.2 Objectifs

L'objectif général de ce mémoire est de clarifier l'importance évolutive de l'habituation. J'ai choisi de restreindre l'étendue de mes recherches et de me concentrer uniquement sur la simulation d'une approche de prédateur comme stimulus de prédilection, car la prédation est une importante force sélective qui modifie le comportement (Deecke et collab. 2002). Il s'agit donc, sans l'ombre d'un doute, d'un stimulus particulièrement intéressant pour étudier l'habituation en milieu naturel sous la loupe de l'écologie évolutive.

Plus précisément, dans le cadre de ce mémoire, j'essaie d'établir comment l'imminence du danger affecte la réponse d'habituation à un test d'approche et peut faire fluctuer la variation intraspécifique dans la réponse d'habituation. Pour ce faire, je teste principalement trois hypothèses : (1) l'imminence du danger affecte l'habituation à un stimulus d'approche; (2) les individus diffèrent dans leur réponse d'habituation à un stimulus; et (3) la variance interindividuelle de la réponse d'habituation change avec l'imminence du danger. Ces trois hypothèses et leurs prédictions sont détaillées dans le deuxième chapitre.

1.3 Considérations méthodologiques

1.3.1 De l'importance de la répétition

Étant donné la relation de cause à effet qui existe entre l'habituation et la tolérance, plusieurs chercheurs utilisent les termes tolérance et habituation de manière interchangeable dans les écrits sur le sujet. Or, la présence de tolérance n'indique pas avec certitude qu'elle est causée par un processus d'habituation puisque bien d'autres facteurs peuvent mener à la tolérance. Par exemple, le niveau de tolérance d'un animal peut être influencé par son état interne. Ainsi, les lycaons (*Lycaon pictus*) sont moins tolérants au risque de prédation pendant la période de reproduction qu'en dehors de la période de reproduction, où ils revisitent et restent plus longtemps sur les parcelles où la densité de lions est élevée (Marneweck et collab. 2021). De la

même manière, les bernaches femelles (*Branta canadensis*) sont moins tolérantes aux personnes qui s'approchent de leur nid lorsque de la date d'éclosion se rapproche (Clermont et collab. 2019). Il semble donc que l'état de reproduction d'un individu peut influencer sa perception du risque (Stankowich et Blumstein 2005), ce qui modifie à son tour son niveau de tolérance. De façon alternative, des différences de tolérance entre individus pourraient être attribuées aux syndromes de train de vie (« pace-of-life syndromes »). L'hypothèse du syndrome de train de vie propose que certaines contraintes évolutives forcent une suite de traits de natures diverses (d'histoire de vie, de physiologie et de comportement) à être corrélés et permet d'expliquer comment les différences de personnalité peuvent être maintenues dans une population (Réale et collab. 2010, Montiglio et collab. 2018). Le syndrome de train de vie prédit que les individus adoptant une stratégie de vie rapide se reproduisent généralement plus tôt et sont plus enclins à prendre des risques (Wolf et collab. 2007, Réale et collab. 2010). Les individus qui ont cette stratégie devraient donc être plus tolérants aux perturbations que des conspécifiques adoptant une stratégie de vie lente (bien que cela puisse dépendre des conditions écologiques, voir Polverino et collab. 2018 pour un contre-exemple). En bref, compte tenu des mécanismes multiples qui peuvent influencer le niveau de tolérance d'un individu, une mesure de tolérance ne devrait jamais être utilisée comme un proxy pour l'habituation.

Même si de nombreux chercheurs (Nisbet 2000, Bejder et collab. 2009, Blumstein 2016) ont insisté sur cette différence fondamentale entre la tolérance et l'habituation, plusieurs continuent de faire ces amalgames. Selon que l'on s'intéresse au premier ou au second, il faut adapter la méthodologie employée. La catégorisation de Bejder et collab. (2009) m'apparaît particulièrement utile pour démêler ces erreurs de diagnostic et choisir la méthodologie appropriée : la tolérance doit être vue comme un état qui peut être mesuré de façon instantanée chez un individu, tandis que l'habituation doit être comprise comme un processus longitudinal qui agit au sein d'un individu. L'habituation ne peut qu'être inférée par des mesures répétées sur des individus marqués. Autrement dit, l'habituation est une mesure de la plasticité phénotypique (Shettleworth 2010, Ensminger et Westneat 2012).

Pour étudier les différences interindividuelles de plasticité, il convient d'utiliser une approche de normes de réaction individuelles (Nussey et collab. 2007, Dingemanse et collab. 2010, Dingemanse et Dochtermann 2013). Une norme de réaction est constituée des différents phénotypes que peut produire un génotype pour un ensemble de conditions environnementales donné (Schlichting et Pigliucci 1998). Cette approche peut être utilisée pour étudier la variation interindividuelle d'apprentissage (ex. habituation), en considérant que le phénotype (c.-à-d. la réponse comportementale dans ce contexte) est fonction de l'expérience/l'exposition environnementale cumulative (Wright et collab. 2022). La variation interindividuelle de plasticité se traduit

ainsi par une différence entre les pentes des normes de réaction des individus, ce qui représente une interaction entre l'individu et l'environnement (dénotee $I \times E$; Nussey et collab. 2007).

Les différences interindividuelles de plasticité comportementale peuvent avoir une base génétique et être héréditaires (c.-à-d. variance génétique additive, voir entre autres Dingemanse et collab. 2012a), ce qui équivaut à une interaction entre le génotype et l'environnement ($G \times E$). Notons toutefois que la présence de $I \times E$ n'implique pas nécessairement $G \times E$ (Nussey et collab. 2007). En effet, les différences interindividuelles de plasticité peuvent être non-génétiques et provenir, par exemple, de différences dans les conditions environnementales vécues par les individus (Nussey et collab. 2007). Estimer l'héritabilité de la réponse d'habituation permet de déterminer si les patrons de variation de plasticité comportementale ($I \times E$) peuvent être expliqués par de la variance génétique additive ($G \times E$) sous-jacente, ce qui impliquerait que l'habituation est un trait quantitatif qui peut potentiellement évoluer (Scheiner 2002, Nussey et collab. 2007). Calculer l'héritabilité des paramètres de l'habituation contribuerait donc grandement à élucider l'importance évolutive de l'habituation, mais cela dépasse toutefois la portée de ce mémoire.

1.3.2 Distinguer différents types d'apprentissage

Il faut réitérer qu'aucun mécanisme n'est inclus dans la définition largement admise de l'habituation, ce qui peut mener à une confusion entre différents processus d'apprentissage et, par conséquent, à des erreurs de diagnostic. Mais est-il réellement possible, en milieu naturel, de distinguer l'habituation des autres processus d'apprentissage dont les conséquences sur la réponse comportementale sont similaires? Par exemple, peut-on réellement affirmer qu'il y a habituation lorsqu'un individu montre une tolérance accrue à la présence humaine à force de côtoyer des humains parce qu'il apprend qu'il peut ainsi exploiter de nouvelles ressources? Dans cette situation, la nourriture pourrait en fait jouer le rôle d'un renforcement positif. S'agirait-il donc plutôt de conditionnement opérant? Qu'est-ce qui représente un renforcement en milieu naturel? Et comment savoir si un animal associe un stimulus d'intérêt à un autre en milieu naturel?

Même si la définition de l'habituation est plutôt générale, il existe tout de même une liste de caractéristiques (détaillées dans leur version la plus récente dans Rankin et collab. 2009) qui permettent de donner une définition plus opérationnelle de l'habituation, pour reprendre les termes de Thompson et Spencer (1966) qui les ont d'abord énoncées. Ces caractéristiques sont les suivantes : (1) la diminution de certains paramètres de la réponse à un stimulus lorsque celui-ci est présenté de façon répétée est asymptotique et peut prendre plusieurs formes; (2) la réponse se rétablit, au moins partiellement, lorsque l'exposition au stimulus est suspendue (c.-à-d. récupération spontanée); (3) des séries répétées d'habituation et de récupération spontanée conduisent à une habituation plus rapide et/ou prononcée; (4) une stimulation

répétée plus fréquente mène à une habituation et une récupération spontanée plus rapides; (5) l'habituation est plus rapide et/ou prononcée lorsque le stimulus est plus faible, pour une même modalité sensorielle; (6) l'effet de la stimulation répétée peut se poursuivre après avoir atteint le plateau de la réponse, en influençant d'autres réponses; (7) la diminution de la réponse affiche une certaine spécificité pour une même modalité sensorielle; (8) la présence d'un deuxième stimulus (appelé stimulus de déshabitude) mène à l'augmentation de la réponse envers le premier stimulus (c.-à-d. déshabitude); (9) l'intensité de la déshabitude diminue lorsque le stimulus de déshabitude est présenté à répétition; et (10) la présentation répétée d'un stimulus peut influencer les caractéristiques de la diminution de la réponse à long terme (ces caractéristiques sont tirées et synthétisées de Rankin et collab. 2009). Ces caractéristiques offrent quelques pistes de solution pour évaluer si l'habituation est bien le processus d'apprentissage en jeu.

Lorsqu'on souhaite identifier la présence d'habituation, il est nécessaire, avant toute chose, d'éliminer la possibilité que la diminution de la réponse comportementale soit due à une fatigue motrice ou sensorielle. La déshabitude (huitième caractéristique) est largement utilisée à cet égard (Thompson et Spencer 1966) : la réponse ne se rétablit pas en présence d'un stimulus de déshabitude lorsque la diminution de la réponse comportementale est due à de la fatigue, mais se rétablit lorsqu'elle est due à de l'habituation. Cette distinction est particulièrement utile dans les études sur l'habituation à court terme, car les effets de la fatigue se produisent principalement à court terme. La possibilité qu'il s'agisse de fatigue ou d'adaptation sensorielle (c.-à-d. un ajustement de la sensibilité des récepteurs) peut également être écartée par un test de généralisation du stimulus (septième caractéristique) ou un test de récupération spontanée dépendante de la fréquence (quatrième caractéristique; voir Rankin et collab. 2009).

Une fois que la fatigue et l'adaptation sensorielle ont été exclues, l'habituation peut-elle être facilement distinguée des autres types d'apprentissage? Petrinovich et Patterson ont exploré les distinctions entre l'habituation et l'apprentissage associatif dans le premier article (Petrinovich et Patterson 1979) d'une série d'articles intitulés Études de terrain de l'habituation (« Field studies of habituation I – V »; Patterson et Petrinovich 1979, Petrinovich et Patterson 1979, 1980, 1981, 1982). Il faut se rappeler que l'habituation est traditionnellement vue comme une forme d'apprentissage non associatif (c.-à-d. qui n'implique qu'un seul stimulus; ex. Rankin et collab. 2009), par opposition aux types d'apprentissage associatif (c.-à-d. impliquant de nombreux stimuli). Petrinovich et Patterson ont noté que l'habituation et l'apprentissage associatif étaient en fait très similaires puisque la récupération spontanée (deuxième caractéristique) se produit dans les deux processus et, qui plus est, dans un laps de temps comparable. Ils ont également souligné que les particularités du stimulus de renforcement impliqué dans l'apprentissage associatif sont trop ambiguës pour aider à distinguer les deux types d'apprentissage. Face à ces constatations, Petrinovich et Patterson (1979) ont

proposé d'utiliser plutôt l'expression « diminution de la réponse contingente » (« contingent response decrement ») pour désigner tous les changements comportementaux qui s'apparentent à l'habituation. Curieusement, les auteurs n'en ont plus fait mention dans leurs publications ultérieures et ont continué à utiliser simplement le terme habituation.

Cette question pourrait occulter un problème plus profond : les concepts d'habituation et d'apprentissage associatif pourraient se recouper. Récemment, des chercheurs ont remis en question la distinction fondamentale entre les deux types d'apprentissage, en suggérant que les mécanismes d'habituation peuvent être associatifs ou non associatifs (Balkenius 2000) et que les influences associatives et non associatives peuvent se produire conjointement (Uribe-Bahamonde et collab. 2021). Un nombre croissant d'études rapporte des cas d'habituation qui sont spécifiques au contexte (recensés dans Dissegna et collab. 2021). L'habituation à long terme pourrait en fait dépendre du contexte par le biais de processus associatifs comparables à ceux que l'on trouve dans le conditionnement pavlovien (selon le modèle d'habituation de Wagner : Wagner 1976, 1978, 1979; analyse tirée de Dissegna et collab. 2021). Par exemple, l'exposition à un chant d'oiseau chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) entraîne une augmentation de l'expression du gène ZENK, mais cette réponse diminue avec l'exposition répétée au même chant dans les mêmes conditions expérimentales (c.-à-d. que les oiseaux s'habituent; Kruse et collab. 2004). Cependant, l'expression du gène se rétablit lorsque le chant est joué dans de nouvelles conditions de lumière, ce qui indique que l'habituation est associée non seulement au stimulus auditif, mais aussi aux conditions environnantes (Kruse et collab. 2004). Les stimuli sont encore plus susceptibles d'être associés au contexte environnemental s'ils sont biologiquement importants (Dissegna et collab. 2021). En milieu naturel, l'habituation devrait en effet être spécifique au contexte et au stimulus pour permettre une réponse adéquate à des conditions complexes et changeantes (Raderschall et collab. 2011).

Il m'apparaît difficile de déterminer si ce désaccord sur le type d'apprentissage que constitue l'habituation découle d'un problème d'ordre purement sémantique ou s'il y a lieu d'opérer un changement profond dans la conceptualisation du phénomène d'habituation. Fort heureusement, dans le champ de l'écologie évolutive, l'habituation est généralement étudiée au niveau phénotypique, et les mécanismes sous-jacents sont plus rarement étudiés puisque les explications ultimes sont privilégiées aux explications proximales. Ces enjeux de mécanismes entourant la classification et la conceptualisation de l'habituation s'avèrent donc plutôt périphériques à mon projet et, surtout, moins féconds pour le type d'entreprise que je tente de mener ici. Ainsi, considérant que 1) l'habituation peut difficilement être distinguée de l'apprentissage associatif en milieu naturel, et que 2) les deux types d'apprentissage peuvent conduire à des réponses similaires, et devraient donc avoir des implications similaires pour l'évolution et l'écologie d'une espèce, l'utilisation de

la terminologie de l'habitation dans le contexte de mes travaux me semble raisonnable. Par souci d'humilité épistémique, je souhaite néanmoins réitérer que je suis dans l'impossibilité d'identifier avec certitude la cause de la diminution de la réponse observée, même si j'ai prêté une attention particulière à cette question lorsque j'ai conçu mes expériences.

1.3.3 Espèce modèle : le tamia rayé (*Tamias striatus*)

1.3.3.1 Modèle d'étude

Le tamia rayé, une espèce de rongeurs diurnes appartenant à la famille des Sciuridae, se retrouve dans les forêts de l'Est de l'Amérique du Nord (Elliott 1978; Figure 1.1). Les tamias sont solitaires et sédentaires, vivant dans des terriers qu'ils occupent seuls, sauf au moment où la mère prodigue des soins parentaux à sa progéniture (environ durant les 50 jours suivant l'accouchement; Elliott 1978). Ces rongeurs entrent en torpeur l'hiver (Bergeron et collab. 2011a) et accumulent des graines dans leur terrier (plutôt que d'accumuler de la graisse corporelle) pour pallier leurs besoins énergétiques durant cette période (Humphries et collab. 2001). Les tamias consomment principalement les graines des hêtres à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*) et des érables (ex. *Acer saccharum*; Elliott 1978, Humphries et collab. 2002). Chez les tamias, il y a une saison de reproduction au printemps et une saison de reproduction à l'été (Bergeron et collab. 2011b) qui sont associées aux événements de grande production de faines (« beech mast »; Bergeron et collab. 2011c). Cette synchronisation entre l'abondance élevée de ressources dans l'environnement et l'apparition des juvéniles serait d'ailleurs liée à la consommation préalable de graines d'érables rouges (*Acer rubrum*), qui pourraient, entre autres, stimuler la reproduction en raison de leur haute teneur en vitamine B3 (Tissier et collab. 2020).



Figure 1.1 Le tamia rayé (*Tamias striatus*) comme modèle d'étude. Cet individu a été observé en train de casser la croûte, mangeant les fleurs de silènes enflés (*Silene vulgaris*). Photo : Catherine Čapkun-Huot

1.3.3.2 Population à l'étude

Mes travaux s'inscrivent dans le cadre d'un suivi à long terme d'une population de tamias rayés (le Projet tamia) mené depuis 2005 à Mansonville, en Estrie (Québec), sur les terrains de la réserve naturelle des Montagnes-vertes (45°05'N, 72°26'O). Les sites d'étude sont situés à proximité les uns des autres (moins de 10 kilomètres) et il ne semble pas y avoir de structure génétique dans la population à cette échelle (Chambers et Garant 2010, St-Hilaire et collab. 2017). Depuis 2012, les manipulations ont lieu sur trois grilles de capture (6,8; 6,8; 3,2 hectares) séparées en transects parallèles distancés de 20 mètres. Pour capturer les tamias, nous disposons des trappes Longworth appâtées avec du beurre d'arachide à chaque 40 mètres le long des transects de la grille. De mai à septembre, nous marquons tous les individus capturés dans les trappes et récoltons des données morphologiques, génétiques et comportementales. Comme dans d'autres populations de tamias rayés (Elliott 1978), on observe une période d'accalmie en fin d'été (vers la fin du mois de juillet et le début du mois d'août). L'activité des tamias reprend toutefois entre la mi-août et le début du mois de septembre.

Dans le cadre de ce suivi à long terme, nous effectuons de nombreuses manipulations et expérimentations sur les tamias rayés. Nous marquons et identifions les tamias avec un transpondeur intégré passif (PIT-tag) ainsi que des étiquettes auriculaires à numéro unique, sur lesquelles nous apposons des rubans de couleur

pour pouvoir identifier les tamias à distance. Nous pesons également les individus au gramme près, et les sexons en identifiant les organes génitaux visibles au bas du ventre. Nous déterminons visuellement le statut reproducteur d'un individu tout au long de la saison de capture en fonction de l'état des organes génitaux. Nous différencions aussi les juvéniles des adultes, en considérant juvénile tout individu qui pèse moins de 80 grammes ou qui montre un scrotum de couleur rosée (mâle) ou des mamelles peu développées (femelle; selon Careau et collab. 2010). Nous récoltons également des poinçons d'oreille, du poil et des échantillons buccaux pour être en mesure de séquencer l'ADN des tamias. Nous équipons les tamias de colliers émetteurs afin de localiser leur terrier par télémétrie.

En outre, nous effectuons divers tests comportementaux afin de quantifier les différences interindividuelles de comportement. Les travaux de recherche du Projet tamia ont montré non seulement qu'il existe des différences consistantes de comportement entre les individus de notre population (ex. Montiglio et collab. 2012), mais qu'il existe aussi des différences physiologiques entre les individus qui sont elles aussi consistantes (ex. Dammhahn et collab. 2017) et que ces traits comportementaux et physiologiques sont corrélés (Careau et collab. 2008, 2015, Montiglio et collab. 2012). Ces résultats suggèrent la présence de syndromes comportementaux et de syndromes de train de vie dans la population (Careau et collab. 2015). Les deux tests comportementaux principaux de ce système d'étude sont le test du sac, utilisé pour mesurer la docilité, et le test en openfield, utilisé comme mesure d'exploration. Le test du sac consiste à mesurer le temps qu'un individu passe immobile pendant une minute dans un sac de manipulation, immédiatement après sa sortie de la trappe. L'estimation du niveau de docilité d'un tamia est directement proportionnel au temps passé immobile. Le test en openfield, quant à lui, consiste à filmer pendant 90 secondes le mouvement d'un tamia placé dans un environnement nouveau, c.-à-d. une boîte vide dont le fond est quadrillé, pour mesurer ses déplacements. L'exploration peut être estimée avec la distance parcourue dans un openfield (Réale et collab. 2007), soit en mesurant le nombre de lignes qui sont traversées dans la boîte pendant toute la durée du test (pour plus de détails sur la façon dont ces tests sont effectués, consulter Martin et Réale 2008, Montiglio et collab. 2012, Gharnit et collab. 2020).

Il s'agissait sans l'ombre d'un doute d'un système d'étude idéal pour mener mes travaux empiriques, et ce, pour deux principales raisons. Premièrement, le marquage systématique des tamias présents sur nos grilles permet de reconnaître des individus spécifiques dans la forêt et d'effectuer des tests répétés sur ces mêmes individus. Il est généralement difficile d'identifier les animaux sauvages en milieu naturel pour effectuer des études longitudinales. Or, le suivi à long terme d'une population permet précisément de réaliser ce genre de recherche. Deuxièmement, le très vaste éventail de tests effectués dans le cadre du Projet tamia est un grand atout lorsqu'il s'agit de concevoir une étude. Il permet, d'une part, d'explorer des hypothèses

connexes pour répondre à une question de recherche de façon plus exhaustive. Par exemple, j'ai utilisé les informations récoltées sur le sexe, la docilité, l'exploration, la masse et la survie des individus focaux pour tenter de clarifier ce qui est à l'origine de la variance interindividuelle d'habitation et ce que cette variance a comme effet sur l'aptitude phénotypique. D'autre part, les données récoltées dans le cadre du Projet tamia permettent aussi de contrôler pour des facteurs qui pourraient biaiser les résultats. Par exemple, grâce aux informations recueillies par télémétrie, j'ai pu standardiser mon expérimentation, en plaçant une parcelle de nourriture à 5 mètres du terrier de chaque tamia focal (Figure 1.2). Cette standardisation est essentielle, car de nombreux chercheurs ont montré que la distance à un refuge peut influencer la distance de fuite (voir notamment Dill et Houtman 1989, Stankowich et Blumstein 2005). Ce système d'étude était donc l'occasion tout indiquée pour étudier la variation interindividuelle dans la réponse d'habitation à un stimulus et contribuer à clarifier l'importance de l'habitation en milieu naturel.



Figure 1.2 Individu Q061 s'alimentant à la parcelle de nourriture à proximité de son terrier (T045). Le tamia est identifié grâce aux rubans de couleur apposés sur les étiquettes auriculaires. Q061 est le seul individu à porter le bleu sur les deux oreilles sur le site MV1. Photo : Catherine Čapkun-Huot

CHAPITRE 2

SEX, PERSONALITY AND THREAT IMMINENCE INFLUENCE HABITUATION TO SIMULATED PREDATORY APPROACHES

Auteurs : Catherine Čapkun-Huot^{1,3}, Dany Garant^{2,3}, Andrew MacDonald² et Denis Réale^{1,3}

¹ Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal

² Département de biologie, Université de Sherbrooke

³ Centre pour la science de la biodiversité du Québec

2.1 Résumé

L'habituation, c'est-à-dire la diminution de la réponse à un stimulus après une exposition répétée, pourrait jouer un rôle fondamental dans l'écologie des animaux sauvages. L'habituation peut être décomposée en trois caractéristiques : la réponse initiale (la réponse lors de la première exposition au stimulus), le potentiel d'habituation (l'amplitude de la diminution de la réponse) et la vitesse d'habituation. Les réponses d'habituation des individus sont susceptibles d'entraîner des coûts importants liés aux opportunités manquées (ex. d'alimentation) ou à la prédation et devraient varier entre les individus ou les populations en fonction des différences interindividuelles dans ces coûts. Ici, nous étudions comment l'imminence d'un danger influence les réponses d'habituation et les différences interindividuelles d'habituation. Nous avons effectué des essais répétés de distance de fuite sur des tamias rayés (*Tamias striatus*) sauvages, en faisant fluctuer l'imminence du danger avec des vitesses d'approche distinctes. Nous avons testé si (1) l'imminence du danger affecte l'habituation; (2) les tamias diffèrent dans leur habituation; et (3) la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation change avec l'imminence du danger. Nous n'avons pas observé de différence dans la réponse initiale en fonction de l'imminence du danger, mais nous avons observé une habituation plus rapide et prononcée chez les tamias exposés à des approches représentant un danger moins imminent. Les individus variaient principalement en termes de potentiel d'habituation. L'habituation était plus importante pour les femelles, les tamias peu dociles et les explorateurs minutieux. L'imminence du danger, cependant, n'a pas eu d'influence sur la variance interindividuelle dans la réponse initiale, le potentiel d'habituation et la vitesse d'habituation. Dans l'ensemble, nos résultats indiquent que l'habituation est hautement spécifique au contexte et qu'elle a potentiellement des implications importantes pour l'écologie et l'évolution des animaux sauvages.

Mots-clés. Habituation, Distance de fuite, Différences interindividuelles, Variation, Imminence du danger, Dépendance au contexte

2.2 Abstract

Habituation, the decrease in the response to a stimulus after repeated exposure, may play a fundamental role in the ecology of wild animals. Habituation can be broken down into three features: the initial response (response during the first exposure), the habituation potential (amplitude of the response decrement), and the habituation rate (or speed). Individual habituation responses could result in important costs due to either missed opportunities (e.g., feeding) or predation, and should vary among individuals or populations in response to individual differences in these costs. Here, we study how threat imminence influences habituation responses and between-individual differences in habituation. We conducted repeated flight-initiation distance trials on wild eastern chipmunks (*Tamias striatus*), simulating variation in threat imminence with different approach speeds, and tested whether (1) threat imminence affects habituation; (2) chipmunks differ in their habituation; and (3) among-individual variance in habituation features change with threat imminence. Although there was no difference in the initial flight-initiation distance response as a function of threat imminence, there were differences in terms of total decrement and rate of habituation. Chipmunks exposed to approaches representing a more distant threat habituated faster and more. Individuals varied mainly in habituation potential, and habituation was greatest for females, lowly docile, and slow exploring chipmunks. Threat imminence, however, had no influence on among-individual variance in initial response, habituation potential, and habituation rate. Together, these findings indicate that habituation is highly context specific, with potentially important implications for the ecology and evolution of wild animals.

Keywords. Habituation, Flight-initiation distance, Between-individual differences, Variation, Threat imminence, Context dependence

2.3 Introduction

Habituation is a learning process by which an individual decreases its response to a stimulus following repeated exposure (Rankin et al. 2009) and can thus be described as a type of behavioral plasticity (Shettleworth 2010, Ensminger and Westneat 2012). Despite the vast number of studies conducted on habituation in the last century, mainly through a mechanistic lens (see Thompson 2009 for a historical review), its adaptive significance under natural conditions is still largely unknown (Hemmi and Merkle 2009, Rankin et al. 2009).

Habituation could have fitness benefits in some ecological contexts, as it allows individuals to adjust to environmental changes (Petrinovich and Patterson 1981, Raderschall et al. 2011). Individuals can learn to ignore stimuli of no adaptive importance because maintaining a strong response towards them could incur

costs in terms of energy and time dedicated to feeding or breeding activities (Rose and Rankin 2001, Raderschall et al. 2011). Conversely, not responding initially or habituating to stimuli that require sustained responses could prove lethal.

The costs and benefits of habituation to a stimulus could be mediated by the features of the habituation response, such as the habituation rate (i.e., the number of exposures required to observe a certain response decrement; e.g., Rodríguez-Prieto et al. 2011), the habituation potential (i.e., amplitude of the response decrement; e.g., Ellenberg et al. 2009), and the initial response (i.e., response during the first exposure; e.g., Ellenberg et al. 2009). Although researchers have investigated between-individual differences in habituation, to our knowledge, no one has studied all three features within the same framework. Researchers have generally focused on a single feature of habituation. Yet, clarifying the importance of habituation under natural conditions requires a more holistic approach to define how habituation is adjusted to a given situation.

The features of habituation could vary with the threat imminence associated to a stimulus. Predation acts as a strong selective force that modifies behavior (Deecke et al. 2002). Research on decision-making in animals has shown that the trade-off between avoiding predation risk and acquiring resources depends on the risk of predation (Lima and Dill 1990). We, thus, expect that stimuli that represent a more distant threat induce lower initial responses, faster habituation rates, and greater habituation potential than stimuli representing imminent threat. To our knowledge, no studies have found differences in habituation reflecting the threat imminence, although habituation does vary between different stimuli (e.g., Dehaudt et al. 2019).

Several studies have reported among-individual variation in habituation to a stimulus (see e.g., Bell and Peeke 2012; Blanch et al. 2014; Elias et al. 2018). Variation in habituation is often associated with personality and sex. For instance, initial responses to human proximity are greater in male than in female yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*), and calm female penguins show greater habituation potential to human presence (Ellenberg et al. 2009). Moreover, more exploratory individuals in great tits (*Parus major*) and in wall lizards (*Podarcis hispanica*) habituate more quickly to playback stimulation and human approach (Rodríguez-Prieto et al. 2011, Rivera-Gutierrez et al. 2017). However, other studies found no among-individual variation in habituation (e.g., Martin and Réale 2008, Moldoff and Westneat 2017). Aside from a lack of statistical power (see Martin et al. 2011), different ecological contexts found in these studies may explain these equivocal results: while some contexts may promote variation among individuals, others may favor a homogenous response throughout the population. Threat imminence, for example, could explain why variation among individuals is sometimes absent and how variation is maintained in wild populations.

In this study, we analyze how threat imminence affects habituation response and may influence intraspecific variation in habituation. To do so, we ran repeated flight initiation distance (FID) tests on identified individuals in a wild population of eastern chipmunks (*Tamias striatus*). Flight-initiation distance, a measure derived from the economic model of Ydenberg and Dill (1986), is frequently used to quantify perceived predation risk (Blumstein 2016), assuming that animals view humans as predators (Frid and Dill 2002). According to optimality models, an individual should flee when the costs associated with predation risk exceed the benefits of staying, maximizing its fitness (Ydenberg and Dill 1986, Cooper, Jr. and Frederick 2007). Consequently, when the risk is perceived as low, individuals should allow closer approaches before fleeing. The FID framework allows estimating the features of habituation to simulated approaches by a predator through repeated flight distance measures. Here, we chose to vary the approach speed to simulate different levels of threat imminence.

First, we assessed if the habituation features (i.e., the initial response, the habituation potential, and the habituation rate) for a predator-like stimulus depend on threat imminence. We predicted an increase in initial response (i.e., the first FID), a decrease in habituation potential and a delay in habituation with increasing threat imminence (faster approaches). Then, we tested for the presence of among-individual variation in these features. We expected sex and personality to influence the habituation responses. Finally, we tested for an effect of threat imminence on the among-individual variance in habituation. No formal model has yet predicted how among-individual variance in habituation changes as a function of threat imminence. Nevertheless, based on intuitive reasoning, we expected all individuals to respond similarly when the threat is imminent and when it appears very distant. For a distant threat, all individuals should show pronounced and rapid habituation to minimize opportunity costs, and for an imminent threat, all individuals should avoid habituating to prevent predation. However, more variation should be present for a moderate level of threat imminence, since the costs and benefits of habituating are more balanced. We thus predicted greater variance in the initial response, habituation potential and habituation rate at a moderate threat imminence level compared to low and high threat imminence levels for which the costs and benefits of habituating could be more easily assessed.

2.4 Methods

2.4.1 Study species and system

Eastern chipmunks are forest-dwelling Sciuridae present in eastern North America. They are solitary and sedentary, and live in underground burrows (Elliott 1978). Consistent individual differences in behavior have been observed in this species (Montiglio et al. 2012). This study was conducted as part of a long-term study system on eastern chipmunks, located in a deciduous forest in the Eastern Townships near

Mansonville (Québec, Canada). We captured chipmunks with Longworth traps baited with peanut butter to sex them and mark them with ear tags, on which we attached colored flags, making chipmunk identity recognizable at a distance (for more details on our study system see Montiglio et al. 2014; Santostefano et al. 2019; Tissier et al. 2020).

2.4.2 FID experiment

To perform FID tests on chipmunks, we baited them with a handful of sunflower seeds that we mixed with dead leaves on the forest litter. We set the food patch five meters away from the focal individual's burrow entrance closest to the chamber, which we previously located by radiotelemetry. Standardizing the distance from a focal individuals' burrow removes its potential effect on FID (FID is greater when farther from a burrow or a refuge, Dill and Houtman 1989; Bonenfant and Kramer 1996; Stankowich and Blumstein 2005; Blumstein et al. 2015; although see Runyan and Blumstein 2004). We also standardized the starting distance of the test at 10 m from the feeding station and chose the direct path that minimized the slope and the objects in the walker's way. Chipmunks always seem vigilant and alert, thus, we could not readily measure their alert distance, the distance at which an individual begins to show alert behaviors to the approach (Fernández-Juricic et al. 2001; Blumstein et al. 2005). In these conditions, Dumont et al. (2012) recommend standardizing the starting distance to control for confounding factors associated with the detection of the observer.

We ran the test once we confirmed the identity of a focal individual at a distance and when no other chipmunks were present at the food patch. The FID tests consisted of approaching at a steady pace the focal individual from the starting distance until it fled; FID being the distance between the walker and the food patch at this precise moment, measured with a long tape (± 5 cm). Only two walkers performed the tests to reduce variation in FID caused by walker identity and to maximize the number of observations.

To vary threat imminence associated with the approach, we randomly assigned individuals to one of three treatment groups with different approach speeds. A faster approach is perceived as riskier (i.e., resulting in greater FIDs; e.g., Cooper, Jr. 1997; Cooper, Jr. 2003a; Cooper, Jr. 2003b; see Stankowich and Blumstein 2005 for a meta-analysis). We maintained a constant speed in our approach by using a metronome (low: 20 beats per minute [bpm; approx. 0.6 km/h], moderate: 40 bpm [approx. 1.2 km/h], high: 60 bpm [approx. 1.8 km/h]).

We measured FID repeatedly on the same individuals to estimate the features of habituation. When chipmunks find a food patch, they most often fill their cheek pouches with the food items and carry them

away to store them (see Foraging Behavior in Elliott 1978) before coming back to the food patch and starting again. We took advantage of these back-and-forth movements to repeat the test multiple times per day. We waited for the individual to feed at least once on the patch between each test without being disturbed by our presence, to decouple the presence of food from our presence. Whenever possible, we performed five tests per individual per day. We came back to test each chipmunk on three days with varying time intervals between test days depending on the weather and the chipmunk's presence at its burrow (intervals varied between 2 and 25 days with a mean of 9 days between test days; there were no treatment-related differences in the timescale over which the 15 trials occurred). We measured repeated FIDs on 40 marked individuals (11.1 tests per individual on average; total of 445 tests) from June 9 to July 16, 2021.

2.4.3 Personality

To assess the potential relationship between individual differences in habituation to simulated predatory approaches and differences in personality, we also measured docility and exploration on the same focal chipmunks (we are lacking the exploration measure for one individual). We estimated docility as the time spent immobile in a handling bag for one minute, and exploration as the number of lines crossed in an open field test lasting 90 seconds (for more details refer to Martin and Réale 2008; Montiglio et al. 2012; Gharnit et al. 2020). Both behaviors are repeatable (exploration: 0.51; docility: 0.29), and chipmunks habituate to repeated trials (Montiglio et al. 2012). We used an individual's first handling-bag test in 2021 and its first open-field test to avoid bias due to the number of trials performed.

2.4.4 Statistical analyses

We removed 20 FID trials from the dataset because (1) the approach was not the cause of flight (i.e., the focal chipmunk chased other chipmunks during the test; $n = 13$), (2) the flight was caused by the walker stumbling upon an object while approaching ($n = 4$), (3) an observation was not flight per se (i.e., the chipmunk ran towards the observer; $n = 2$), or (4) the distance was not correctly measured ($n = 1$). This left us with 425 observations on 40 individuals.

To quantify and analyze behavioral variation at the individual level, a framework that combines reaction norms and mixed models is preferred (Nussey et al. 2007, Dingemanse et al. 2010, Dingemanse and Dochtermann 2013). This approach allows studying variation in learning by modeling the behavioral response as a function of cumulative environmental exposures (Wright et al. 2022). Linear reaction-norm models are used to study among-individual variation in habituation (mainly in speed) for their simplicity of use. However, habituation curves are often nonlinear (Rankin et al. 2009), as is expected from processes incorporating cumulative experience (Wright et al. 2022). Making inferences from linear models for

nonlinear processes can be incorrect and misleading (Wright et al. 2022). To find a better fit to the expected habituation curve, we developed a nonlinear model that estimates three parameters of ecological importance (Figure 2.1): m , as the initial response (trial 0; modeled as an individual’s maximum response); p , as the habituation potential (i.e., the percentage of m that is lost to reach the habituation asymptote); and d , as the half-saturation constant (i.e., the number of trials needed to reach half of an individual’s habituation potential), a proxy for habituation rate. We chose not to model sensitization, following prior visualization of the data, to prevent overcomplexity. We used the following Bayesian nonlinear gamma hierarchical model to test for our hypotheses:

$$\begin{aligned}
FID_{ijk} &\sim \text{Gamma} \left(\alpha, \frac{\alpha}{\mu_{ijk}} \right) \\
\mu_{ijk} &= m_{jk} \times 1000 \times \left(1 - \frac{p_{jk} \times x_i}{d_{jk} + x_i} \right) \\
\text{logit}(m_{jk}) &= \bar{m} + \beta_{m,k} + m_j \\
\text{logit}(p_{jk}) &= \bar{p} + \beta_{p,k} + p_j \\
\text{log}(d_{jk}) &= \bar{d} + \beta_{d,k} + d_j \\
\begin{bmatrix} m_k \\ p_k \\ d_k \end{bmatrix} &\sim \text{MVnormal} \left(\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \text{diag}(\boldsymbol{\sigma}) \times \mathbf{R} \times \text{diag}(\boldsymbol{\sigma}) \right) \\
\bar{m}, \beta_{m,k} &\sim \text{normal} (0.5, 0.5) \\
\bar{p}, \beta_{p,k} &\sim \text{normal} (-1, 0.2) \\
\bar{d}, \beta_{d,k} &\sim \text{normal} (1.5, 0.5) \\
\alpha &\sim \text{gamma} (6.25, 0.25) \\
\boldsymbol{\sigma} &\sim \text{exponential} (2) \\
\mathbf{R}_k &\sim \text{LKJ} (2)
\end{aligned}$$

where the FID is given for each observation i , of individual j , assigned to threat imminence level k . Response decrement is observed with an increasing number of trials (x). m_{jk} , p_{jk} , and d_{jk} are estimated from the population average, the individual’s deviation from the average, and the effect of threat imminence. Transformations on m , p and d restrict the range of possible FIDs to realistic values: the initial response (m) cannot be greater than the starting distance (1000 cm), the habituation potential (p) is limited to values between 0 (no habituation) and 1 (full habituation) and the half-saturation constant (d) is always greater than zero. The model also estimates correlations between parameters. We chose a gamma distribution since FID is a positive and continuous variable. We added 0.01 cm to all FID measures, because gamma distributions

do not allow zero values. This should not affect the results as 0.01 cm is 500 times smaller than the measurement uncertainty. We selected priors by drawing samples from the priors only and verifying that posterior predictions were roughly encompassed in the range of biologically possible values.

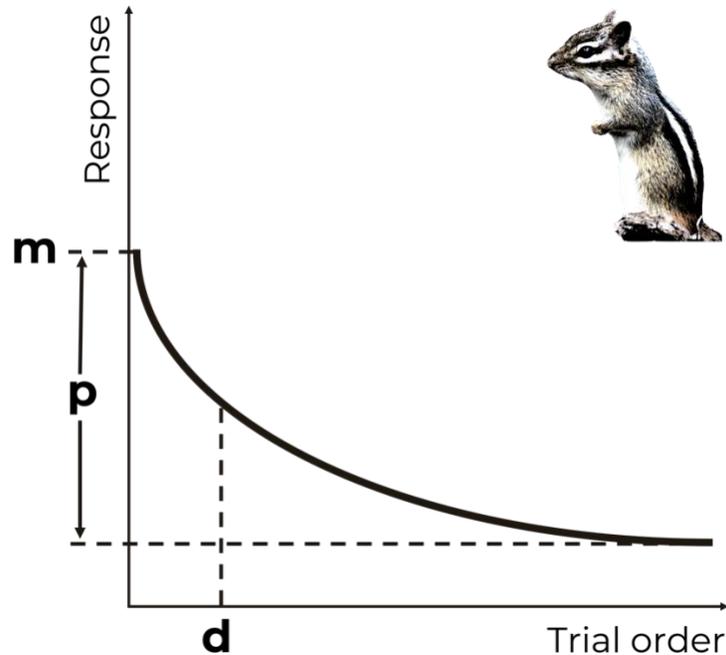


Figure 2.1 Nonlinear model estimating three parameters of habituation, or the decrease in the behavioral response of an animal following repeated exposure to a stimulus. m is the initial response (the response during the first trial), p is the habituation potential (the amplitude of the response decrement or the percentage of the initial response that is lost to reach the individual habituation asymptote), and d is the half-saturation constant (the number of trials required to reach half of the habituation potential).

We estimated the effect of the threat imminence on the initial response, the habituation potential and the habituation rate by adding speed treatment as a fixed effect in each parameter's equation. We compared a model that integrated chipmunk identity as a random effect, without regard to speed treatment, with a model that nested individuals in speed treatments with a leave-one-out cross-validation (loo) using expected log pointwise predictive density (elpd). Since loo revealed that the simpler model was better, we conducted the subsequent analyses without nesting chipmunk identity within treatments in random effects. We also compared models with and without identity as a random effect to test for among-individual variance in habituation features. Since the model with identity proved to be more informative, suggesting some differences between chipmunks, we fitted another model that included individual characteristics (sex, exploration [scaled], docility [scaled]) to see if sex and behavioral differences could explain among-

individual variance in habituation. We included those traits as fixed effects in the equation for p (habituation potential) since it accounted for most of the among-individual variance. To exclude potential bias due to previous exposure to humans, we also included the number of captures an individual experienced before a FID trial in the equation for m (initial response).

We tested for an association between a chipmunk's habituation potential p and fitness proxies, namely the spring and summer body mass in 2021 and the survival until summer 2022. Although Uchida and Blumstein (2021) used the daily body mass gain in a similar fitness analysis on yellow-bellied marmots, Nathoo et al. (2022) showed that individuals with variable body mass had lower fitness in the eastern chipmunk population studied here. We therefore chose to use spring and summer body mass measures on May 30 and June 15, respectively (Nathoo et al. 2022). To obtain spring and summer mass estimates on the same date for all chipmunks, we assessed daily body mass gain with a model explaining mass by the number of days since May 7 (the first day of capture in 2021) until June 15 (before the midsummer mass plateau, see Nathoo et al. 2022) and integrating ID as a random effect to allow random intercepts and slopes. We then calculated the spring and summer body mass of each chipmunk and used those estimates as response variables in two subsequent models with the habituation potential estimates at low threat imminence level and their error as predictors. As all the individuals were adults, we did not control for the influence of age on the rate of mass gain. We also used another model, with a Bernoulli distribution, to test for the effect of the habituation potential at low threat imminence level and its error on survival (i.e., an individual was observed or not the next year by June 8, 2022).

We ran all the models across four chains with 5,000 iterations for each model (2,500 warmup iterations) and an adapt-delta of 0.95 to ensure convergence. Models' accuracy was verified. We found no convergence problems as all Rhat estimates from the Gelman-Rubin convergence diagnostic (see Gelman and Rubin 1992) were equal to one. Moreover, there were no divergent transitions. This gives us confidence in the validity of our posterior samples. Posterior predictive checks of the final FID model including individual characteristics are available in Supplementary Figure S1. Statistical analyses were completed in RStudio (RStudio Team 2022) with R version 4.2.0 (R Core Team 2022), brms (Bürkner 2017) using Stan, tidyverse (Wickham et al. 2019), tidybayes (Kay 2022), ggplot2 (Wickham 2016), modelr (Wickham 2020), ggpubr (Kassambara 2020), and cowplot (Wilke 2020).

2.5 Results

For the three levels of threat imminence, FID decreased with repeated trials (mean FID prediction for test 0 and test 15: low = 401 cm (\pm 35) to 300 cm (\pm 28); medium = 412 cm (\pm 39) to 376 cm (\pm 34); high = 350

cm (± 36) to 319 cm (± 31); we excluded variance from group-level effects to produce these estimates; Figure 2.2).

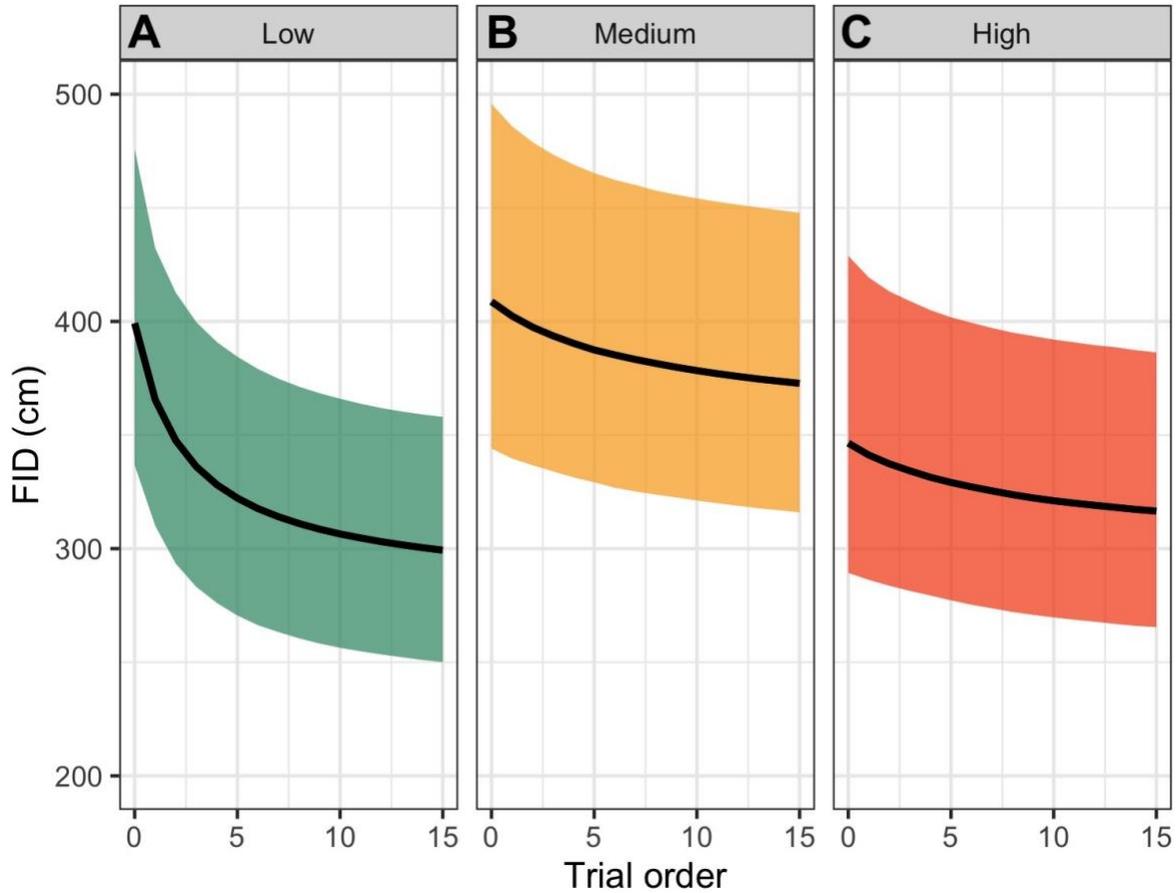


Figure 2.2 Habituation to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests as a function of threat imminence in eastern chipmunks in Southern Quebec, Canada. Threat imminence is measured as approach speed (A = low or 0.6 km.h⁻¹; B = medium or 1.2 km.h⁻¹; C = high or 1.8 km.h⁻¹; N = 425 observations on 40 focal chipmunks). Variance from group-level effects is excluded. 95 % credible intervals are shown.

2.5.1 Effects of threat imminence on habituation features

Chipmunks habituated more (greater p) and faster (smaller d) to the low threat imminence stimulus compared to the two stimuli for which the threat was more imminent (model 1 in Table 2.1; Figure 2.2). We found no differences in the initial response (m) between threat imminence levels (model 1 in Table 2.1). The correlations between $\text{logit}(m)$ and $\text{logit}(p)$ and between $\text{logit}(m)$ and $\text{log}(d)$ were weak (model 1 in Table 2.1). We found a slightly stronger negative correlation between $\text{logit}(p)$ and $\text{log}(d)$ (model 1 in Table 2.1).

Tableau 2.1 Estimates [95% credible intervals] from three nonlinear gamma models on flight-initiation distances (FID). Model 1 includes threat imminence (low, medium, high) as a predictor variable and chipmunk identity as a group-level effect (N = 425 trials on 40 chipmunks). Model 2 is similar to the first model, but it also includes the number of times an individual was captured before a FID test (i.e., Captures), the sex, the docility level and the exploration as predictor variables (N = 413 trials on 39 chipmunks; although we measured FID on 40 chipmunks, the exploration score was missing for one individual). Model 3 is the same as the first model, except that it nests chipmunk identity within a threat imminence treatment (N = 425 trials on 40 chipmunks). Correlations between parameters for each threat imminence level are also estimated in the model 3 but are omitted from the table for clarity. Credible intervals that do not include zero are in bold.

	<i>Model 1</i>	<i>Model 2</i>	<i>Model 3</i>
<i>Population-level effects</i>			
Logit(m) – Intercept (Low)	-0.40 [-0.68, -0.10]	-0.44 [-0.71, -0.12]	-0.43 [-0.73, -0.12]
Logit(m) – Medium	0.04 [-0.34, 0.44]	0.08 [-0.31, 0.47]	-0.00 [-0.38, 0.41]
Logit(m) – High	-0.22 [-0.60, 0.17]	-0.13 [-0.52, 0.29]	-0.26 [-0.65, 0.15]
Logit(m) – Captures		-0.11 [-0.25, 0.03]	
Logit(p) – Intercept (Low)	-0.87 [-1.26, -0.47]	-0.89 [-1.29, -0.50]	-0.81 [-1.23, -0.40]
Logit(p) – Medium	-0.95 [-1.34, -0.56]	-0.96 [-1.36, -0.56]	-0.94 [-1.33, -0.54]
Logit(p) – High	-0.94 [-1.34, -0.54]	-0.94 [-1.34, -0.54]	-0.93 [-1.33, -0.53]
Logit(p) – Sex (male)		-0.98 [-1.37, -0.59]	
Logit(p) – Docility		-1.04 [-1.43, -0.63]	
Logit(p) – Exploration		-0.94 [-1.33, -0.55]	
Log(d) – Intercept (Low)	0.97 [0.15, 1.85]	1.10 [0.29, 1.93]	0.92 [0.08, 1.82]
Log(d) – Medium	1.29 [0.41, 2.22]	1.31 [0.41, 2.24]	1.30 [0.37, 2.25]
Log(d) – High	1.31 [0.43, 2.19]	1.26 [0.39, 2.12]	1.32 [0.40, 2.27]
<i>Family specific (gamma)</i>			
Alpha	1.80 [1.58, 2.04]	1.79 [1.57, 2.03]	1.77 [1.55, 2.01]
<i>Group-level effects</i>			
Individual identity	(40 levels)	(39 levels)	(40 levels)
Sd – Logit(m), Intercept	0.19 [0.01, 0.51]	0.18 [0.01, 0.48]	
Sd – Logit(p), Intercept	2.15 [0.91, 4.02]	2.61 [1.29, 4.66]	
Sd – Log(d), Intercept	0.57 [0.02, 1.63]	0.62 [0.02, 1.66]	
Cor – Logit(m), Logit(p)	0.12 [-0.69, 0.81]	0.05 [-0.72, 0.75]	
Cor – Logit(m), Log(d)	-0.03 [-0.78, 0.75]	-0.01 [-0.76, 0.74]	
Cor – Logit(p), Log(d)	-0.20 [-0.83, 0.57]	-0.24 [-0.83, 0.52]	
Sd – Logit(m), Intercept, Low			0.23 [0.01, 0.69]
Sd – Logit(m), Intercept, Medium			0.22 [0.01, 0.62]
Sd – Logit(m), Intercept, High			0.26 [0.01, 0.69]
Sd – Logit(p), Intercept, Low			1.37 [0.17, 2.76]
Sd – Logit(p), Intercept, Medium			0.76 [0.02, 2.67]
Sd – Logit(p), Intercept, High			0.93 [0.02, 3.19]
Sd – Log(d), Intercept, Low			0.66 [0.02, 1.91]
Sd – Log(d), Intercept, Medium			0.48 [0.01, 1.79]
Sd – Log(d), Intercept, High			0.45 [0.01, 1.65]

2.5.2 Individual differences in habituation

Although all individuals habituated, we observed among-individual variance in habituation (Figure 2.3, see also Supplementary Figure S2). The model including chipmunk identity as a random effect was more informative than the model without group-level effects ($\Delta\text{lpd} = -16.7$; $\Delta\text{se} = 5.7$). When exposed to the same level of threat imminence, individuals differed greatly in habituation potential (range of mean p : low threat imminence = 0.10-0.95; medium = 0.08-0.51; high = 0.09-0.52; Supplementary Figure S3). These differences translated into individual differences in habituation asymptote (i.e., the lowest possible FID value, calculated with the following equation: $(1 - p) \times m \times 1000$; Supplementary Figure S3). Individuals also differed in their habituation rate (i.e., the number of tests required to reach half of the habituation potential; d), although the biggest differences were found between individuals exposed to different threat imminence levels (range of mean d : low threat imminence = 1.22-3.10 tests; medium = 7.39-10.49 tests; high = 7.69-10.70 tests). Individuals responded relatively similarly to the first approach (range of mean initial responses : low threat imminence = 387-421 cm; medium = 380-440 cm; high = 314-380 cm).

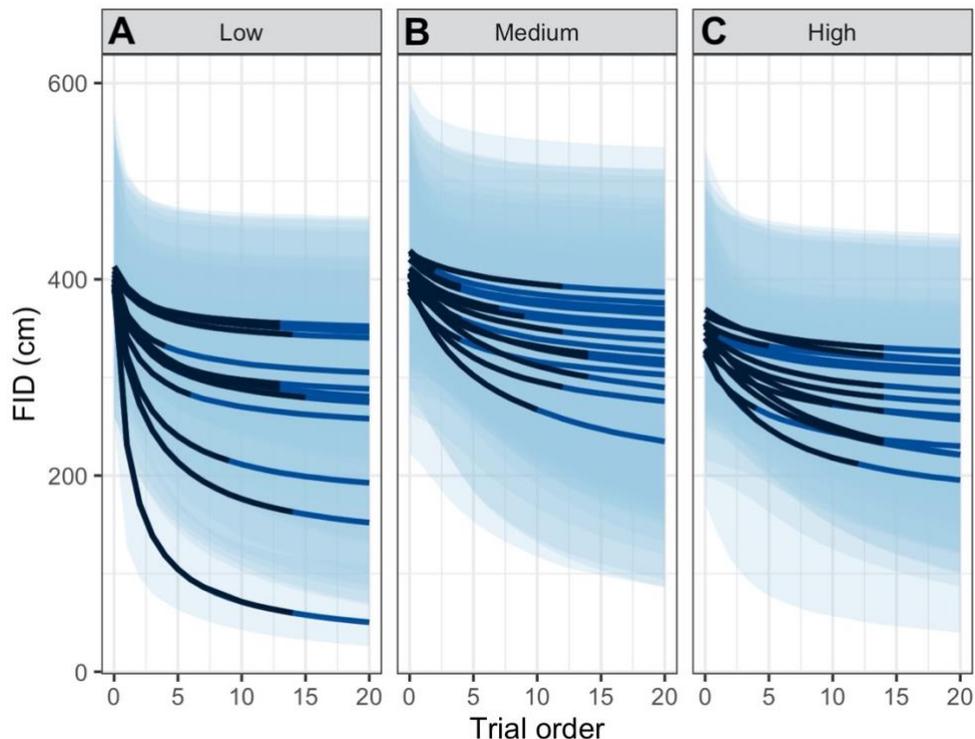


Figure 2.3 Habituation to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests as expected from the posterior distribution for each focal chipmunk ($N = 425$ observations on 40 chipmunks), separated by threat imminence levels (A: low, B: medium, and C: high). Habituation curves have been extrapolated (in lighter blue) to show approximated asymptotes for each individual. 95% credible intervals are shown.

Sex explained among-individual variation in habituation potential p . Males habituated less than females (model 2 in Table 2.1, Figure 2.4). The difference in habituation potential between females and males was 0.16 (Δ posterior mean at low threat imminence level, with other variables set to the mean), which corresponds to a difference in FID between females and males of 51.0 ± 11.8 cm (low threat imminence), 18.9 ± 7.6 cm (medium), and 17.3 ± 6.9 cm (high) after 15 tests (Figure 2.4 d, e, f).

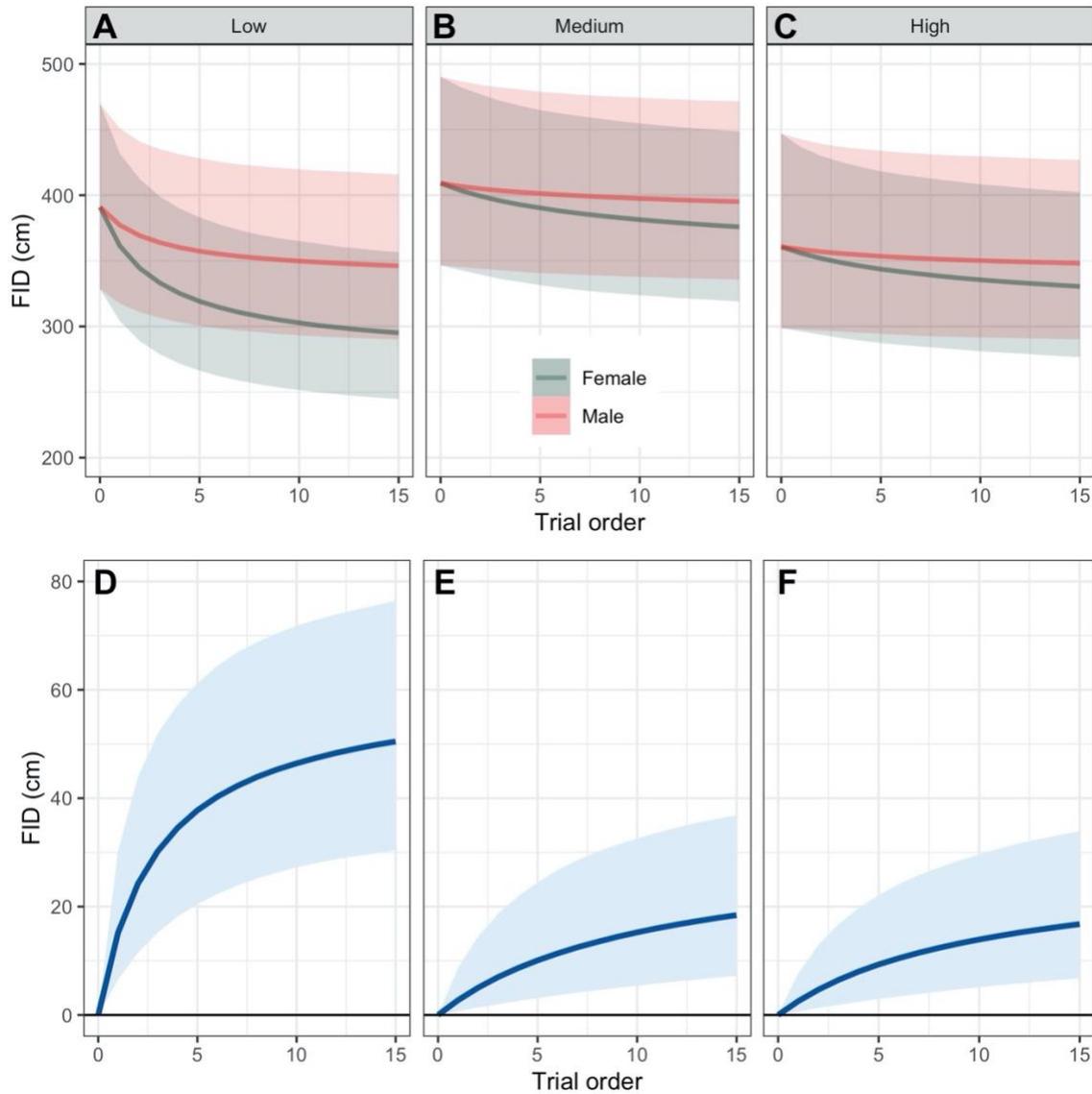


Figure 2.4 Sex effects on habituation. Top: Habituation in response to repeated flight-initiation distance tests (FID in cm; $N = 413$ trials on 39 chipmunks) in females (green) and males (pink) separated by threat imminence levels (A: low, B: medium, and C: high). Variance from group-level effects is excluded, and all other variables are set to the mean. 95 % credible intervals are shown. Bottom: Differences between female and male responses from the top figure with standard deviation for each threat imminence level (D: low, E: medium, and F: high).

Habituation decreased with docility and exploration (model 2 in Table 2.1, Figure 2.5). Slow exploring chipmunks habituated more than fast exploring ones (difference in FID at test 15 between females with minimum and maximum exploration values: low = 219 ± 43 cm; medium = $111 \text{ cm} \pm 42$ cm; high = 101 ± 38 cm; all other variables set to the mean). Lowly docile individuals habituated more than docile ones (difference in FID at test 15 between females with minimum and maximum docility values: low = 144 ± 29 cm; medium = 57 ± 22 cm; high = $52 \text{ cm} \pm 20$ cm). We found no effect of experience with humans on the initial response to the FID test ($\text{logit}(m) - \text{Captures}$ in the model 2 in Table 2.1).

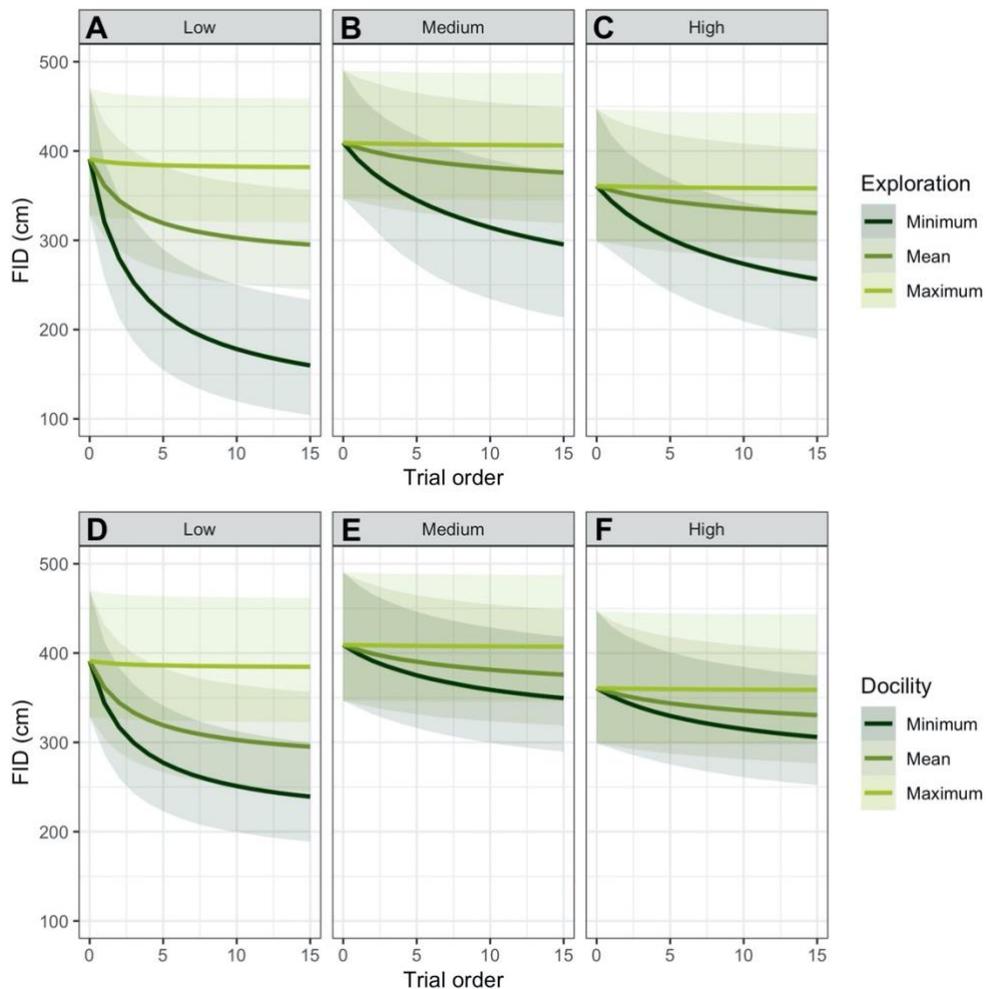


Figure 2.5 Personality effects on habituation. Top: habituation in response to repeated flight-initiation distance (FID in cm) tests for three levels of exploration (minimum observed, mean, and maximum observed, $N = 413$ trials on 39 focal chipmunks). Bottom: habituation in response to repeated FID tests for three levels of docility. Habituation responses are separated by threat imminence levels (A, D: low, B, E: medium, and C, F: high). Variance from group-level effects is excluded, predictions are for females, and all other variables are set to the mean. 95 % credible intervals are shown.

2.5.3 Differences in among-individual variance between threat imminence levels

Among-individual variance was low for all the habituation features in all the treatments, except for $\text{logit}(p)$ at low threat imminence (see standard deviations in the model 3 in Table 2.1; Figure 2.6). The model nesting chipmunk identity within threat imminence treatment had a lower elpd ($\Delta\text{elpd} = -3.3$; $\Delta\text{se} = 1.3$), which indicates that, globally, the threat imminence did not influence among-individual variance in habituation. Using the hypothesis function in brms, we tested whether the standard deviation of $\text{logit}(p)$ at low threat imminence was indeed larger than at medium or high threat imminence: it was not (estimate [95 % credible intervals]: low vs. medium = 0.61 [-1.09, 1.99]; low vs high = 0.44 [-1.50, 1.96]).

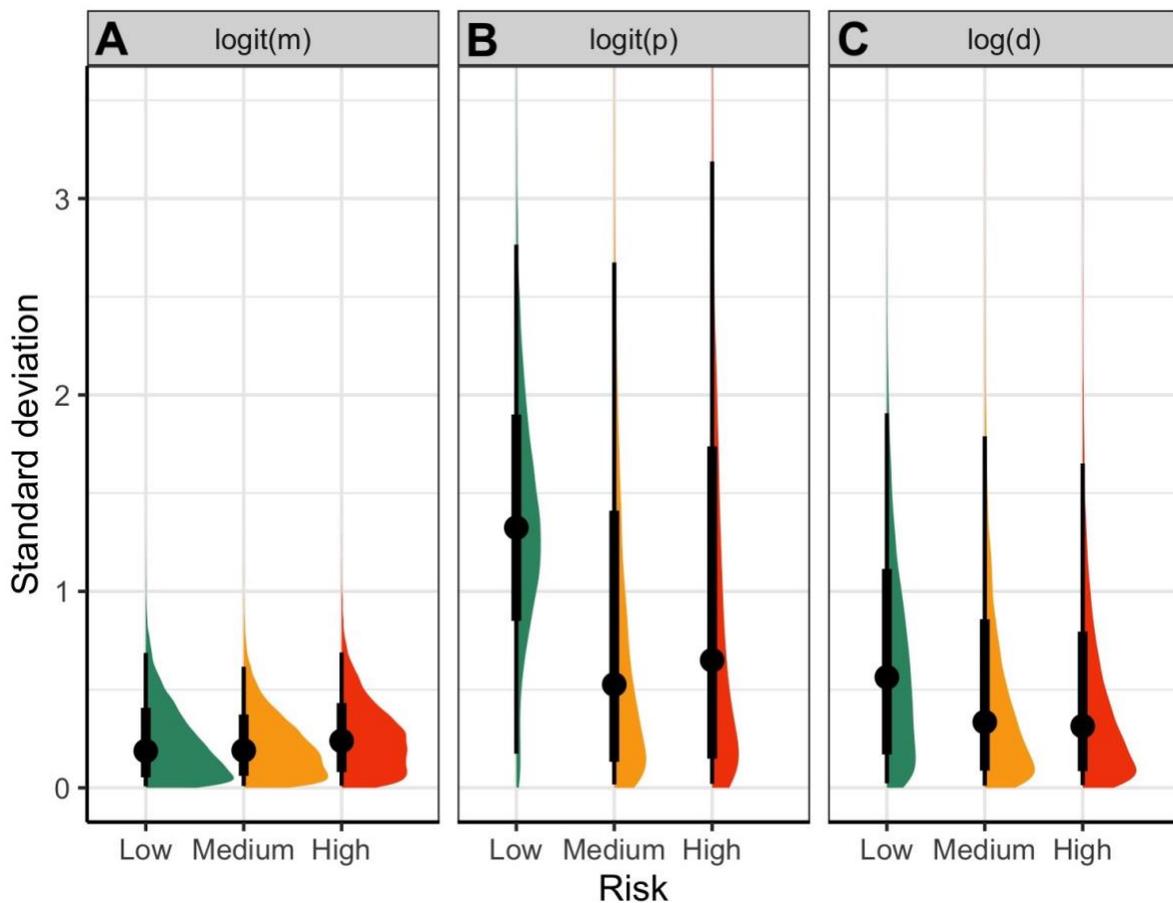


Figure 2.6 Posterior distribution of the hyperparameters (standard deviation of $\text{logit}(m)$ [A], $\text{logit}(p)$ [B], and $\text{log}(d)$ [C]) for each threat imminence level. m represents the initial response, p is the habituation potential, and d is the half-saturation constant, a proxy for habituation speed. The median (center point), the 66% quantile interval (bold line), and the 95% quantile interval (thin line) are shown. Posterior densities are colored by threat imminence levels (low = green, medium = yellow, high = orange).

2.5.4 Variation in habituation potential and fitness

We did not detect any obvious effect of habituation potential either on survival or on spring and summer body mass (Table 2.2).

Table 2.2 Estimates [95% credible intervals] from three linear models on fitness consequences of habituation (N = 39 chipmunks). We used the habituation potential (p , logit transformed) as a predictor variable of three fitness metrics: 1) the survival until 2022, 2) the body mass in spring, and 3) the body mass in summer. We used a Bernoulli distribution in the survival model and gaussian distributions for both mass models. Credible intervals that do not include zero are in bold.

	<i>Survival</i>	<i>Spring mass</i>	<i>Summer mass</i>
Intercept	-0.13 [-0.97, 0.74]	84.55 [82.70, 86.40]	89.21 [86.90, 91.53]
Logit(p)	-0.05 [-1.03, 0.91]	-0.03 [-1.02, 0.96]	-0.01 [-0.96, 0.96]

2.6 Discussion

Using a novel non-linear approach to fit natural habituation patterns we could clarify how threat imminence influences habituation responses and may affect between-individual differences in habituation. As expected, threat imminence affected habituation as chipmunks exposed to faster approaches showed slower and less habituation. Also, although all the individuals habituated to repeated approaches by humans, we noted individual differences in habituation, mainly in the magnitude of the response decrement. Specifically, male, docile and fast-exploring individuals habituated less to simulated predatory approaches than females, less docile individuals, and slow explorers. However, threat imminence associated with the stimuli did not have any effect on the among-individual variation in the habituation potential (p), the habituation rate (d), or the initial response (m).

2.6.1 Differences in habituation features between threat imminence levels

We expected habituation features to change according to the level of threat a stimulus represented. We found that habituation potential was greater and habituation rate was faster for a low threat imminence level approach compared with medium and high threat imminence level approaches. However, contrary to the predictions of Ydenberg and Dill's (1986) economic model, we found no differences in the initial response across stimuli (i.e. the initial response is equivalent to the response to a single approach). This result suggests that when first exposed to the stimulus, individuals lacked information about it, and therefore inaccurately assessed the risk involved, leading them to respond conservatively. Animals should indeed suspect danger in all novel stimuli before learning which ones they should not fear, because the cost of being eaten is far

greater than the costs of missed foraging opportunities (Deecke et al. 2002). Our model showed that individuals flee initially at about four meters for all treatments, which is around half of the starting distance. This distance gives individuals time to forage, while leaving them enough time to flee, and may correspond to the optimal flight distance as per Ydenberg and Dill's (1986) model, when practically nothing is known about the stimulus. However, all the chipmunks habituated after gathering more information on the stimulus through repeated exposure, allowing closer approaches. This response is expected from Ydenberg and Dill's (1986) model, as experience modifies the (perceived) costs and benefits, being sequentially assessed during successive trials. When an individual gathers more information on the stimulus, the cost of staying should appear lower and the cost of leaving should appear greater, which should lower the optimal flight distance and ultimately lead to a progressive decrease in the response, as observed here.

Response decrements were adjusted to threat imminence, as individuals showed more pronounced and faster habituation to slow approaches. Habituation happened fast at for a more distant threat, probably because the first response was not adequate for the level of threat it represented and had to be adjusted quickly. A previous study by Dehadt et al. (2019) found variation in habituation speed to various threats in giant clams (*Tridacna maxima*), but also reported that habituation rate was not faster for less harmful stimuli. Our study is the first to report differences in the habituation potential and speed that are consistent with the threat imminence associated to the stimulus. This is consistent with the idea that a less intense stimulus yields a more pronounced and/or rapid habituation (Rankin et al. 2009). Habituation may be tightly associated to the threat imminence to prevent maladaptive behaviors, in the same way that habituation must be specific to a stimulus to prevent inadequate responses. However, the absence of differences between medium and high threat imminence levels suggests either the presence of a fear threshold, or that chipmunks do not differentiate approach speeds very precisely (perceived risk of predation may not be assessed primarily through approach speed in mammals; see Stankowich and Blumstein 2005).

2.6.2 Between-individual differences in habituation

Habituation to FID tests in all the individuals suggests that this process has some fitness benefits. Although chipmunks could perceive the approach as menacing at first, it was harmless, and staying longer at the food patch allowed them to collect more seeds, which may ultimately increase their fitness. This result is analogous to other studies that noted lower FIDs in urban environments and in the presence of feeders (e.g., Møller et al. 2015). Nonetheless, we expected individuals to show differences in their habituation responses as was seen in other studies (e.g., Ellenberg et al. 2009). We indeed found variation among individuals, but only in some habituation features. Similarly to our comparison of initial responses between treatments, we found no among-individual variation in the initial response, m , to our simulated predatory approach. Again,

this may be explained by the much higher cost of death by predation compared to the cost of missed foraging opportunities (Deecke et al. 2002). The initial response to the approach also did not change with experience with humans. The number of times a chipmunk was captured and handled by humans had no effect on the distance at which the chipmunk fled from the walker during the first test. This further emphasizes the high stimulus-specific nature of habituation. Some researchers have hypothesized that habituation to humans may transfer to predators, making wildlife more vulnerable to natural enemies (e.g., Geffroy et al. 2015, Blumstein 2016). While this possibility must be taken seriously, considering the consequences it entails, our results suggest otherwise. Habituation is stimulus specific, likely to avoid those pitfalls (as also observed in Deecke et al. 2002; Hemmi and Merkle 2009; and Raderschall et al. 2011, for instance). Stimulus specificity thus allows an animal's learning process to be finely tuned to the situation encountered and prevents habituation to transfer to potentially harmful stimuli.

Although the initial response to the stimulus was similar among individuals, we found variation in learning abilities, and, therefore, in plasticity. Within a treatment, between-individual differences were most pronounced for the habituation potential. Habituation potential should be of ecological importance because it determines how much an individual will gain in time and energy from habituating to a disturbing stimulus. Figure 2.3 shows clearly that these differences are not an artifact of the number of tests performed on an individual. Also, we found variation in the habituation rate. However, differences in threat imminence appeared to be the primary driver of between-individual differences in the habituation rate, as variation was small within a treatment. Generally, chipmunks habituate faster when they habituate more (low d , high p) and inversely, as suggested by the negative, albeit not different from zero, correlation detected between these parameters. Between-individual differences in habituation potential and habituation rate may reflect variation in risk perception and information acquisition or trade-offs that are assessed differently according to particular needs.

As predicted, sex affected variation in the habituation potential. After several tests, females stayed longer than males at the food patch. This difference may result from differential investment in reproduction between the sexes: male chipmunks are only involved in copulation, while females undergo gestation and provide parental care until juveniles disperse (about 50 days after birth; Elliott 1978). Fleeing later may thus be a requirement for females, which need to devote more energy to offspring and need to forage accordingly. Habituation to a simulated predatory approach resulted in female eastern chipmunks staying half a meter closer before running away from a walker having a speed of 0.6 km/h (low threat imminence level), which is the equivalent of staying about three seconds longer at the food patch. Although it may seem negligible, this difference could have an impact on the resources gathered daily because (1) chipmunks have a high foraging

rate (about 0.7 sunflower seeds/second when seed density is high enough; Kramer and Weary 1991); and (2) this difference increases when adding all the time gained from showing more habituation to various stimuli happening frequently in the environment. The absence of difference between the sexes for higher threat imminence levels suggests that females may not stay longer at all costs. The sex differences observed in our study align with Ellenberg et al.'s (2009) findings on habituation to human presence in yellow-eyed penguins, but are opposed to those of Ensminger and Westneat (2012) on habituation to novel objects in house sparrows (*Passer domesticus*). This suggests that sex differences in habituation potential may be specific to the species and to the stimulus.

Personality differences also explained between-individual differences in habituation potential. Less docile and slow-exploring chipmunks habituated more. Our model predicted that the slowest female explorer fled more than two meters later (about 13 seconds later) than the fastest female after 15 tests at the slowest approach speed. Similarly, the least docile female fled one meter and a half later (about 9 seconds later) than the most docile female after 15 tests. To our knowledge, this is the first study to report a relationship between docility and habituation. Since docility represents shyness or risk-taking in the context of interactions with humans (Réale et al. 2007), it is not surprising that more docile individuals are more cautious and become less habituated to the approaches. Shyness is associated with lower learning abilities (e.g., Sneddon 2003), and not habituating to a stimulus is used as a proxy for shyness (e.g., Darrow and Shivik 2009). This may also be part of an anti-predatory strategy whereby less docile individuals fight and flight (i.e., proactive, as seen in bold and risk-taking individuals) and more docile individuals hide and freeze (i.e., reactive, as observed in shy individuals; Réale et al. 2010; Rupia et al. 2016). In this scenario, docile individuals would benefit from being cautious and fleeing earlier to reduce the probability of getting caught by a predator. Also, the relationship between exploration and habituation could be explained by the fact that fast explorers stick more rigidly to their routine and collect less information than slow explorers (Verbeek et al. 1994, although see Rojas-Ferrer et al. 2020). Since habituation involves learning, differences in information gathering could result in differences in habituation (Rivera-Gutierrez et al. 2017). We expected that slow explorers and the more docile individuals would show more pronounced habituation since Montiglio et al. (2012) found a negative, albeit weak, correlation between docility and exploration in the same study system. That slow explorers and less docile individuals showed a more pronounced habituation indicates either some antagonistic selection pressures on these traits, or that the weak correlation is not strong enough to constrain the habituation response and prevent the traits from responding adaptively to a given situation. Working towards a comprehensive overview that integrates habituation potential with behavioral traits would help clarify how they intertwine (although recent work has shown that the link between learning abilities and personality is complex and not always generalizable, see Dougherty and Guillette 2018). Nevertheless, our

findings indicate that personality and learning are associated and that between-individual differences in these traits create differences in resource acquisition that may have important implications for survival and reproduction.

Individual variation in learning did not translate in fitness differences as we found no relationship between habituation potential and body mass or survival until 2022. The absence of fitness consequences could be explained by at least four reasons: (1) The effect sizes observed in our study may be too small to be biologically significant and affect fitness; (2) We may not have sufficient power to detect an effect of habituation potential on survival and body mass given that survival and mass are shaped by many traits and stochastic effects; (3) The habituation response of an individual to one stimulus may not be the same for other stimuli. Individuals showing fast and pronounced habituation to approaches could be the ones showing slow and less habituation in other contexts; (4) Other correlated behaviors may have opposite effects on fitness that could compensate for the differences observed in the habituation potential. For instance, other antipredator behaviors (e.g., vigilance) could respond differently to repeated exposure, involving costs and benefits that may be different from the ones of escape decisions (Uchida and Blumstein 2021). Alternatively, personality could compensate for slower/less pronounced habituation. We found that individuals who explored more rapidly habituated less, but fast exploration may also increase the probability of finding resources (Montiglio et al. 2014). This could somehow negate the effects of habituation potential differences on fitness. The many potential explanations to our results emphasize the importance of investigating habituation comprehensively, by studying learning across contexts (Griffin et al. 2015) and measuring different behaviors simultaneously (Uchida and Blumstein 2021).

2.6.3 Differences in among-individual variation between treatments

Contrary to our predictions, among-individual variance in habituation was not lower under low and high threat imminence levels than under a medium threat imminence level. Instead, variance was low for all treatments and all habituation features. We note, however, that the standard deviation of the habituation potential for the low threat imminence treatment appeared slightly higher, although the credibility intervals of the difference between treatments included zero. Our inference abilities regarding this result seem, therefore, limited by the data. The absence of between-treatment differences in among-individual variation could also result from strong selection in the past and suggest a limited evolutionary potential in the future. Alternatively, the absence of variation could be a consequence of our experimental design. FIDs are restricted to values between 0 and 1000 cm in our study, which could bias our results towards less variance. Using other measures could perhaps reveal more variance between treatments (e.g., as there is no upper limit to certain time measurements, habituation could be studied using the latency to approach a novel

object). We strongly encourage future studies to test the relationship between risk and among-individual variance with novel stimuli and metrics to establish if and how selection could act on habituation.

2.6.4 Conclusion

We have shown that habituation is a complex process with potentially important implications for the ecology and evolution of wild animals. Our findings establish that habituation is specific to the individual, the threat imminence and the stimulus, which makes it highly context-specific and therefore potentially important for local adaptation. Differential habituation associated with individual traits may lead to differential vulnerability to anthropogenic stimuli based on behavioral phenotypes. This stresses the need to consider individual variation in wildlife management activities, as doing otherwise could jeopardize the preservation of behavioral variation and, ultimately, the population persistence (Ellenberg et al. 2009). Our study also highlights the importance of studying learning processes with nonlinear statistical tools to provide a more in-depth analysis and reveal variance in ecologically relevant parameters that might have been hidden otherwise. We hope that our findings motivate other researchers to study habituation as a process of interest, and not only as a control variable, to elucidate the evolutionary mechanisms behind habituation, build a more complete evolutionary ecology of habituation, and provide better tools for wildlife managers.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce mémoire était de clarifier l'importance évolutive de l'habituation. Plus précisément, cette étude visait à évaluer comment l'imminence du danger peut affecter la réponse d'habituation à un test d'approche et peut favoriser les différences interindividuelles d'habituation. Afin de mesurer l'habituation à un stimulus simulant la prédation et répondre à mes objectifs, j'ai effectué des tests de distance de fuite répétés en milieu naturel sur des tamias rayés (*Tamias striatus*) marqués, en faisant fluctuer l'imminence du danger avec des vitesses d'approche distinctes. Dans cette conclusion générale, je reviens sur les conclusions principales de mes travaux et la manière dont celles-ci contribuent au domaine de recherche, je considère les limitations de l'étude et je discute des perspectives de recherche qu'elle engendre.

3.1 Contribution au champ

Ce mémoire apporte une contribution notable pour l'écologie évolutive de l'habituation, et ce, pour trois principales raisons. D'abord, il clarifie le rôle de l'imminence d'un danger sur la réponse d'habituation, en montrant que les animaux s'habituent davantage et s'habituent plus rapidement aux stimuli dont le danger semble plus éloigné. Ensuite, il réaffirme la présence de variation interindividuelle d'habituation au sein d'une population, en soulignant de surcroît que celle-ci est liée au sexe et au comportement des individus, mais n'est pas associée à l'expérience avec un autre stimulus humain. Finalement, il révèle que cette variation interindividuelle d'habituation ne fluctue pas avec l'imminence du danger et est plutôt basse pour tous les paramètres d'habituation étudiés. En somme, ces résultats établissent que l'habituation est spécifique à l'individu, à l'imminence du danger et au stimulus, ce qui la rend hautement spécifique au contexte. Ces conclusions ont d'importantes implications en recherche fondamentale et appliquée, dont je discute ci-dessous.

3.1.1 Effets de l'imminence du danger sur la réponse d'habituation

Mes collaborateurs et moi avons noté que tous les tamias se sont habitués au test d'approche, nous permettant de nous approcher davantage après plusieurs tests, ce qui suggère que l'habituation génère des retombées positives sur l'aptitude phénotypique des individus. Bien que les tamias aient pu percevoir l'approche comme menaçante a priori, elle s'est avérée inoffensive. Rester plus longtemps à la parcelle de nourriture permettait donc de récolter plus de graines, sans risquer réellement la mort. Il s'agit précisément du résultat auquel on s'attend selon le modèle de Ydenberg et Dill (1986), car l'expérience modifie les coûts et les bénéfices (perçus) de rester, et il apparaît alors avantageux de rester plus longtemps à la parcelle.

Néanmoins, la réponse d'habituation variait avec l'imminence du danger. Nous avons montré que la diminution de la réponse comportementale est plus importante et que la vitesse d'habituation est plus rapide pour un stimulus qui représente un danger plus éloigné comparé à des stimuli représentant un danger imminent. Même si Dehaut et collab. (2019) ont montré que la vitesse d'habituation change selon le stimulus étudié, cette étude est la première à rapporter de la variation dans l'amplitude et la vitesse d'habituation qui est fonction de l'imminence du danger associé au stimulus. Ce résultat est cohérent avec l'idée qu'un stimulus moins intense entraîne une habituation plus prononcée et/ou rapide (Rankin et collab. 2009) et permettrait de prévenir les comportements maladaptés. Il n'y avait cependant aucune différence de distance de fuite entre les trois niveaux d'imminence du danger lors de la première exposition au stimulus. De toute évidence, il est avantageux de craindre un danger potentiel en présence de tout nouveau stimulus, considérant que le coût que représente la prédation est bien plus important que les coûts d'opportunités manquées en matière de recherche de nourriture (Deecke et collab. 2002).

Définir les conditions qui influencent l'habituation à un stimulus est important pour les biologistes de la conservation et les gestionnaires de la faune sauvage, car l'habituation augmente la tolérance aux humains. L'habituation à l'humain, par le biais du tourisme de nature notamment, pourrait créer de nouvelles pressions sélectives sur certains traits et avoir des effets néfastes sur l'aptitude phénotypique des individus (ex. augmenter le risque de prédation; Geffroy et collab. 2015). Ainsi, comprendre comment les animaux deviennent tolérants aux humains est essentiel pour mettre en place des pratiques de gestion adéquates (ex. favoriser ou empêcher l'habituation selon le contexte, Blumstein 2016). Les résultats de notre étude montrent que l'habituation est beaucoup plus lente et moins prononcée pour des stimuli représentant un danger imminent. Cette information peut se révéler fort utile lorsque vient le temps de choisir de nouveaux stimuli permettant d'effaroucher les animaux qui sont devenus trop tolérants aux activités humaines ou aux méthodes d'effarouchement utilisées par le passé. Ces travaux offrent donc des pistes de solutions pour développer des outils de gestion de la faune en conflit avec les humains.

3.1.2 Différences interindividuelles d'habituation

Mes collaborateurs et moi avons observé des différences entre les individus dans leur réponse d'habituation, mais seulement pour certains paramètres. Par exemple, nous n'avons trouvé aucune variation interindividuelle dans la distance de fuite lors du premier test d'approche. Cette réponse initiale ne changeait pas non plus en fonction de l'expérience passée avec les humains lors des captures. Ainsi, quoique certains chercheurs redoutent la possibilité que l'habituation aux humains soit transférable aux prédateurs (ex. Geffroy et collab. 2015, Blumstein 2016), nos résultats suggèrent que cette situation est peu probable. L'habituation est, au contraire, très spécifique au stimulus, pour être ainsi finement ajusté à la situation

rencontrée. Cela suggère aussi que les méthodes d'effarouchement utilisées en gestion de la faune sauvage ne sont pas susceptibles d'avoir un effet important sur les animaux sauvages au-delà de la réponse spécifique aux stimuli utilisés.

En revanche, nous avons trouvé des différences entre les individus dans l'amplitude et la vitesse d'habituation. L'amplitude et la vitesse d'habituation déterminent combien de temps et d'énergie un individu gagne à s'habituer à un stimulus dérangent et devraient donc avoir des implications écologiques. Il est à noter que la vitesse d'habituation, variait, certes, entre les individus exposés à une même vitesse d'approche, mais beaucoup plus entre les différents traitements. Néanmoins, ces différences interindividuelles à la fois dans l'amplitude et la vitesse d'habituation pourraient refléter de la variation dans la perception du risque et l'acquisition d'informations ou des compromis qui sont évalués différemment selon les besoins particuliers des individus.

Nos résultats indiquent que la variation interindividuelle dans l'amplitude d'habituation est associée au sexe : les femelles restaient plus longtemps à la parcelle de nourriture que les mâles après plusieurs tests. Fuir plus tard pourrait être indispensable pour les femelles qui doivent consacrer plus d'énergie que les mâles à la progéniture. De fait, les mâles ne participent qu'à la copulation, tandis que les femelles doivent porter les petits et assurer les soins parentaux jusqu'à la dispersion des juvéniles (environ 50 jours après la naissance; Elliott 1978). Notre étude a d'ailleurs été réalisée précisément lors de la saison de reproduction. Ces résultats sont analogues à ceux d'Ellenberg et collab. (2009), mais opposés à Ensminger et Westneat (2012). Les différences d'habituation entre les sexes sont donc potentiellement spécifiques à l'espèce et au stimulus étudiés.

La variation interindividuelle dans l'amplitude d'habituation semble aussi associée à la personnalité : les tamias qui sont moins dociles et qui explorent plus lentement s'habituèrent davantage que les individus qui sont plus dociles et qui explorent plus rapidement. Comme la docilité est une illustration de la prise de risque dans un contexte d'interactions avec les humains (Réale et collab. 2007), il n'est pas étonnant que les individus plus dociles soient plus prudents et s'habituent moins. Par ailleurs, les différences en termes d'informations collectées entre les explorateurs rapides et les explorateurs lents pourraient causer de la variation interindividuelle d'habituation, puisque l'habituation est une forme d'apprentissage qui dépend de l'expérience (Rivera-Gutierrez et collab. 2017).

Toutefois, la variation interindividuelle d'habituation ne s'est pas traduite par des différences d'aptitude phénotypique entre les individus. Quoiqu'il soit possible que ces différences d'habituation ne soient pas

suffisamment grandes pour avoir un effet biologique et affecter l'aptitude phénotypique, il est aussi possible que d'autres comportements corrélés à la réponse d'habituation compensent pour les effets des différences observées dans l'amplitude d'habituation. Par exemple, les individus qui explorent plus rapidement s'habituent moins, mais une exploration rapide peut également augmenter la probabilité de trouver des ressources (Montiglio et collab. 2014). Cela pourrait en quelque sorte annuler les effets des différences d'habituation sur l'aptitude phénotypique. Les résultats de cette étude sont non concluants à cet égard, mais la question de l'influence de l'habituation sur l'aptitude phénotypique demeure importante en biologie de la conservation puisqu'une survie différentielle des individus en fonction de leur personnalité et de leur réponse d'habituation peut réduire la diversité génétique d'une population et, par conséquent, menacer sa persistance à plus long terme (Ellenberg et collab. 2009).

3.1.3 Variance interindividuelle en fonction de l'imminence du danger

Nos résultats suggèrent que la variance interindividuelle d'habituation ne change pas avec l'imminence du danger que représente un stimulus. Au contraire, la variance était faible pour toutes les vitesses d'approche et tous les paramètres de la réponse d'habituation. L'absence de différences entre les traitements en matière de variation interindividuelle pourrait résulter d'une forte sélection dans le passé et suggère un potentiel évolutif limité dans le futur. En raison du manque d'études sur ce sujet, il m'est impossible de faire davantage d'inférences à l'heure actuelle. Malgré tout, ce mémoire montre que l'habituation est un processus complexe ayant des implications potentiellement importantes pour l'écologie et l'évolution des animaux sauvages.

3.2 Limitations

Dans cette étude, mes collaborateurs et moi avons estimé l'aptitude phénotypique d'un individu à l'aide de trois paramètres : la masse corporelle au printemps, la masse corporelle à l'été et la survie dans l'année qui suit les tests de distance de fuite. Nous n'avons trouvé aucune corrélation entre ces mesures d'aptitude phénotypique et la réponse d'habituation. L'absence de résultats concluants à cet égard pourrait être attribuable aux mesures choisies. En effet, utiliser la masse comme mesure de la condition pour inférer le succès reproducteur d'un individu peut être trompeur, parce que la relation entre ces variables peut être non-linéaire et que la fenêtre temporelle utilisée lors de la prise de mesures morphologiques n'est souvent pas appropriée pour estimer l'aptitude phénotypique à l'échelle d'une vie (Barnett et collab. 2015). De plus, les données de survie que nous avons récoltées étaient basées sur la capture d'un individu focal au printemps 2022 en date du 8 juin. Il est pourtant possible qu'un individu ne soit pas capturé au début de la saison de terrain et qu'il soit tout de même vivant. En fait, comme l'aptitude phénotypique représente le succès reproducteur d'un individu, il est plutôt préférable de l'estimer à partir du nombre de descendants d'un

individu. Le succès reproducteur à vie ou dans une saison (comme estimé dans Santostefano et collab. 2019, 2021, Nathoo et collab. 2022 dans la population de *tamias rayés* à l'étude ici) aurait sans doute été un meilleur prédicteur de l'aptitude phénotypique. Malheureusement, le pedigree et les informations génétiques de tous les individus focaux n'étaient pas encore disponibles au moment des analyses. De façon alternative, l'absence de relation entre l'habituation et l'aptitude phénotypique pourrait être due à un effet antagoniste de traits qui sont corrélés avec l'habituation. Ces autres traits pourraient compenser pour l'effet d'une habituation plus ou moins rapide et/ou prononcée sur l'aptitude phénotypique. Il n'y a malheureusement pas de façon de tester cette hypothèse dans le cadre de notre étude. Ceci souligne toutefois l'importance d'étudier l'habituation de manière exhaustive, en étudiant l'apprentissage dans différents contextes (Griffin et collab. 2015) et en mesurant différents comportements simultanément (Uchida et Blumstein 2021).

En outre, la taille d'échantillon de notre étude est somme toute limitée, surtout lorsqu'il est question de tester des différences de variance en fonction d'un traitement. En effet, le modèle utilisé ici pour tester l'hypothèse selon laquelle l'imminence du danger peut faire fluctuer la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation est énorme. Même si les méthodes statistiques bayésiennes sont généralement considérées comme plus flexibles que les statistiques fréquentistes pour effectuer de tels modèles, il m'apparaît évident que nous sommes arrivés, mes collaborateurs et moi, à la limite de ce qu'il était possible d'analyser avec notre jeu de données. L'absence de différences dans la variance interindividuelle entre les niveaux d'imminence du danger pourrait donc simplement être due à un manque de données. Il est également possible que l'absence de différence soit une conséquence de notre design expérimental. Les mesures de distance de fuite sont restreintes à des valeurs comprises entre 0 et 1000 cm dans notre étude, ce qui pourrait limiter la variance. L'utilisation d'autres mesures permettrait peut-être de révéler plus de variation entre les traitements. Par exemple, il serait possible de s'intéresser à l'habituation en étudiant la diminution de la néophobie, mesurée comme la latence à approcher un nouvel objet. Cette mesure est intéressante lorsqu'on s'intéresse à la variance interindividuelle puisqu'elle n'implique pas de limite supérieure. Tester la relation entre l'imminence du danger et la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation avec de nouvelles mesures et un plus grand échantillon est important pour établir comment la sélection pourrait agir sur l'habituation.

3.3 Directions futures

Maintenant que nous avons établi qu'il existe de la variation interindividuelle d'habituation au sein d'une population, de *tamias rayés* en l'occurrence, déterminer si une base génétique additive est sous-jacente à ces différences d'habituation aurait le potentiel d'élucider, du moins en partie, les causes et les conséquences évolutives des différences d'habituation pour les populations naturelles (Dingemanse et collab. 2012b).

Nous savons que la plasticité phénotypique peut être héritable (ex. Nussey et collab. 2005). Pourtant, nous ne savons pratiquement rien de l'héritabilité de l'habituation. La base de données multigénérationnelle et le pedigree qui sont disponibles grâce au suivi à long terme des tamias rayés sont l'occasion tout indiquée pour estimer la variance génétique additive du potentiel d'habituation, car ceux-ci contiennent suffisamment d'information pour l'utilisation de modèles animaux (Kruuk 2004, Wilson et collab. 2010). La taille d'échantillon de notre étude sur les distances de fuite est malheureusement trop petite pour tenter ce genre d'analyse. Cependant, d'autres tests, tels que le test du sac, qui sont effectués depuis de nombreuses années sur cette population, pourraient permettre de quantifier l'héritabilité du potentiel d'habituation à un stimulus.

Aussi, quoique nous ayons montré qu'il existe de la variation interindividuelle dans la réponse d'habituation à un stimulus, il reste à montrer que ces différences sont constantes dans le temps et à travers les contextes. En effet, ce critère est essentiel pour pouvoir parler de différences interindividuelles constantes de cognition (Griffin et collab. 2015), tout comme on le fait pour la personnalité en testant la répétabilité des traits comportementaux (voir Réale et collab. 2007). Tester ce critère requiert donc de comparer la réponse d'habituation d'individus exposés à plusieurs stimuli (ex. de natures menaçante et sexuelle; voir Griffin et collab. 2015).

De plus, l'absence de résultats concluants dans cette étude concernant les effets de l'habituation sur l'aptitude phénotypique et les effets de l'imminence du danger sur la variance interindividuelle d'habituation nous laissent sur notre faim. L'intérêt d'étudier ces effets en est d'autant plus ravivé. Dans le même système d'étude, par exemple, il serait possible d'utiliser les données déjà accumulées depuis plusieurs années sur la docilité et le succès reproducteur des individus pour vérifier que l'absence d'effet sur l'aptitude phénotypique trouvé dans notre étude n'est pas uniquement attribuable aux mesures utilisées. Par contre, les données ne sont pas disponibles dans notre système d'étude pour clarifier comment l'imminence du danger peut influencer la variance interindividuelle dans la réponse d'habituation. Il faudrait donc poursuivre le projet pour cumuler plus de données ou tester cette hypothèse sur un tout autre système. Néanmoins, explorer davantage ces questions permettrait de mieux cerner les potentielles pressions de sélection sur la réponse d'habituation.

En outre, nous avons aussi montré que l'imminence du danger associé à un stimulus influence la réponse d'habituation. Mais qu'en est-il de l'effet de la pression de prédation dans un environnement sur l'habituation? Nous savons que la tolérance à un stimulus peut changer en fonction de la pression de prédation. Par exemple, Brown et collab. (2005) ont constaté que les femelles *Brachyraphis episcopi* originaires de zones à forte prédation avaient des réactions de stress réduites face au confinement par rapport

aux femelles provenant de cours d'eau à faible prédation, ce qui leur permettait d'économiser de l'énergie face à des stimuli menaçants. On pourrait donc s'attendre à ce que les individus se retrouvant dans des environnements avec une densité plus élevée de prédateurs montrent une habitude plus rapide et plus prononcée envers un stimulus que les individus provenant de milieux à faible densité de prédateurs. De façon alternative, il serait intéressant de tester aussi l'effet des masts de hêtres sur la réponse d'habitude chez les tamias. Comme les masts ont un effet important sur l'écologie des tamias rayés (notamment sur leur reproduction, ex. Bergeron et collab. 2011c) en modifiant la quantité de ressources disponibles dans leur environnement, il est probable que ces masts aient un effet sur la prise de risque puisqu'ils modifient les coûts et les bénéfices de s'habituer à un stimulus. Ainsi, on pourrait s'attendre à ce que les individus montrent une habitude plus lente et moins prononcée lors d'un mast qu'en période de non-mast, car il vaudrait mieux éviter de prendre des risques lorsque les ressources sont abondantes. Ces questions méritent d'être approfondies afin de mieux cerner comment l'environnement peut causer de la variation intraspécifique dans la réponse d'habitude à un stimulus.

Par ailleurs, d'un point de vue plus méthodologique, le modèle non linéaire que mes collaborateurs et moi avons développé dans le cadre de ces travaux est novateur et a le potentiel d'être réutilisé dans d'autres études, et ce, particulièrement dans des travaux de recherche sur l'apprentissage et la cognition. Notre modèle est particulièrement fécond parce qu'il (1) correspond de façon plus exacte à certains phénomènes naturels qui ne sont pas linéaires et (2) permet d'estimer plusieurs variables d'intérêt biologique au même moment. J'invite les chercheurs de tout champ d'études à s'en inspirer pour adapter leurs analyses statistiques le plus fidèlement possible à la biologie qui se cache dans leurs données.

J'espère avoir montré que la recherche sur l'habitude en milieu naturel est foisonnante et prometteuse. De nombreuses questions demeurent ouvertes. J'encourage fortement d'autres chercheurs à étudier l'habitude en contexte écologique afin d'élucider les mécanismes évolutifs à la base de l'habitude, de construire une écologie évolutive plus complète de l'habitude et de fournir de meilleurs outils aux gestionnaires de la faune.

ANNEXE A
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE AU CHAPITRE 2

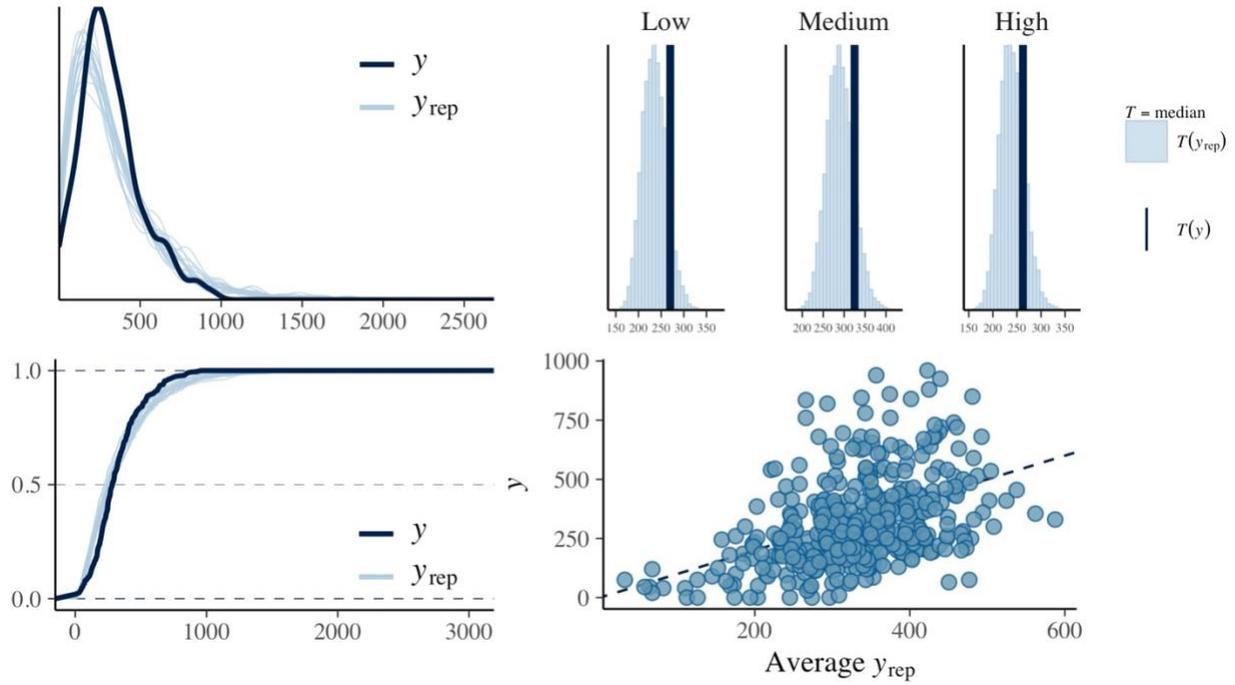


Figure S1 Posterior predictive checks of the final nonlinear gamma model on flight-initiation distances (FID) including chipmunk identity as a group-level effect and individual characteristics as predictors of the habituation features. Top left: Distribution of 20 draws from the posterior (y_{rep}) overlaid with the distribution of observed values (y). Top right: Distribution of the median values from the posterior ($T[y_{\text{rep}}]$; lighter blue) computed for each threat imminence level compared with the median of the observed values ($T[y]$; dark blue). Bottom left: Empirical cumulative distribution function (ecdf) of the observed values (y) and 20 draws from the posterior (y_{rep}). Bottom right: Scatterplot of the observed values (y) and average values of the posterior from 20 random draws. The dashed line represents the identity line.

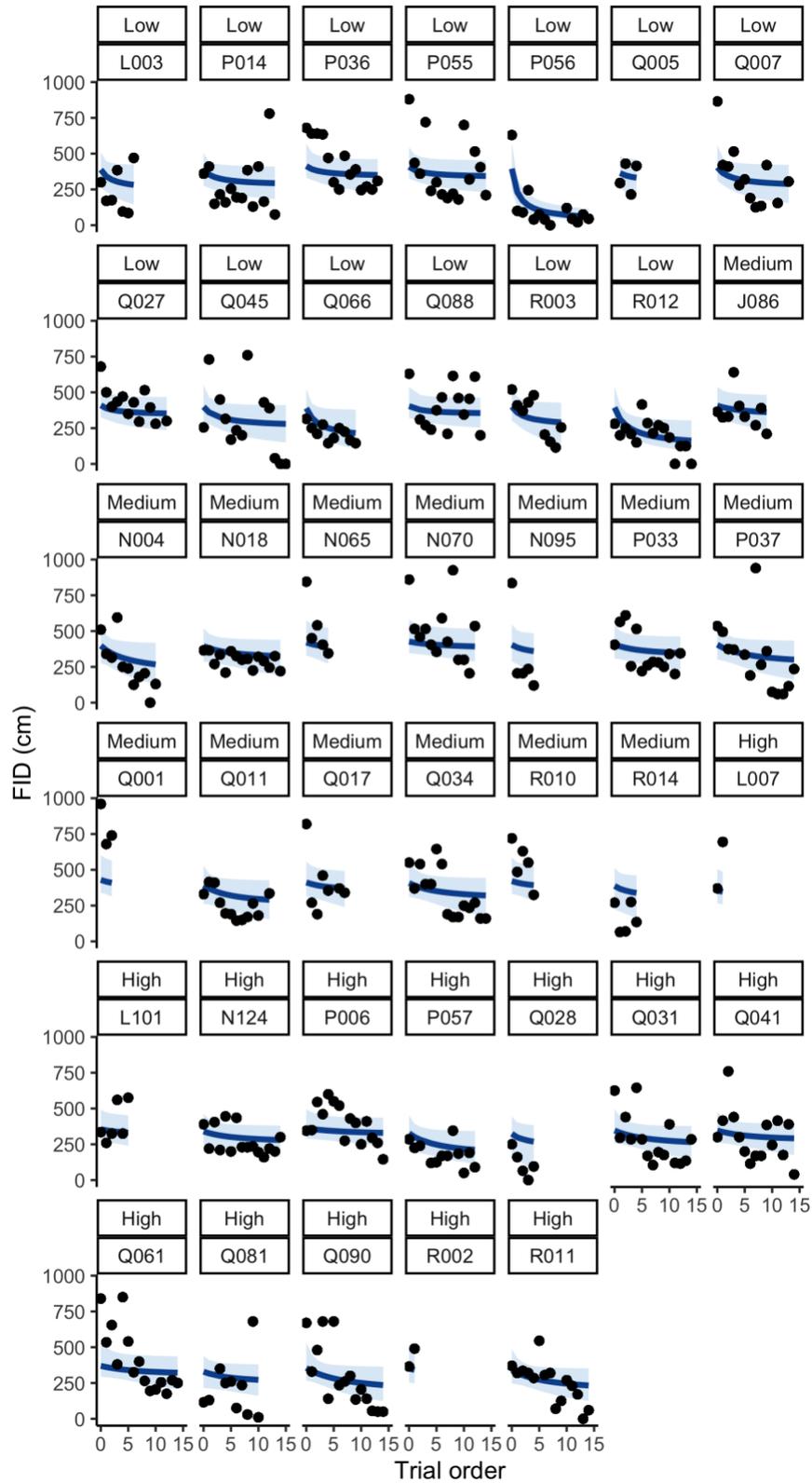


Figure S2. Model predictions (dark blue line) from the posterior with 95% credible intervals (light blue cloud) for each individual. Threat imminence and chipmunk identity are indicated above each curve. Black points are the observed flight-initiation distances.

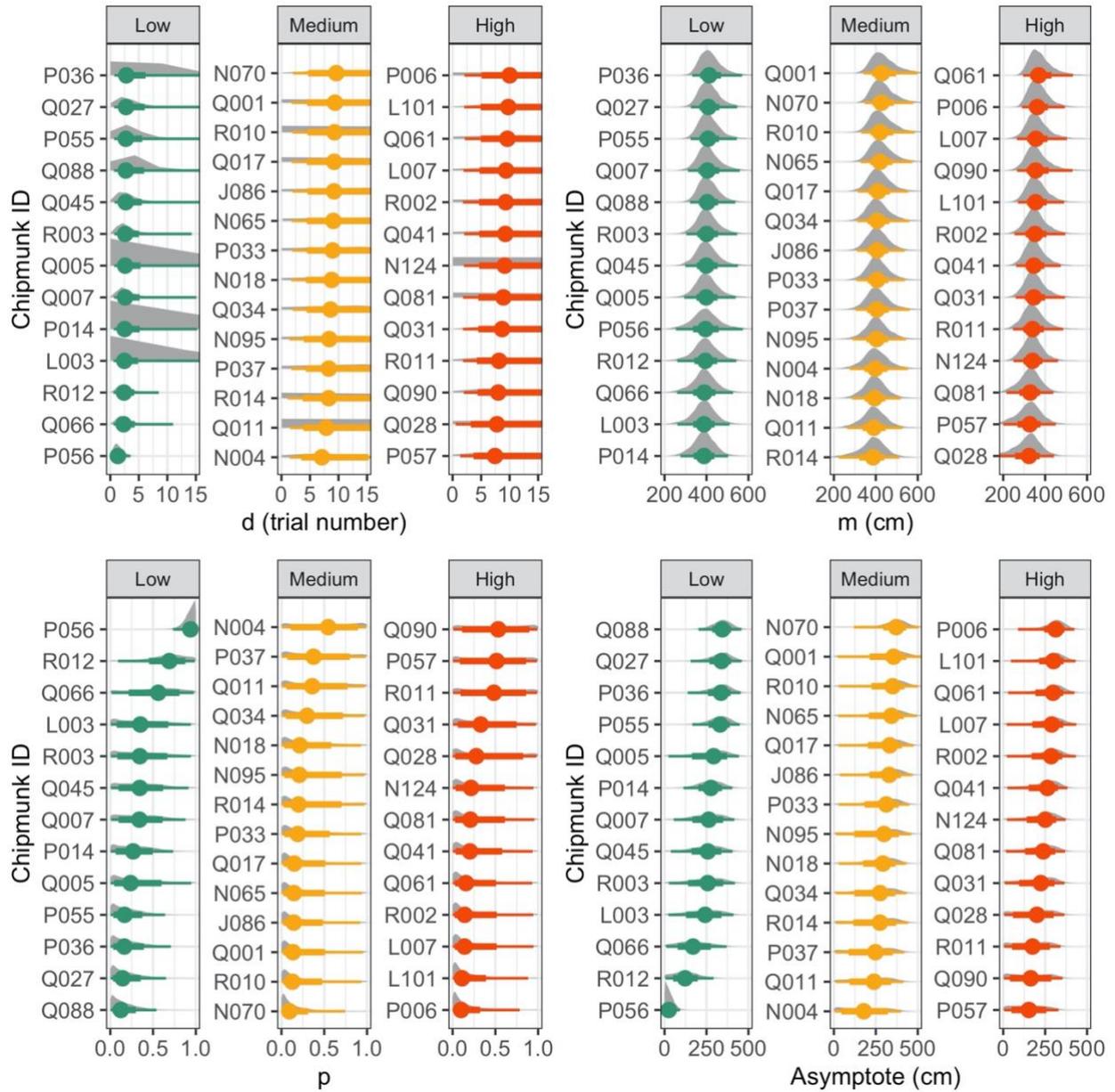


Figure S3. Estimates from the posterior distribution of d (half-saturation constant), m (initial response), p (habituation potential) and asymptotes for each chipmunk ($N = 40$ chipmunks), separated by threat imminence levels (low = green, medium = yellow, high = orange). The median (center point), the 66% quantile interval (bold line), and the 95% quantile interval (thin line) are shown. Posterior densities are in gray.

RÉFÉRENCES

- Allan, A. T. L., A. L. Bailey, and R. A. Hill. 2020. Habituation is not neutral or equal: Individual differences in tolerance suggest an overlooked personality trait. *Science Advances* 6:1–16.
- Ardiel, E. L., A. J. Yu, A. C. Giles, and C. H. Rankin. 2017. Habituation as an adaptive shift in response strategy mediated by neuropeptides. *npj Science of Learning* 2:1–10.
- Balkenius, C. 2000. Attention, habituation and conditioning: toward a computational model. *Cognitive Science Quarterly* 1:171–214.
- Barnett, C. A., T. N. Suzuki, S. K. Sakaluk, and C. F. Thompson. 2015. Mass-based condition measures and their relationship with fitness: In what condition is condition? *Journal of Zoology* 296:1–5.
- Bejder, L., A. Samuels, H. Whitehead, H. Finn, and S. Allen. 2009. Impact assessment research: Use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. *Marine Ecology Progress Series* 395:177–185.
- Bell, A. M., and H. V. S. Peeke. 2012. Individual variation in habituation: Behaviour over time toward different stimuli in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour* 149:1339–1365.
- Bergeron, P., V. Careau, M. M. Humphries, D. Réale, J. R. Speakman, and D. Garant. 2011a. The energetic and oxidative costs of reproduction in a free-ranging rodent. *Functional Ecology* 25:1063–1071.
- Bergeron, P., D. Réale, M. M. Humphries, and D. Garant. 2011b. Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *Journal of Evolutionary Biology* 24:1685–1694.
- Bergeron, P., D. Réale, M. M. Humphries, and D. Garant. 2011c. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. *Ecology* 92:2027–2034.
- Blanch, A., F. Balada, and A. Aluja. 2014. Habituation in acoustic startle reflex: Individual differences in personality. *International Journal of Psychophysiology* 91:232–239.

- Blumstein, D. T. 2016. Habituation and sensitization: New thoughts about old ideas. *Animal Behaviour* 120:255–262.
- Blumstein, D. T., E. Fernández-Juricic, P. A. Zollner, and S. C. Garity. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42:943–953.
- Blumstein, D. T., G. Flores, and N. E. Munoz. 2015. Does locomotor ability influence flight initiation distance in yellow-bellied marmots? *Ethology* 121:434–441.
- Boisseau, R. P., D. Vogel, and A. Dussutour. 2016. Habituation in non-neural organisms: Evidence from slime moulds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20160446.
- Bonenfant, M., and D. L. Kramer. 1996. The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology* 7:299–303.
- Brooks, R. J., and J. B. Falls. 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers. *Canadian Journal of Zoology* 53:879–888.
- Brown, C., C. Gardner, and V. A. Braithwaite. 2005. Differential stress responses in fish from areas of high- and low-predation pressure. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 175:305–312.
- Bryan, J. S., and F. B. Krasne. 1977. Protection from habituation of the crayfish lateral giant fibre escape response. *Journal of Physiology* 271:351–368.
- Bürkner, P.-C. 2017. Brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software* 80:1–28.
- Careau, V., P. O. Montiglio, D. Garant, F. Pelletier, J. R. Speakman, M. M. Humphries, and D. Réale. 2015. Energy expenditure and personality in wild chipmunks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:653–661.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries, and D. Réale. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117:641–653.

- Careau, V., D. W. Thomas, and M. M. Humphries. 2010. Energetic cost of bot fly parasitism in free-ranging eastern chipmunks. *Oecologia* 162:303–312.
- Chambers, J. L., and D. Garant. 2010. Determinants of population genetic structure in eastern chipmunks (*Tamias striatus*): The role of landscape barriers and sex-biased dispersal. *Journal of Heredity* 101:413–422.
- Christoffersen, G. R. J. 1997. Habituation: Events in the history of its characterization and linkage to synaptic depression. A new proposed kinetic criterion for its identification. *Progress in Neurobiology* 53:45–66.
- Clermont, J., D. Réale, M. È. Lindsay, and J. F. Giroux. 2019. Plasticity, state-dependency, and individual consistency in Canada goose nest defense behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73.
- Cooper, Jr., W. E. 1997. Factors affecting risk and cost of escape by the Broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): Predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53:464–474.
- Cooper, Jr., W. E. 2003a. Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. *Ethology* 109:617–626.
- Cooper, Jr., W. E. 2003b. Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: Speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology* 81:979–984.
- Cooper, Jr., W. E., and W. G. Frederick. 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology* 244:59–67.
- Dammhahn, M., M. Landry-Cuerrier, D. Réale, D. Garant, and M. M. Humphries. 2017. Individual variation in energy-saving heterothermy affects survival and reproductive success. *Functional Ecology* 31:866–875.
- Daniel, M. J., L. Koffinas, and K. A. Hughes. 2019. Habituation underpins preference for mates with novel phenotypes in the guppy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286: 20190435.

- Darrow, P. A., and J. A. Shivik. 2009. Bold, shy, and persistent: Variable coyote response to light and sound stimuli. *Applied Animal Behaviour Science* 116:82–87.
- Deecke, V. B., P. J. B. Slater, and J. K. B. Ford. 2002. Selective habituation shapes acoustic predator recognition in harbour seals. *Nature* 420:171–173.
- Dehault, B., M. Nguyen, A. Vadlamudi, and D. T. Blumstein. 2019. Giant clams discriminate threats along a risk gradient and display varying habituation rates to different stimuli. *Ethology* 125:392–398.
- Dill, L. M., and R. Houtman. 1989. The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology* 67:233–235.
- Dingemanse, N. J., I. Barber, J. Wright, and J. E. Brommer. 2012a. Quantitative genetics of behavioural reaction norms: Genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *Journal of Evolutionary Biology* 25:485–496.
- Dingemanse, N. J., K. M. Bouwman, M. van de Pol, T. van Overveld, S. C. Patrick, E. Matthysen, and J. L. Quinn. 2012b. Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 81:116–126.
- Dingemanse, N. J., and N. A. Dochtermann. 2013. Quantifying individual variation in behaviour: Mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology* 82:39–54.
- Dingemanse, N. J., A. J. N. Kazem, D. Réale, and J. Wright. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 25:81–89.
- Dissegna, A., M. Turatto, and C. Chiandetti. 2021. Context-specific habituation: A review. *Animals* 11:1767.
- Dong, S., and D. F. Clayton. 2009. Habituation in songbirds. *Neurobiology of Learning and Memory* 92:183–188.
- Dougherty, L. R., and L. M. Guillette. 2018. Linking personality and cognition: A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373: 20170282.

- Dumont, F., C. Pasquaretta, D. Réale, G. Bogliani, and A. von Hardenberg. 2012. Flight initiation distance and starting distance: Biological effect or mathematical artefact? *Ethology* 118:1051–1062.
- Elias, A., F. Thrower, and K. M. Nichols. 2018. Rainbow trout personality: Individual behavioural variation in juvenile *Oncorhynchus mykiss*. *Behaviour* 155:205–230.
- Ellenberg, U., T. Mattern, and P. J. Seddon. 2009. Habituation potential of yellow-eyed penguins depends on sex, character and previous experience with humans. *Animal Behaviour* 77:289–296.
- Elliott, L. 1978. Social behavior and foraging ecology of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*) in the Adirondack Mountains. *Smithsonian Contributions to Zoology* 265:1–107.
- Ensminger, A. L., and D. F. Westneat. 2012. Individual and Sex Differences in Habituation and Neophobia in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology* 118:1085–1095.
- Falls, J. B., and R. J. Brooks. 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology* 53:1412–1420.
- Fernández-Juricic, E., M. D. Jimenez, and E. Lucas. 2001. Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: Implications for park design. *Environmental Conservation* 28:263–269.
- Finger, J. S., F. Dhellemmes, T. L. Guttridge, R. H. J. M. Kurvers, S. H. Gruber, and J. Krause. 2016. Rate of movement of juvenile lemon sharks in a novel open field, are we measuring activity or reaction to novelty? *Animal Behaviour* 116:75–82.
- Found, R. 2019. Personality influences habituation behaviour in ungulates. *Journal of Ethology* 37:47–58.
- Frid, A., and L. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6:11.
- Gagliano, M., C. I. Abramson, and M. Depczynski. 2018. Plants learn and remember: Lets get used to it. *Oecologia* 186:29–31.

- Gagliano, M., M. Renton, M. Depczynski, and S. Mancuso. 2014. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia* 175:63–72.
- Geffroy, B., D. S. M. Samia, E. Bessa, and D. T. Blumstein. 2015. How nature-based tourism might increase prey vulnerability to predators. *Trends in Ecology and Evolution* 30:755–765.
- Gelman, A., and D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science* 7:457–511.
- Gharnit, E., P. Bergeron, D. Garant, and D. Réale. 2020. Exploration profiles drive activity patterns and temporal niche specialization in a wild rodent. *Behavioral Ecology* 31:772–783.
- Griffin, A. S., L. M. Guillette, and S. D. Healy. 2015. Cognition and personality: An analysis of an emerging field. *Trends in Ecology and Evolution* 30:207–214.
- Groves, P. M., and R. F. Thompson. 1970. Habituation: A dual-process theory. *Psychological Review* 77:419–450.
- Harris, J. D. 1943. Habitatory response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin* 40:385–422.
- Hemmi, J. M., and T. Merkle. 2009. High stimulus specificity characterizes anti-predator habituation under natural conditions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:4381–4388.
- Herczeg, G., T. J. Urszán, S. Orf, G. Nagy, A. Kotrschal, and N. Kolm. 2019. Brain size predicts behavioural plasticity in guppies (*Poecilia reticulata*): An experiment. *Journal of Evolutionary Biology* 32:218–226.
- Hughes, R. N. 1990. Sex-dependent habituation to novelty in rats. *Current Psychology* 9:277–284.
- Humphrey, G. 1933. *The nature of learning in its relation to the living system*. Harcourt, Brace, New York.
- Humphries, M. M., D. W. Thomas, C. L. Hall, J. R. Speakman, and D. L. Kramer. 2002. The energetics of autumn mast hoarding in eastern chipmunks. *Oecologia* 133:30–37.

- Humphries, M. M., D. W. Thomas, and D. L. Kramer. 2001. Torpor and digestion in food-storing hibernators. *Physiological and Biochemical Zoology* 74:283–292.
- Kasereka, B., J.-B. B. Muhigwa, C. Shalukoma, and J. M. Kahekwa. 2006. Vulnerability of habituated Grauer’s gorilla to poaching in the Kahuzi-Biega National Park, DRC. *African Study Monographs* 27:15–26.
- Kassambara, A. 2020. ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. R package version 0.4.0.
- Kay, M. 2022. tidybayes: Tidy data and geoms for bayesian models. doi:10.5281/zenodo.1308151
- Kramer, D. L., and D. M. Weary. 1991. Exploration versus exploitation: A field study of time allocation to environmental tracking by foraging chipmunks. *Animal Behaviour* 41:443–449.
- Kruse, A. A., R. Stripling, and D. F. Clayton. 2004. Context-specific habituation of the zenk gene response to song in adult zebra finches. *Neurobiology of Learning and Memory* 82:99–108.
- Kruuk, L. E. B. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the “animal model.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:873–890.
- LaRowe, S. D., C. J. Patrick, J. J. Curtin, and J. P. Kline. 2006. Personality correlates of startle habituation. *Biological Psychology* 72:257–264.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640.
- Marneweck, C. J., O. Louis Van Schalkwyk, D. G. Marneweck, G. Beverley, H. T. Davies-Mostert, and D. M. Parker. 2021. Reproductive state influences the degree of risk tolerance for a seasonally breeding mesopredator. *Behavioral Ecology* 32:717–727.
- Martin, J. G. A., D. H. Nussey, A. J. Wilson, and D. Réale. 2011. Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: A power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution* 2:362–374.

- Martin, J. G. A., and D. Réale. 2008. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 75:309–318.
- Moldoff, D. E., and D. F. Westneat. 2017. Foraging sparrows exhibit individual differences but not a syndrome when responding to multiple kinds of novelty. *Behavioral Ecology* 28:732–743.
- Møller, A. P., P. Tryjanowski, M. Díaz, Z. Kwieciński, P. Indykiewicz, C. Mitrus, A. Gołowski, and M. Polakowski. 2015. Urban habitats and feeders both contribute to flight initiation distance reduction in birds. *Behavioral Ecology* 26:861–865.
- Montiglio, P.-O., D. Garant, P. Bergeron, G. Dubuc Messier, and D. Réale. 2014. Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Journal of Animal Ecology* 83:720–728.
- Montiglio, P. O., M. Dammhahn, G. Dubuc Messier, and D. Réale. 2018. The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:116.
- Montiglio, P. O., D. Garant, F. Pelletier, and D. Réale. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour* 84:1071–1079.
- Nathoo, R., D. Garant, D. Réale, and P. Bergeron. 2022. The feast and the famine: Spring body mass variations and life-history traits in a pulse resource ecosystem. *The American Naturalist* 200:598-606.
- Nisbet, I. C. T. 2000. Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds* 23:312–332.
- Nussey, D. H., E. Postma, P. Gienapp, and M. E. Visser. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310:304–306.
- Nussey, D. H., A. J. Wilson, and J. E. Brommer. 2007. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20:831–844.

- Patterson, T. L., and L. Petrinovich. 1979. Field studies of habituation: II. Effect of massed stimulus presentation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 93:351–359.
- Perkovic, K., and C. Mettke-Hofmann. 2018. Colour polymorphic Gouldian finches avoid complex backgrounds but prefer simple camouflage colours over white backgrounds. *Applied Animal Behaviour Science* 206:102–108.
- Petrinovich, L., and T. L. Patterson. 1979. Field studies of habituation: I. Effect of reproductive condition, number of trials, and different delay intervals on responses of the white-crowned sparrow. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 93:337–350.
- Petrinovich, L., and T. L. Patterson. 1980. Field studies of habituation: III. Playback contingent on the response of the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour* 28:742–751.
- Petrinovich, L., and T. L. Patterson. 1981. Field studies of habituation: IV. Sensitization as a function of the distribution and novelty of song playback to white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 95:805–812.
- Petrinovich, L., and T. L. Patterson. 1982. Field studies of habituation: V. Evidence for a two-factor, dual-process system. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 96:284–296.
- Polverino, G., F. Santostefano, C. Díaz-Gil, and T. Mehner. 2018. Ecological conditions drive pace-of-life syndromes by shaping relationships between life history, physiology and behaviour in two populations of Eastern mosquitofish. *Scientific Reports* 8:1–10.
- Prados, J., C. T. L. Fisher, M. M. Moreno-Fernández, T. Tazumi, and G. P. Urcelay. 2020. Short-and long-term habituation of photonegative and exploratory responses in the flatworm planaria (*Dugesia*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition* 46:354–365.
- R Core Team. 2022. *R : A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.
- Raderschall, C. A., R. D. Magrath, and J. M. Hemmi. 2011. Habituation under natural conditions: Model predators are distinguished by approach direction. *Journal of Experimental Biology* 214:4209–4216.

- Rankin, C. H., T. Abrams, R. J. Barry, S. Bhatnagar, D. F. Clayton, J. Colombo, G. Coppola, M. A. Geyer, D. L. Glanzman, S. Marsland, F. K. McSweeney, D. A. Wilson, C. F. Wu, and R. F. Thompson. 2009. Habituation revisited: An updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory* 92:135–138.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P. O. Montiglio. 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* 365:4051–4063.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291–318.
- Riedel, G. 1998. Long-term habituation to spatial novelty in blind cave fish (*Astyanax hubbsi*): Role of the telencephalon and its subregions. *Learning and Memory* 4:451–461.
- Rivera-Gutierrez, H. F., T. Martens, R. Pinxten, and M. Eens. 2017. Learning speed is affected by personality and reproductive investment in a songbird. *PLoS ONE* 12:9–11.
- Le Robert. 2022. Habitude. <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/habitude>.
- Rodríguez-Prieto, I., J. Martín, and E. Fernández-Juricic. 2011. Individual variation in behavioural plasticity: Direct and indirect effects of boldness, exploration and sociability on habituation to predators in lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:266–273.
- Rojas-Ferrer, I., M. J. Thompson, and J. Morand-Ferron. 2020. Is exploration a metric for information gathering? Attraction to novelty and plasticity in black-capped chickadees. *Ethology* 126:383–392.
- Rose, J. K., and C. H. Rankin. 2001. Analyses of habituation in *Caenorhabditis elegans*. *Learning and Memory* 8:63–69.
- RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated development environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>.
- Runyan, A. M., and D. T. Blumstein. 2004. Do individual differences influence flight initiation distance? *Journal of Wildlife Management* 68:1124–1129.

- Rupia, E. J., S. A. Binning, D. G. Roche, and W. Lu. 2016. Fight-flight or freeze-hide? Personality and metabolic phenotype mediate physiological defence responses in flatfish. *Journal of Animal Ecology* 85:927–937.
- Santostefano, F., H. Allegue, D. Garant, P. Bergeron, and D. Réale. 2021. Indirect genetic and environmental effects on behaviors, morphology, and life-history traits in a wild eastern chipmunk population. *Evolution* 75:1492–1512.
- Santostefano, F., D. Garant, P. Bergeron, P. O. Montiglio, and D. Réale. 2019. Social selection acts on behavior and body mass but does not contribute to the total selection differential in eastern chipmunks. *Evolution* 74:89–102.
- Scheiner, S. M. 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 15:889–898.
- Schlichting, C. D., and M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic evolution: A reaction norm perspective*. Sinauer.
- Shettleworth, S. J. 2010. Recognition learning. Pages 136–166 *Cognition, evolution, and behavior* (second edition). Oxford Uni. New York.
- Sih, A., A. M. Bell, and R. E. Ziemba. 2004. Behavioral Syndromes: An Integrative Overview 79:241–277.
- Sneddon, L. U. 2003. The bold and the shy: Individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology* 62:971–975.
- St-Hilaire, É., D. Réale, and D. Garant. 2017. Determinants, selection and heritability of docility in wild eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71.
- Stankowich, T., and D. T. Blumstein. 2005. Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:2627–2634.
- Stone, G. S., and A. Yoshinaga. 2000. Hector's Dolphin *Cephalorhynchus hectori* calf mortalities may indicate new risks from boat traffic and habituation. *Pacific Conservation Biology* 6:162–170.

- Thompson, R. F. 2009. Habituation: A history. *Neurobiology of Learning and Memory* 92:127–134.
- Thompson, R. F., and W. A. Spencer. 1966. Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review* 73:16–43.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410–433.
- Tissier, M. L., D. Réale, D. Garant, and P. Bergeron. 2020. Consumption of red maple in anticipation of beech mast-seeding drives reproduction in eastern chipmunks. *Journal of Animal Ecology* 89:1190–1201.
- Tomsic, D., V. Massoni, and H. Maldonado. 1993. Habituation to a danger stimulus in two semiterrestrial crabs: Ontogenic, ecological and opioid modulation correlates. *Journal of Comparative Physiology A* 173:621–633.
- Uchida, K., and D. T. Blumstein. 2021. Habituation or sensitization? Long-term responses of yellow-bellied marmots to human disturbance. *Behavioral Ecology* 32:668–678.
- Uribe-Bahamonde, Y. E., O. E. Jorquera, and E. H. Vogel. 2021. The sometimes context-specific habituation: Theoretical challenges to associative accounts. *Animals* 11:1–17.
- Verbeek, M. E. M., P. J. Drent, and P. R. Wiepkema. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48:1113–1121.
- De Vos, M., W. Y. Cheng, H. E. Summers, R. A. Raguso, and G. Jander. 2010. Alarm pheromone habituation in *Myzus persicae* has fitness consequences and causes extensive gene expression changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:14673–14678.
- Wagner, A. R. 1976. Priming in STM: An information-processing mechanism for self-generated or retrieval-generated depression in performance. Pages 95–128 in T. J. Tighe and R. N. Leaton, editors. *Habituation: Perspectives from child development, animal behavior, and neurophysiology*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Wagner, A. R. 1978. Expectancies and the priming of STM. Pages 177–209 in S. H. Hulse, K. H. Honig, and H. Fowler, editors. *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Wagner, A. R. 1979. Habituation and memory. Pages 53–82 in A. Dickinson and R. A. Boakes, editors. *Mechanisms of learning and motivation: A memorial volume for Jerzy Konorski*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Westneat, D. F., J. Wright, and N. J. Dingemanse. 2015. The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biological Reviews* 90:729–743.
- Whittaker, D., and R. L. Knight. 1998. Understanding wildlife responses to humans. *Wildlife Society Bulletin* 26:312–317.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H. 2020. *modelr: Modelling functions that work with the pipe*. R package version 0.1.8.
- Wickham, H., M. Averick, J. Bryan, W. Chang, L. D. McGowan, R. François, G. Grolemund, A. Hayes, L. Henry, J. Hester, M. Kuhn, T. L. Pedersen, E. Miller, S. M. Bache, K. Müller, J. Ooms, D. Robinson, D. P. Seidel, V. Spinu, K. Takahashi, D. Vaughan, C. Wilke, K. Woo, H. Yutani. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software* 4:1686.
- Wilke, C. 2020. *cowplot: Streamlined plot theme and plot annotations for 'ggplot2'*. R package version 1.1.1.
- Williams, D. M., P.-T. Nguyen, K. Chan, M. Krohn, and D. T. Blumstein. 2020. High human disturbance decreases individual variability in skink escape behavior. *Current Zoology* 66:63–70.
- Wilson, A. J., D. Réale, M. N. Clements, M. M. Morrissey, E. Postma, C. A. Walling, L. E. B. Kruuk, and D. H. Nussey. 2010. An ecologist's guide to the animal model. *Journal of Animal Ecology* 79:13–26.
- Wolf, M., G. S. Van Doorn, O. Leimar, and F. J. Weissing. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581–584.
- Woodford, M. H., T. M. Butynski, and W. B. Karesh. 2002. Habituating the great apes: The disease risks. *Oryx* 36:153–160.

Wright, J., T. R. Haaland, N. J. Dingemans, and D. F. Westneat. 2022. A reaction norm framework for the evolution of learning : How cumulative experience shapes phenotypic plasticity. *Biological Reviews* 97:1999–2021.

Ydenberg, R. C., and L. M. Dill. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16:229–249.