

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PERSONNALITÉ ET RÉPONSE INDIVIDUELLE DES MACAQUES À  
QUEUE DE LION (*Macaca silenus*) AUX VARIATIONS DE VISITEURS  
DANS TROIS ZOOS D'AMÉRIQUE DU NORD

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
JÉROME GUAY

NOVEMBRE 2009

# 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.01-2006). 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.»

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire présente l'aboutissement d'un projet de recherche dont l'objectif était d'étudier les différences individuelles de comportement dans un contexte de captivité en appliquant une approche par norme de réaction. L'étude est présentée en détails sous forme d'un article intitulé « Testing for individual plasticity of the behavioural response to zoo visitors in the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) ». Les auteurs sont Jérôme Guay et Denis Réale. L'élaboration du protocole expérimental, la préparation du travail de terrain, la cueillette de données, les analyses statistiques ainsi que la rédaction ont été effectués par JG, sous la supervision de DR. Le projet a été rendu possible grâce à la participation du Zoo de Toronto, du Jardin Zoologique du Parc Assiniboine de Winnipeg, du Zoo de San Diego et avec l'aide du support financier de DR et du Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies. Dans un effort pour éviter les répétitions sans toutefois nuire à la compréhension du texte, la notion de plasticité comportementale sera développée dans l'article sans être élaboré dans l'introduction générale. Les références citées sont présentées à la toute fin du texte.

Parmi les nombreuses personnes qui m'ont aidé à mener à bien ce mémoire, je tiens à remercier chaleureusement mon directeur Denis Réale pour son support financier, mais surtout pour avoir été compréhensif, ouvert à mon projet et judicieux dans ses conseils. Je tiens bien sûr à souligner ma reconnaissance envers le personnel des trois zoos qui ont participé au projet. Du zoo de San Diego, merci à Fred Bercovitch, Greg Vicino, Farshid Mehrdadfar et Michele Stancer. Du Zoo de Toronto, merci à Bill Rapley et Maria Franke, avec une attention spéciale à Suzanne MacDonald pour ses délicieux biscuits au chocolat. Également, un merci tout particulier à Robert Wrigley du Zoo de Winnipeg sans qui mon séjour n'aurait été si appréciable. Merci à tous les gardiens qui ont accepté d'offrir leur temps précieux pour participer au projet au meilleur de leur compétence. Je m'en voudrais d'oublier mes collègues de labo pour leurs commentaires ainsi que Bertrand Charry, assistant de terrain, pour son agréable compagnie et son travail acharné.

Merci à ma conjointe Anne-Sophie pour m'avoir supporté, et le mot est faible, tout au long de ma maîtrise. Ses encouragements, sa tolérance et son écoute m'ont permis de vivre des expériences parmi les plus marquantes de ma vie. En terminant, merci à ma fille

Joséphine qui m'a fourni la motivation nécessaire au parachèvement de ce mémoire, et aux yeux de laquelle les difficultés que j'ai eu à traverser cette maîtrise paraîtraient futiles et égoïstes au côté des épreuves qui lui sont imposées depuis sa naissance. Merci, Joséphine, d'extraire malgré toi le meilleur de tous ceux qui t'entourent.

Finalement, merci les macaques... parfois ingrats et vicieux, mais toujours incroyablement fascinants

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	v
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ GÉNÉRAL .....	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Zoos, captivité et conservation .....	1
1.2 Effet des visiteurs sur le comportement et la biologie des animaux de zoo .....	2
1.2.1 Primates.....	3
1.2.3 Autres espèces .....	4
1.2.4 Visiteurs et mesures de stress.....	5
1.2.5 L'effet des visiteurs - Conclusion .....	6
1.3 Personnalité animale.....	7
1.3.1 Manifestations physiologiques de la personnalité chez les primates .....	8
1.3.2 Mesures comportementales de personnalité chez les primates .....	9
1.4 Objectifs.....	12
1.5 Espèce modèle : Le macaque à queue de lion ( <i>Macaca silenus</i> ) .....	13
CHAPITRE I	
TESTING FOR INDIVIDUAL PLASTICITY OF THE BEHAVIOURAL RESPONSE TO ZOO VISITORS IN THE LION-TAILED MACAQUE ( <i>Macaca silenus</i> ).....	17
ABSTRACT.....	17
1.1 INTRODUCTION.....	18
1.2 MATERIALS AND METHODS.....	22
1.2.1 Study sites and subjects .....	22
1.2.2 Behavioural observation protocol.....	22
1.2.3 Environmental variables .....	24
1.2.4 Statistical analysis.....	24
1.3 RESULTS.....	29
1.4 DISCUSSION .....	35
1.4.1 Overall behavioural response to visitor attendance .....	35
1.4.2 Individual consistency and behavioural response to zoo visitors .....	38
1.4.3 Observational methods and the study of personality .....	40

1.5 CONCLUSION .....	42
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	43
APPENDICE A BEHAVIOURAL OBSERVATION GRID .....	51
APPENDICE B EVALUATION OF SOCIAL RANK AND CORRELATION TO PERSONALITY TRAITS .....	55
RÉFÉRENCES .....	57

## LISTE DES FIGURES

Figures	Page
I.1 Macaque à queue de lion ( <i>Macaca silenus</i> ) mâle .....	13
I.2 Aire de répartition actuelle du macaque à queue de lion .....	14
1.1 Hypothetical plastic response of a population of three individuals to an environmental variation.....	21
1.2 Effect of number of visitors and age on activity scores (PC1) in captive lion-tailed macaques. ....	30
1.3 Tension (PC2) scores according to age for both sexes separately.....	31
1.4 Effect of number of visitors and temperature on the tension scores (PC2) in captive lion-tailed macaques.....	31
1.5 Sociability scores (PC3) as a function of temperature in captive lion-tailed macaques .....	32
1.6 Effect of age and number of visitors on sociability scores (PC3) in captive lion-tailed macaques.....	32
1.7 Effect of temperature and number of visitors on aggressiveness scores (PC5) in captive lion-tailed macaques .....	33

## LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
1.1 Observed lion-tailed macaques.....	23
1.2 Behaviour items selected for the PCA. The items reached the inter-rater agreement criterion (Cohen's Kappa > 0.85) and were recorded more than one hundred times during the study .....	25
1.3 Summary and loadings of the components retained from the PCA performed on the behavioural observations of 24 lion-tailed macaques housed in 3 North-American zoos.....	27
1.4 Estimates of significant fixed effects in the final linear mixed models of the five behavioural principal components extracted from the PCA, for 21 lion-tailed macaques on display in three North-American zoos, with animals' ID nested within Zoos' ID as random effects.....	29
1.5 Explanatory power and significance of random effects in the final linear mixed models of the five behavioural components of lion-tailed macaques in three North-American zoos .....	34
B.1 Pearson's product-moment correlation between dominance rank and individual BLUPs of four behavioural components in lion-tailed macaques of three North-American zoo.....	56



## RÉSUMÉ GÉNÉRAL

La présence chronique de visiteurs dans les zoos est susceptible d'entraîner chez les animaux différentes modifications comportementales et physiologiques nuisibles aux efforts de conservation. L'étude de ces modifications ne s'est concentrée que sur la réaction globale des groupes. L'influence des différences individuelles dans la réaction des animaux aux visiteurs a jusqu'à maintenant été négligée. En plus de la variabilité comportementale attribuable au sexe et à l'âge, les individus peuvent se distinguer selon leurs différences comportementales constantes à travers le temps et les situations (personnalité) et/ou selon leurs patrons de réponse aux changements environnementaux (plasticité comportementale). Toutefois, les approches subjectives communément employées dans l'étude de la variation interindividuelle de comportement chez les primates ne permettent pas d'évaluer la plasticité comportementale dans un contexte environnemental variable. Le premier objectif de ce mémoire est de proposer une approche par normes de réaction pour mesurer la constance des différences individuelles de comportement chez le macaque à queue de lion (*Macaca silenus*) et comparer leur réponse aux variations de quantité de visiteurs dans les zoos. Le second objectif vise à déterminer l'impact du public sur la réaction globale des animaux et à distinguer si celui-ci est modulé par le sexe et l'âge. Des observations comportementales ont été amassées dans trois zoos d'Amérique du Nord. Une analyse en composante principale a permis de regrouper les comportements en cinq traits (activité, tension, sociabilité, réactivité et agressivité). La constance des différences comportementales entre individus et le degré de variation interindividuelle de réponse aux visiteurs ont été évalués sur chacun des traits à l'aide de modèles linéaires mixtes incluant d'une part les individus et les zoos comme effets aléatoires, et d'autre part le sexe, l'âge et la température comme effets fixes. Une augmentation de visiteurs a entraîné une hausse de sociabilité et une baisse d'activité chez les jeunes macaques, mais l'inverse a été observé chez les macaques plus âgés. À basse température, une forte présence de visiteur a accru la tension, mais a provoqué une diminution de l'agressivité. Des variations individuelles stables ont été observées pour les traits d'activité, de tension, de sociabilité et d'agressivité. Par contre, les macaques n'ont montré aucune différence individuelle de plasticité comportementale en réponse aux visiteurs. Les résultats appuient un effet stressant du public, sans pouvoir le confirmer clairement. Néanmoins, ils suggèrent que l'âge et la température devraient être considérés dans l'étude de l'impact du public sur les primates et que les enclos devraient être conçus en fonction des besoins relatifs à l'âge des animaux. Notre étude a permis d'identifier une variation individuelle significative sur plusieurs traits comportementaux qui pourraient potentiellement être soumis à des pressions de sélection spécifiques aux conditions de captivité. L'approche par norme de réaction utilisée présente plusieurs avantages sur l'approche subjective et constitue une méthode efficace d'étude des variations comportementales individuelles dans une perspective évolutive et écologique.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### I.1 Zoos, captivité et conservation

Au moins 21% des espèces connues de mammifères sont actuellement menacées de disparition selon l'*International Union for Conservation of Nature* (IUCN, 2008). En 1994, les zoos à travers le monde détenaient des individus appartenant à 32% de ces espèces (Magin *et al.*, 1994). Chez les primates seuls, le tiers des espèces sont classifiées en danger d'extinction (Melfi, 2005) et les zoos conservaient en 1994 la moitié d'entre elles (Magin *et al.*, 1994). Au cours des années 80, devant la croissance du nombre de menaces d'extinction et d'espèces ne survivant qu'en captivité, les zoos européens et nord-américains ont développé une conscience accrue de leur contribution potentielle aux efforts de conservation (Wemmer, Derrickson and Collins, 1996). En parallèle aux programmes d'amélioration des habitats et aux projets éducatifs sur la conservation des espèces animales, les zoos ont accru leur participation à la recherche scientifique fondamentale et appliquée dans des domaines variés de la biologie animale : comportement, physiologie, génétique, développement, parasitologie, nutrition, santé et bien-être (Melfi, 2007; Wielebnowski, 1998). D'importantes associations d'institutions zoologiques (e.g. AZA, EAZA, IUDZG, etc.<sup>1</sup>) ont également établi des programmes de reproduction en captivité ayant pour objectif le maintien des populations captives et le rétablissement de populations viables dans la nature (Wheater, 1995; Wielebnowski, 1998). Néanmoins, plusieurs effets de la captivité peuvent constituer un problème pour le succès des projets de conservation (Carlstead, 1996; Frankham, 2008). Une bonne compréhension de l'influence des variables environnementales associées aux conditions de captivité en zoo s'avère donc nécessaire pour éviter qu'elles affectent le comportement et la reproduction des animaux et nuisent aux efforts de conservation. (Hosey, 2005; Melfi, 2005)

Certains environnements et procédures de gestion peuvent influencer le comportement des animaux de zoo de différentes façons et induire un stress lié aux conditions de

---

<sup>1</sup> AZA : American Zoo and Aquarium Association; EAZA : European Association of Zoos and Aquariums; IUDZG : International Union of Directors of Zoological Gardens

captivité. La réponse physiologique qui découle du stress (i.e. sécrétion de catécholamines, de glucocorticoïdes et d'hormones hypophysaires) est susceptible d'atténuer à la fois les fonctions reproductives et immunitaires (Boonstra, 2005; Honess and Marin, 2006) et ultimement, l'aptitude d'une population à subsister en captivité (Carlstead, 1996). Au plan comportemental, plusieurs d'études se sont concentrées sur les variations d'indices de bien-être, de recherche de stimulation et de budget d'activité en fonction de la taille et de la complexité des enclos. Il est généralement admis que de grands enclos dotés d'une complexité environnementale élevée réduisent la fréquence des indicateurs de stress (ex. : stéréotypies, automutilations), favorisent l'expression de répertoires comportementaux davantage conformes à ceux observés en milieu naturel et facilitent la tolérance aux modifications de l'habitat (Carlstead, 1996; Hosey, 2005). La proximité de prédateurs, les techniques d'approvisionnement de nourriture et les changements fréquents de composition des groupes sont d'autres exemples de facteurs associés aux procédures de gestion pouvant produire différents effets (voir Carlstead, 1996; Honess and Marin, 2006; Hosey, 2005; Wielebnowski, 1998; Wielebnowski *et al.*, 2002). Par ailleurs, les zoos sont caractérisés par une autre condition environnementale, unique et *sine qua none*, aussi connue pour modifier le budget comportemental des animaux : la présence chronique et fluctuante d'humains non familiers.

## 1.2 Effet des visiteurs sur le comportement et la biologie des animaux de zoo

Chaque année, les zoos nord-américains accueillent plus de 100 millions de visiteurs (600 millions à travers le monde), une source de revenu dont ils dépendent presque exclusivement (Wemmer, Derrickson and Collins, 1996; Wheeler, 1995). Par conséquent, le public est essentiel à la survie des zoos et au financement de leurs efforts de conservation (Hosey, 2000). Cependant, la présence chronique de visiteurs pourrait créer une importante source de stress et affecter négativement le bien-être des animaux et le succès des programmes de conservation (Blaney and Wells, 2004; Hosey, 2005). L'impact des visiteurs sur les animaux captifs a donc fait l'objet d'un intérêt scientifique croissant depuis les deux dernières décennies. L'objectif principal des recherches est d'identifier les modifications comportementales et physiologiques associées aux variations de public. Trois types de prédictions sont possibles quant à l'effet des visiteurs : 1- le public représente une source de stress pour les animaux (impact négatif) ;

2- le public enrichit l'habitat des animaux en augmentant la complexité environnementale (impact positif) ; 3-les visiteurs n'ont pas d'effet, ou les animaux sont habitués à leur présence. Il n'existe toujours pas de consensus clair sur l'effet des visiteurs, mais la majorité des études rapportent des modifications comportementales associées à la présence de public. Chez les primates, les résultats tendent à supporter l'hypothèse d'un impact négatif (Hosey, 2005).

### 1.2.1 Primates

Une relation positive entre la quantité de visiteurs et le niveau d'agression intragroupe a été démontrée chez plusieurs espèces : le tamarin à crête blanche (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Glaston *et al.*, 1984), le macaque à queue de lion (Mallapur, Sinha and Waran, 2005) et le gorille des plaines (*Gorilla gorilla gorilla*) (Wells, 2005). Chez le gorille des plaines, Blaney et Wells (2004) ont montré qu'empêcher partiellement les animaux de percevoir le public à l'aide d'un filet de camouflage diminuait significativement le niveau d'agressivité à l'intérieur du groupe. Des résultats comparables ont été rapportés par d'autres auteurs chez trois espèces : le tamarin à crête blanche, le cercopithèque diane (*Cercopithecus diana*) et le lémur catta (*Lemur catta*) : lorsqu'on demandait aux visiteurs de s'accroupir devant l'enclos de manière à ce que seules leurs têtes soient visibles par les animaux, la fréquence d'agression intragroupe était plus faible que lorsque le public se tenait debout (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988).

Les comportements agressifs peuvent également être dirigés envers les visiteurs. Dans une série d'études sur trois groupes de mangabeys (*Cercocebus galeritus chrysogaster*) du zoo de Chester, Mitchell *et al.* (1992a; 1991b) ont noté que la fréquence d'expression de menaces adressées aux visiteurs était plus importante qu'envers toute autre cible, incluant les autres membres du groupe, les primates des enclos voisins, les gardiens et les observateurs. Quand les animaux étaient relocalisés dans des enclos plus achalandés, la fréquence d'agression envers les conspécifiques et les visiteurs augmentait. Les mangabeys étaient par ailleurs en mesure de discriminer différentes catégories de visiteurs : les mâles tendaient à menacer davantage les hommes, alors que les femelles dirigeait plus de menaces envers les femmes (Mitchell *et al.*, 1992a). La fréquence des

menaces augmentait en fonction du nombre de visiteurs devant l'enclos (Mitchell *et al.*, 1991a), une relation également démontrée chez le mandrill (*Mandrillus sphinx*) (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988). Les auteurs concluent que les primates pourraient percevoir les visiteurs comme des intrus potentiels.

L'influence des visiteurs sur l'activité locomotrice des primates est probablement l'effet le plus régulièrement rapporté. Un public abondant et actif tend à accroître le niveau d'activité et l'effet est généralement plus important si les visiteurs cherchent à attirer l'attention des animaux (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Hosey and Druck, 1987; Mitchell *et al.*, 1992b; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005). Dans une étude classique effectuée sur 15 espèces de primate, Chamove *et al.* (1988) ont démontré que les singes, particulièrement les petites espèces arboricoles, se montraient plus actifs et consacraient moins de temps aux activités de repos durant les jours d'achalandage élevé. Le même type de résultats a été mis en évidence dans d'autres études, notamment sur le gibbons à mains blanches (*Hylobates lar*) (Cooke and Schillaci, 2007) et le gorille des plaines (Hosey and Druck, 1987; Wells, 2005). Ces résultats ont mené certains auteurs à affirmer que le public excite les primates et limite la portion du budget comportemental attribuée aux activités de relaxation (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Wells, 2005).

Une diminution de fréquence de comportements sociaux affiliatifs (ex. : épouillage mutuel et contact physique affiliatif) a été associée à une augmentation du nombre de visiteurs chez le tamarin à crête blanche (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Glaston *et al.*, 1984), le cercopithèque diane (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Todd, Macdonald and Coleman, 2007), le mangabey à ventre doré (Mitchell *et al.*, 1991a), le chimpanzé (*Pan troglodytes*) (Wood, 1998) et le gorille des plaines (Wells, 2005). Des baisses d'expression d'autres comportements sociaux comme le jeu (Mitchell *et al.*, 1991a; Wood, 1998) et les comportements sexuels ont également été rapportées (Mallapur, Sinha and Waran, 2005; Mitchell *et al.*, 1991a).

### 1.2.3 Autres espèces

Les quelques études effectuées sur des espèces appartenant à d'autres ordres montrent des résultats différents. Chez six espèces de Carnivores (*Panthera leo*, *Panthera pardus*

*orientalis*, *Panthera tigris altaica*, *Panthera unica*, *Neophelis nebulosa*, *Felis viverrinus*), Margulis *et al.* (2003) n'ont montré aucun impact des visiteurs sur le niveau d'activité des animaux, un résultats déjà mis en évidence chez le guépard (*Acinonyx jubatus*) (O'Donovan *et al.*, 1992). La seule étude montrant des modifications comportementales chez un félin (*Panthera pardus*) provient de Mallapur et Chellam (2002). Les auteurs ont noté une baisse significative d'activité ainsi qu'un accroissement du temps de repos durant les journées d'exposition au public. Ils ont interprété ces changements comme une tentative des léopards d'éviter le contact avec les humains. Chez les Ongulés, l'augmentation de fréquence de réponse d'alerte observée chez la gazelle de Soemmerring (*Gazella soemmerringii*) et le cerf du père David (*Elaphurus davidianus*) suggère un état de vigilance accru induit par la présence de visiteurs (Li *et al.*, 2007; Mansour, Zakaria and Fraser, 2000). Finalement, une étude sur les moutons et les chèvres de fermes accessibles au public a montré que les comportements agressifs et de fuites étaient plus fréquents en condition de densité élevée de visiteurs (Anderson *et al.*, 2002). Les auteurs suggèrent que cette réaction permet aux animaux de rétablir et maintenir une distance critique avec les humains.

#### 1.2.4 Visiteurs et mesures de stress

Bien que le public soit souvent cité à titre d'élément perturbant de l'environnement des animaux de zoo (Hosey, 2000), peu d'études ont mesuré des indicateurs précis de stress comme la présence de comportements atypiques spécifiques à l'espèce ou le niveau de sécrétion d'hormones corticoïdes en relation aux caractéristiques d'achalandage. Chez les primates, une diminution de fréquence de déplacements stéréotypiques, d'automutilation et d'autres comportements anormaux a été observée chez le macaque à queue de lion durant les journées de faible affluence (Mallapur, Sinha and Waran, 2005). Une relation positive entre des indicateurs d'anxiété (ex. : grattage, surveillance visuelle) et le nombre de visiteurs devant l'enclous a également été notée chez le gorille (Carder and Semple, 2008). Jusqu'à maintenant, seulement deux études ont démontré un lien positif entre le taux d'excrétion urinaire et fécale de glucocorticoïdes et l'abondance de visiteurs chez le singe araignée (*Ateles geoffroyi rufiventris*) et l'orang-outan (*Pongo pygmaeus*) (Davis, Schaffner and Smith, 2005; Wehnelt *et al.*, 2004).

Carlstead et Brown (2005) ont étudié l'influence de diverses caractéristiques d'enclos sur l'excrétion fécale de corticoïdes chez le rhinocéros noir (*Diceros bicornis*) et ont remarqué que la valeur des mesures hormonales était positivement liée à la proportion du périmètre de l'enclos accessible aux visiteurs. De même, Wielebnowski *et al.* (2002) ont évalué les concentrations fécales de métabolites d'hormones corticoïdes de 72 léopards (*Neofelis nebulosa*) et ont montré que les concentrations étaient plus élevées chez les animaux exposés au public.

### 1.2.5 L'effet des visiteurs - Conclusion

En raison du manque de validation des observations comportementales par des mesures physiologiques (endocrines et neuroendocrines) et de succès reproducteur, il demeure incertain que les visiteurs soient stressants au point d'affecter la santé physique et la reproduction des animaux. Mais les études suggèrent généralement que la présence chronique de public entraîne une modification du budget comportemental, du moins chez les primates, qui se traduit par une augmentation de l'activité et de l'agressivité au détriment des comportements sociaux affiliatifs. Toutefois, certaines précautions devraient être considérées lors de l'analyse des résultats. 1) Le patron de réaction à la présence d'humains non familiers semble particulier au groupe taxonomique. 2) L'association entre modifications comportementales et indices de stress devrait être effectuée avec prudence. Par exemple, la plupart des études ne démontrent pas de réponse comportementale à la présence de visiteurs chez les félins (Davey, 2007; Margulis, Hoyos and Anderson, 2003; O'Donovan *et al.*, 1992), mais le niveau de sécrétion d'hormones glucocorticoïdes plus important chez les animaux exposés au public indique qu'ils pourraient vivre un stress physiologique non détecté par des mesures de comportement (Wielebnowski *et al.*, 2002). 3) Une attention particulière devrait être portée à la causalité de la relation entre public et réponse comportementale. Comme le public observe en moyenne plus longtemps les animaux actifs (Davey, 2006b; Margulis, Hoyos and Anderson, 2003), l'interprétation de la variation comportementale en tant que réponse à la présence de visiteurs pourrait être trompeuse.

Plusieurs avenues n'ont toujours pas été explorées dans l'étude de l'impact du public. Certains auteurs ont par ailleurs suggéré que les différences individuelles de personnalité,

de sexe et d'âge puissent influencer la réaction des animaux aux fluctuations de visiteurs (Davey, 2007). Jusqu'à présent, les études ne se sont pourtant concentrées que sur la réponse globale des groupes et ont systématiquement négligé la variabilité interindividuelle, la reléguant au terme d'erreur. Éviter de considérer les différences entre individus peut conduire à omettre l'influence de variables clés qui pourraient agir inégalement mais significativement sur différents individus d'une même population (Chamove, Eysenck and Harlow, 1972). Ainsi, en fonction de leurs caractéristiques individuelles (âge, sexe) et de leur personnalité, certains animaux pourraient montrer davantage de modifications comportementales en réponse aux variations environnementales (McDougall *et al.*, 2006) et vivre différemment les perturbations qui sont généralement associées à la présence de visiteurs.

### 1.3 Personnalité animale

La personnalité désigne les différences comportementales entre individus qui demeurent constantes à travers le temps et les situations (Capitanio, 2004; Dall, Houston and McNamara, 2004; Gosling, 2001; Réale *et al.*, 2007a). Elle se compose de groupes de traits comportementaux (ex. : agressivité, sociabilité, activité) dont la valeur phénotypique est le produit de l'influence cumulative et interactive de facteurs environnementaux, génétiques et épigénétiques (Dall, Houston and McNamara, 2004; Penke, Denissen and Miller, 2007; Réale *et al.*, 2007a). Les traits de personnalité sont déterminés au niveau individuel par un réseau hiérarchique complexe de traits physiologiques et structuraux (ex. : activité neuroendocrine, migration neuronale), eux-mêmes tributaires de particularités génétiques et de leurs interactions avec l'environnement (Penke, Denissen and Miller, 2007; Réale *et al.*, 2007a). Les traits de personnalité dérivent donc de l'organisation de différentes fonctions biologiques à plusieurs niveaux de l'organisme (Penke, Denissen and Miller, 2007) et influencent la réaction comportementale adaptative de l'individu aux variations environnementales (Ellis, Jackson and Boyce, 2006; McDougall *et al.*, 2006; Sih, Bell and Johnson, 2004).



### 1.3.1 Manifestations physiologiques de la personnalité chez les primates

Les primates sont depuis longtemps considérés comme un modèle important pour l'étude des bases biologiques du comportement humain. Ils ont par conséquent largement fait l'objet d'analyses des déterminants physiologiques et génétiques des différences comportementales entre individus.

Les concentrations de 5-HIAA (métabolite principale de la sérotonine) dans le liquide céphalo-rachidien du macaque rhésus (*Macaca mulatta*) ont été associées à différents traits de personnalité. Les singes dont l'activité sérotoninergique est faible se montrent plus impulsifs, agressifs, socialement inhibés et ont davantage tendance à encourir des risques élevés (Higley and Linnoila, 1997; Mehlman *et al.*, 1994; Mehlman *et al.*, 1995; Westergaard *et al.*, 1999). Les concentrations de 5-HIAA sont, dans une certaine mesure, déterminées par des contributions génétiques significatives à la fois maternelles et paternelles et demeurent stables dans le temps chez un même individu (Clarke and Boinski, 1995; Higley and Linnoila, 1997; Higley, Stephen and Markku, 1992). Une héritabilité modérée de l'activité sérotoninergique et de l'impulsivité sociale a également été démontrée chez le singe vert (*Cercopithecus aethiops*) (Fairbanks *et al.*, 2004b). Chez le macaque rhésus, de faibles concentrations de 5-HIAA sont liées à plusieurs comportements susceptibles d'influencer l'aptitude phénotypique (*fitness*) individuelle. Elles sont par exemple associées à une fréquence élevée de déplacements dangereux du haut de la canopée résultant en un taux de mortalité accidentelle accru (Mehlman *et al.*, 1994). Parmi les individus dont l'activité sérotoninergique est faible, les jeunes mâles montrent une tendance précoce à la dispersion, une implication dans davantage d'interactions agressives violentes et une fréquence inférieure d'insémination de femelles en œstrus, alors que les femelles sont davantage protectrices et le taux de mortalité de leurs petits est plus élevé (Dingemanse and Réale, 2005; Réale *et al.*, 2007a).

Quoique moins étudiées chez les primates, des différences individuelles de réponse au stress ont été corrélées avec des mesures d'activité de l'axe hypothalamus-hypophyse-corticosurrénale. Ce système physiologique contrôle la sécrétion d'hormones glucocorticoïdes en réponse aux perturbations physiques et environnementales (Koolhaas *et al.*, 1999). Chez le singe rhésus et le chimpanzé, un lien positif a été démontré entre le

niveau basal de cortisol sanguin et le degré individuel de réactivité (Anestis, Bribiescas and Hasselschwert, 2006; Capitanio, Mendoza and Bentson, 2004), un trait caractérisé par une réaction de retrait et de faible agressivité en situation de stress (Koolhaas *et al.*, 1999). Des résultats similaires ont été rapportés à plusieurs reprises chez les rongeurs et chez l'humain (Ellis, Jackson and Boyce, 2006; Koolhaas *et al.*, 1999). De faibles concentrations de cortisol sanguin sont également associées à un niveau élevé de compétence sociale chez le babouin olive (*Papio anubis*) (Sapolsky and Ray, 1989).

Il existe peu d'évidence d'autres relations entre la personnalité et les différences individuelles d'expression des systèmes physiologiques chez les primates, mais un taux élevé de testostérone a notamment été positivement relié au niveau individuel d'agressivité chez le chimpanzé (Anestis, 2006).

### 1.3.2 Mesures comportementales de personnalité chez les primates

On peut regrouper les méthodes d'évaluation de la personnalité animale en deux grands groupes : le codage comportemental et le classement subjectif (Capitanio, 2004; Gosling, 2001). Le codage comportemental repose sur un échantillonnage objectif des occurrences de comportements et peut être effectué dans différents contextes tel que par observation directe de l'animal ou expérimentalement à l'aide de tests d'intrus, de nouvel objet, ou de nouvel environnement (Réale *et al.*, 2007b). Ce type de méthode évalue habituellement la fréquence d'expression d'un petit nombre de traits à la fois (ex. : inhibition comportementale : Coleman, Tully and McMillan, 2005; impulsivité sociale : Fairbanks, 2001; réactivité : Heath-Lange, Ha and Sackett, 1999; anxiété : Maestripieri, 2000; agressivité : Westergaard *et al.*, 1999). En revanche, la méthode de classement subjectif fournit un profil général des traits de personnalité qui caractérisent chaque individu d'une population. Un ou plusieurs observateurs familiers attribuent à chaque animal un score sur une échelle numérique de type Likert (habituellement de 1 à 7) pour une série de qualificatifs comportementaux (Bolig *et al.*, 1992; Capitanio, 1999; Figueredo, Cox and Rhine, 1995; King and Figueredo, 1997; Kuhar *et al.*, 2006; McGuire, Raleigh and Pollack, 1994; Stevenson-Hinde, Stillwell-Barnes and Zunz, 1980; Stevenson-Hinde and Zunz, 1978; Uher, Asendorpf and Call, 2008 : voir Stevenson-Hinde *et al.* 1980 pour une liste détaillée des qualificatifs les plus couramment utilisés et leur définition

opérationnelle). Cette évaluation se fait une seule fois par animal et selon l'impression personnelle de l'évaluateur. On estime ensuite la fiabilité de l'échantillonnage en calculant la correspondance entre les scores attribués par les différents observateurs (Gosling, 2001). Les items pour lesquels la différence de cotation est trop importante sont exclus des analyses ultérieures. Finalement, une analyse en composante principale (ACP) ou factorielle permet de former des dimensions générales de personnalité qui regroupent des traits corrélés. Une dimension est donc un trait hiérarchiquement supérieur regroupant un certain nombre de traits secondaires. Par exemple, la dimension « sociable » pourrait regrouper les traits secondaires « sociable », « joueur » et « curieux » (Capitanio, 1999).

Issue de la tradition des études en personnalité humaine, l'approche subjective a été abondamment utilisée chez les primates. Elle permet à l'observateur de tenir compte de l'intensité et du « style » des patrons comportementaux caractéristiques d'un individu, un élément subjectif qu'une cotation objective peut difficilement saisir (King and Figueredo, 1997; Kuhar *et al.*, 2006). Elle pose par contre plusieurs problèmes pour l'analyse du rôle des différences individuelles de comportement dans un contexte écologique et évolutif. 1) En basant son évaluation sur sa propre théorie implicite de la personnalité construite à partir de son expérience avec les humains, l'observateur risque d'introduire un biais anthropomorphique lors de son interprétation personnelle des manifestations comportementales et leur association aux différents qualificatifs comportementaux (King and Figueredo, 1997; Stevenson-Hinde, Stillwell-Barnes and Zunz, 1980). 2) L'observateur pourrait également générer des patrons préétablis de corrélation entre les qualificatifs échantillonnés (ex. : « si un animal est joueur, il doit aussi être sociable ») (Itoh, 2002). Le contenu des variables synthétiques révélées par l'ACP pourrait ainsi partiellement émerger d'une association d'origine anthropique entre les qualificatifs comportementaux. 3) Les observateurs basent leur évaluation sur la comparaison entre les individus d'une même population. L'individu le plus agressif se verra attribuer le score d'agressivité le plus élevé sur l'échelle numérique et l'individu le moins agressif héritera du score le plus faible. Comme les données incluent toute la variation comprise dans l'échelle numérique, la méthode tend à standardiser les scores entre les populations. La distribution et l'expression des traits pourraient ainsi paraître faussement ubiquitaire chez l'espèce alors qu'il existerait possiblement des différences entre populations liées à des variations environnementales et évolutives. 4) Un des objectifs de la méthode subjective

est d'éliminer de l'échantillonnage les influences environnementales et situationnelles temporaires (maladie, introduction d'un nouvel individu dans le groupe, température, etc.) qui pourraient affecter la perception de l'évaluateur et créer une variabilité comportementale qui n'est pas attribuable aux différences réelles de personnalité entre individus. Pour permettre à l'évaluateur de corriger subjectivement pour ces effets environnementaux, la procédure implique une période prolongée de familiarisation et d'observation au terme de laquelle la cotation n'est effectuée qu'une seule fois par sujet. La méthode ne permet donc pas de mesurer quantitativement la variation dans l'expression des traits chez un même individu dans le temps ou dans différentes conditions. En l'absence de relation possible entre variation comportementale et environnementale, il devient difficile d'analyser en détail la fonction écologique du trait.

En utilisant des données de fréquence de comportements, une méthode objective permet de minimiser l'inférence d'un état psychologique ou motivationnel latent, et par conséquent le risque de biais anthropomorphique. Elle est moins vulnérable aux biais de mémoire et permet de meilleures comparaisons interspécifiques (Rouff, Sussman and Strube, 2005). Si la mesure d'un même trait est effectuée à au moins deux reprises, il est possible d'en calculer la reproductibilité, ou la proportion de variation phénotypique expliquée par la variation entre les individus (Lessells and Boag, 1987). La reproductibilité est une estimation de la constance des différences individuelles dans l'expression du trait, une condition essentielle pour un trait de personnalité (Réale *et al.*, 2007a). Par ailleurs, une méthode objective permet d'évaluer la variation d'un trait en fonction des conditions environnementales. Deux principales approches peuvent être utilisées. L'approche par état des caractères implique de mesurer la valeur d'un trait dans deux environnements distincts et de calculer la corrélation entre les situations pour estimer à la fois la réponse comportementale et la persistance des différences individuelles (Sih *et al.*, 2004). Toutefois, si le trait est mesuré dans un continuum de variation environnementale, une approche par norme de réaction est plus appropriée (Martin and Réale, 2008). Elle permet de caractériser les animaux en fonction de leur phénotype exprimé à une valeur environnementale moyenne et de comparer les pentes de réactions individuelles aux changements dans l'environnement (Brommer *et al.*, 2005; Martin and Réale, 2008; Nussey, Wilson and Brommer, 2007). Cette méthode, jamais utilisée dans l'étude de la personnalité des primates, est décrite en détail au chapitre 1.

#### 1.4 Objectifs

Ce mémoire présente une étude comportementale dont l'objectif principal est de déterminer le rôle des différences individuelles de personnalité dans la réaction du macaque à queue de lion aux fluctuations de public dans les zoos. Cet objectif se divise en deux volets : un volet théorique qui vise à proposer une méthode objective et efficace d'évaluation de la personnalité chez les primates captifs (ci-dessous, méthode éthologique d'observation) en alternative aux méthodes subjectives jusqu'à maintenant appliquées dans les zoos en raison de contraintes logistiques liées à l'utilisation de tests comportementaux. En utilisant une méthode éthologique d'observation combinée à une approche par normes de réaction, il devrait être possible de mettre en évidence à la fois les différences stables de comportement entre individus (personnalité) et l'existence potentielle de variabilité interindividuelle de réponses aux modifications environnementales continues, soit la présence de visiteurs.

Le second volet, davantage appliqué, tente de définir la nature des modifications comportementales induites au sein d'une population captive de macaque à queue de lion par la présence de visiteurs et d'examiner l'influence de différents facteurs individuels (sexe, âge, personnalité) sur ces modifications. Conformément aux études sur les primates, l'agressivité, l'activité et les comportements indicateurs de stress devraient augmenter dans la population avec le nombre de visiteurs alors que les comportements sociaux affiliatifs devraient diminuer. Le rôle de l'âge, du sexe et de la personnalité sur les réactions aux visiteurs n'a par contre jamais été examiné. En présence de public, les jeunes, qui montrent habituellement davantage de traits de recherche de stimulation (Spear, 2000), devraient modifier leur niveau d'activité différemment des individus âgés. La réponse aux visiteurs ne devrait pas être influencée par le sexe. L'étude de l'effet de la personnalité est exploratoire et son impact est difficile à prédire. Cependant, des traits de réactivité et d'exploration pourraient être reliés à la réaction aux visiteurs. Les singes les plus explorateurs pourraient montrer une importante réponse comportementale aux variations de visiteurs, par exemple en augmentant leur activité locomotrice, alors que la réaction des individus moins explorateurs serait plus faible. Également, le degré individuel de réactivité et l'intensité de la réponse agressive au public pourraient être inversement corrélés. Un impact significatif des caractéristiques individuelles sur la

réponse des animaux à la présence de visiteurs contribuerait à mettre en évidence le besoin pour une approche de gestion basée sur l'individu. Dans ce contexte, cette nouvelle approche pourrait apporter des bénéfices aux programmes de conservation et de maintien des stocks de primate en captivité.

#### I.5 Espèce modèle : Le macaque à queue de lion (*Macaca silenus*)

Le genre macaque appartient à la famille des *Cercopithecidae* et compte 19 espèces issues de trois lignées phylogénétiques : le groupe *sylvanus-silenus* (10 espèces), le groupe *sinica-arctoides* (5 espèces) et le groupe *fascicularis* (4 espèces) (Thierry, 2000). Le macaque à queue de lion (Figure I.1) (*Macaca silenus*) est membre du 1<sup>er</sup> groupe, le plus ancien, ayant colonisé l'Asie au cours du pléistocène (Thierry, 2000). L'espèce est aujourd'hui endémique aux régions tropicales des Ghats occidentales de l'Inde (Figure I.2) (Lindburg, 1992) et est menacée d'extinction en raison de la fragmentation de son habitat engendrée par plusieurs facteurs d'origine anthropique : expansion de l'agriculture, exploitation minière et forestière, développement d'infrastructures routières et hydroélectriques (IUCN, 2007). La population sauvage actuelle est estimée à 3500 individus, dont 2500 adultes, distribués en 49 sous populations (Kumara and Singh, 2004). Bien qu'elle ne soit pas associée à la dégradation de l'habitat, la chasse par l'homme pourrait également jouer un rôle contraignant dans la distribution et la croissance des sous-populations (Kumara and Singh, 2004; Lindburg, 1992). Depuis 1982, le macaque à queue de lion fait l'objet d'un programme de gestion de la



**Figure I.1** Macaque à queue de lion (*Macaca silenus*) mâle

reproduction en captivité (*Species Survival Plan*) institué par un regroupement de zoos nord-américains (Association of Zoos and Aquariums). L'objectif du programme est de maintenir et d'accroître la reproduction des populations captives pour subvenir à d'éventuelles tentatives de réintroduction en milieu naturel (Lindburg, 2001).



**Figure 1.2 Aire de répartition actuelle du macaque à queue de lion (IUCN, 2007).**

La structure sociale du macaque à queue de lion est typique du genre *Macaca* : les troupes sont formées de plusieurs dizaines d'individus incluant mâles, femelles et progéniture (Thierry, 2000). Alors que les femelles demeurent dans leur groupe natal, les mâles émigrent vers d'autres troupes à la puberté (Thierry, 2000). En 2002, les 31 groupes recensés en nature par Singh et al. contenaient entre 6 et 53 individus (moyenne = 16.3 individus) (Singh *et al.*, 2002). Les ratios moyens mâles/femelles adultes et adultes/immatures étaient respectivement de 1 : 2.79 et 1 : 0.38 (Singh *et al.*, 2002). La structure hiérarchique du macaque à queue de lion est généralement considérée modérément linéaire (hiérarchie relaxée) (Thierry, 2000), quoique certains auteurs aient suggéré une classification plus rigide (despotique ou tolérante) (Singh, Krishna and Singh, 2006).

La durée moyenne des grossesses est de 170 jours (Lindburg, 2001). En milieu naturel, les naissances surviennent principalement entre janvier et avril en raison de la disponibilité de nourriture, mais dans les zoos d'Amérique du Nord, l'espèce ne montre pas de saisonnalité des naissances (Lindburg, 2001). En nature, l'âge moyen des femelles à la première reproduction est de 80 mois et le taux de survie des jeunes est de 87% (Singh *et al.*, 2006). Au cours de sa vie reproductive (environ 15 ans), une femelle est susceptible de donner naissance à 4 ou 5 petits viables (Singh *et al.*, 2006). En captivité, l'âge moyen à la première reproduction est plus faible (48 mois), mais le taux de survie des jeunes est moins élevé qu'en milieu naturel (73%) (Singh *et al.*, 2006). Une femelle captive n'aura en moyenne que 3.6 descendants au cours de sa vie (Singh *et al.*, 2006). Le taux de naissances viables en captivité est donc de 0.31 petit par année comparativement à 0.35 en nature (Singh *et al.*, 2006).



## CHAPITRE 1

### TESTING FOR INDIVIDUAL PLASTICITY OF THE BEHAVIOURAL RESPONSE TO ZOO VISITORS IN THE LION-TAILED MACAQUE (*Macaca silenus*)

Jérôme Guay, Denis Réale

#### ABSTRACT

Evidence is growing that zoo visitors may induce behavioural and physiological modifications on captive non-human primates. To prevent long term negative effects of these modifications, it will be important to identify the nature of individual variation in primates' response to visitors and its potential impact on conservation in zoos. An animal's behavioural pattern can be described using a reaction norm approach, which allows the investigation of both consistent behavioural differences between individual, and individual differences in plasticity in response to continuous environmental variation, such as zoo attendance. We used principal component analysis on behavioural observations of the lion-tailed macaque in three North American zoos to determine axes of monkeys' behaviour. We ran linear mixed models on the components scores to evaluate between individual consistency in behaviour and individual differences in plastic response to visitors. We added age, sex and temperature to the models to test whether these variables could also modulate the population's reaction to the public. Age significantly affected the response to visitors. Young monkeys became less active and more sociable with increasing visitors, while older monkeys became more active and less sociable. Low temperature increased the expression of tension behaviours in high visitor presence. In the same conditions, aggressiveness decreased. Monkeys showed consistent behavioural differences on four out of the five components (activity, tension, sociability, aggressiveness), but did not differ in their individual plastic response to visitors. Our results cannot support unambiguously the stressful effect of visitors, but suggest that the behavioural variability associated with age and temperature should be considered when assessing the impact of visitors on captive primates and when designing zoo habitats. We also identified stable individual variation on which selection pressure associated with captivity could act. Finally, we argue that a reaction norm approach based on observations provides advantages over the frequently used subjective trait rating method when investigating individual behavioural differences in non-human primates from an ecological and evolutionary perspective.

Keywords: behavioural plasticity, animal personality, reaction norms, zoo visitors, *Macaca silenus*

## 1.1 INTRODUCTION

Captive stocks of wild animals in zoos face chronic and fluctuating presences of unfamiliar zoo visitors which may have consequences on their behaviour, stress, and welfare (For an extensive review of the effect of visitors on the behaviour of captive animals, see Davey 2007; and Hosey 2008; 2000). In primates, higher numbers of zoo visitors generally raises the level of intra and extra-group aggression (Blaney and Wells, 2004; Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Glaston *et al.*, 1984; Mallapur, Sinha and Waran, 2005; Mitchell *et al.*, 1992a; Mitchell *et al.*, 1991b; Wells, 2005), increases locomotor activity (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Cooke and Schillaci, 2007; Hosey and Druck, 1987; Mitchell *et al.*, 1992b; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005), and decreases the occurrence of affiliative social behaviours such as grooming, play or non-aggressive physical contact (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Glaston *et al.*, 1984; Mallapur, Sinha and Waran, 2005; Mitchell *et al.*, 1991a; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005; Wood, 1998). Studies that have assessed more precise indices of welfare suggest that visitors may impose a stress on primates. For example, increasing visitor abundance has been shown to increase the frequency of abnormal behaviours (Mallapur, Sinha and Waran, 2005), anxiety (Carder and Semple, 2008) and corticoid hormone secretions (Davis, Schaffner and Smith, 2005; Wehnelt *et al.*, 2004). Chronic stress can affect reproduction and survival (Boonstra, 2005; Korte *et al.*, 2005), and stress caused by visitors may thus have long-term consequences on captive populations (Carlstead, 1996; McDougall *et al.*, 2006).

The effects of new captive conditions on the biology and behaviour of captive animals are relevant to conservation practices, particularly when the trait affected is also linked to fitness and shows consistent individual differences with a potential genetic basis.

Consistent individual differences in the behavioural reaction to environmental challenges have been found for many species (Koolhaas, 2008; Koolhaas *et al.*, 1999; Réale *et al.*, 2007a; Sih *et al.*, 2004). For example, some individuals consistently react to stressors using aggressive, or proactive strategies, while other uses passive, or reactive strategies and withdraw from the source of stress (Koolhaas *et al.*, 1999). Ultimately, the animals' pattern of responsiveness to changes in their surrounding habitat is likely to affect fitness in different ways (Dingemanse and Réale, 2005), for instance through the long term

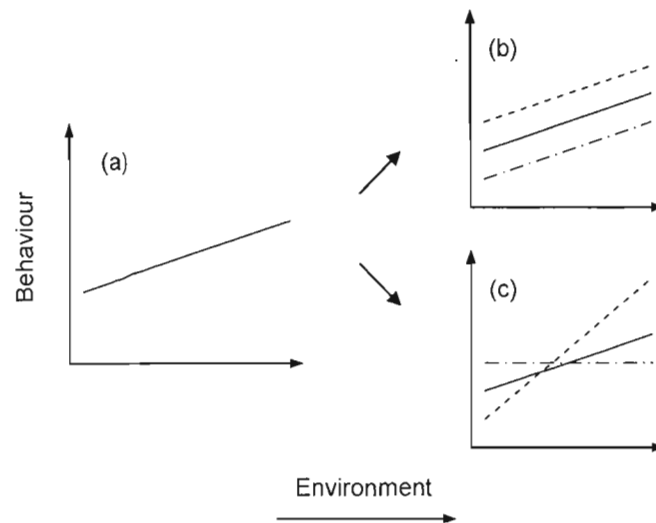
deleterious effect of stress (Koolhaas, 2008), or through changes in the social structure of the group (e.g. enhanced aggressive behaviour frequencies). Moreover, there is now evidence that individual variation in behaviour is influenced by genetic effects and by gene/environment interactions (Dingemans and Réale, 2005; Koolhaas, 2008; Sih *et al.*, 2004). Individual differences in the reaction to a new potential stressors, such as visitor attendance, may offer variation on which selection operates, and drive the evolution of captive populations away from their adaptations to natural conditions (McDougall *et al.*, 2006). Genetic adaptation to captive environments is a major conservation issue since it generally limits the chances of reintroduction success (Frankham, 2008). It is therefore important to estimate individual variation in behaviour plasticity in response to visitor attendance or other new environmental conditions generated by captivity. However, individual plasticity in the response to zoo visitors has not been investigated yet. In this paper, we use a reaction norm approach to study how individual primates differ in their response to zoo visitors. This approach could be used to analyse the effect of other environmental conditions associated with captivity and other traits potentially targeted by new selection pressures in captive stocks of wild primates.

An animal's behavioural pattern in a changing environment can be defined by the attributes of its reaction norms (Nussey, Wilson and Brommer, 2007; Penke, Denissen and Miller, 2007; Sih *et al.*, 2004). Applied to a behaviour trait, and individual reaction norm is characterized by 1) the mean expression of that behaviour for a specific environmental value, generally the average (referred to as elevation or intercept), 2) the slope of the behaviour values as a function of the environment (referred to as individual plasticity). The presence of individual plasticity differences can be assessed by measuring the differences in slopes among individuals, also called individual by environment interaction (IxE) (Dingemans *et al.*, in prep.; Nussey, Wilson and Brommer, 2007) (Figure 1.1c). Since the evolutionary potential of plasticity for a particular trait is assumed to depend on the level of phenotypic and genetic variation in plasticity in a population (Nussey, Wilson and Brommer, 2007; Pigliucci, 2005), selection could act on consistent individual differences in slopes by favouring genotypes that show the most adapted reaction norms. In some situations selection will favour the highest plasticity (e.g. the behavioural adjustments provide a near-optimal response in a wide range of circumstances); in other situations selection will reduce plasticity (e.g. the benefits of

plasticity are lower than the costs of its underlying biological mechanisms) (Briffa, Rundle and Fryer, 2008; Dingemanse *et al.*, in prep.; Sih *et al.*, 2004). In the absence of IxE, two different situations could be observed. First, there could be no significant behavioural differences between individuals. Second, consistent behavioural differences could be present but carried-over across the range of environmental conditions (Figure 1.1b). The second situation is expected for personality traits (Briffa, Rundle and Fryer, 2008; Penke, Denissen and Miller, 2007; Sih, Bell and Johnson, 2004). In this case, individual slopes should not cross, and intra-individual variance in the trait should be narrower than inter-individual variance (Dingemanse *et al.*, in prep.). Then, for a personality trait, reaction norms would reveal individual variation in intercepts, but not necessarily variation in slopes (although it is possible to have variation in slopes for a personality trait). Personality has recently been the focus of interest of an increasing number of primatology and ecology studies (Capitanio, 1999; Gosling, 2001; Réale *et al.*, 2007a). In many primate and non-primate species, consistent individual differences have been observed for a large range of behaviour traits such as aggressiveness, activity, sociability, boldness or exploration (Gosling, 2001; Réale *et al.*, 2007a; Sih *et al.*, 2004). Personality traits have been shown to be linked to several cognitive, social and ecological aspects of a species, from territory defence (Hollander *et al.*, 2008) to dominance rank achievement (Fairbanks *et al.* 2004; Sapolsky 1990), dispersal strategies (Suomi, 1997), parental care (Boon, Réale and Boutin, 2008; Fairbanks and McGuire, 1993), learning success (Coleman, Tully and McMillan, 2005), sensitivity to predation (Quinn and Cresswell, 2005; Réale and Festa-Bianchet, 2003), and behavioural responses to stressful situations (Boissy, 1995; Koolhaas *et al.*, 1999). Therefore, individual variation in both the intercept and the slope of a trait in response to environmental change can be subject to selection pressures.

Here, our goal is to demonstrate an assessment method that can be used with primates to both estimate the consistency of behavioural differences between individuals and to compare individual plastic responses to environmental changes (IxE). We investigate the individual behavioural reaction of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) to variation in the number of zoo visitors in three North-American zoos. Using the species behavioural repertoire, we built a reliable ethogram to collect observational data. We performed multivariate analysis to regroup the variables in suites of correlated behaviours that could

represent more general axes of personality in this species. We then used linear mixed models on the components scores to test whether (1) zoo visitors globally affect the behaviour of macaques; (2) individual and environmental factors such as sex, age and temperature influence the animals' reaction to crowds; (3) the correlated suites of behaviours can be interpreted as personality traits (i.e. individuals show consistent differences in behaviour); and (4) animals show individual variability in their plastic response to variation in the number of visitors (i.e. variation in IxE).



**Figure 1.1** Hypothetical global plastic response of a population of three individuals to an environmental variation (a), and two possible sets of an individuals' response (each line represents a different individual). In b, individuals differ in their elevation, but not in their plasticity (i.e. absence of IxE); in this case a carryover maintains personality differences between individuals. In c, individuals show differences in slopes of reaction to environmental change (i.e. presence of IxE). Note that personality (i.e. individual behavioural consistent differences) is not incompatible with individual differences in plasticity when individual slopes do not cross each other within the range of environmental variation (inspired by Nussey, Wilson and Brommer, 2007).

## 1.2 MATERIALS AND METHODS

### 1.2.1 Study sites and subjects

The lion-tailed macaques are endemic to the Western Ghats of India. It is currently labelled as endangered according to the IUCN red list because of the restricted number of mature individuals left in the wild and continuous population decline (IUCN, 2007). Previous studies on this species have shown both behavioural sensitivity to the presence of visitors in zoos (Mallapur, Sinha and Waran, 2005) and individual personality differences (Rouff, Sussman and Strube, 2005).

We observed twenty-four captive-born lion-tailed macaques (9 males, 15 females) ranging from 3.2 to 23.2 years of age (mean: 11.9 years). These monkeys belonged to three different zoos: the Winnipeg Assiniboine Park Zoological Garden, later referred to as the Winnipeg Zoo (5 males, 5 females), the Toronto Zoo (2 males, 3 females) and the San Diego Zoo (2 males, 7 females). Monkeys from the San Diego Zoo were separated into two groups: one exposed to the public (1 male, 5 females), and another (1 male, 2 females) kept away from visitor access at the Primate Propagation Center (PPC) (Table 1.1).

### 1.2.2 Behavioural observation protocol

We used an observation procedure based on the species behavioural repertoire to assess differences among individuals in their behavioural adjustment to changing zoo conditions. A detailed ethogram (Appendix A) of the species including 49 behaviours was elaborated based on 5 different sources: 4 ethograms of the lion-tailed macaques in captivity (Johnson, 1985; Mallapur, Sinha and Waran, 2005; Rouff, Sussman and Strube, 2005; Skinner and Lockard, 1979) and an ethogram of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) [Chapais, *pers. comm.*]. All observations were conducted between May 1<sup>st</sup>, and September 28<sup>th</sup> 2007 (Toronto: from May 1<sup>st</sup> to May 13<sup>th</sup> and from June 13<sup>th</sup> to July 9<sup>th</sup>; Winnipeg: from May 15<sup>th</sup> to June 12<sup>th</sup>; San Diego: from the 1<sup>st</sup> to the 28<sup>th</sup> of September). The observers were located outside the monkeys' enclosure. Each focal animal was

**Table 1.1**  
Observed lion-tailed macaques

Zoo	Animal	Sex	Age (months)
Winnipeg	Lena	F	44
Winnipeg	Jetta	F	106
Winnipeg	Mojo	F	122
Winnipeg	Jojo	F	124
Winnipeg	Jalna	F	264
Winnipeg	Jordan	M	50
Winnipeg	Nemo	M	60
Winnipeg	Jasper	M	63
Winnipeg	Monty	M	78
Winnipeg	Mark	M	144
Toronto	Vina	F	38
Toronto	Sitara	F	101
Toronto	Si-Nikel	F	206
Toronto	Guntur	M	58
Toronto	Dave	M	135
San Diego	Etienne	F	162
San Diego	Antoinette	F	188
San Diego	Jean	F	214
San Diego	Grace	F	245
San Diego	Marie	F	252
San Diego	Adam	M	278
San Diego (PPC) *	Celeste	F	111
San Diego (PPC)	Elisabeth	F	168
San Diego (PPC)	Albert	M	211

\* PPC : Primate Propagation Center

selected *a priori* and observed for 10 min. The sampling period was divided into ten 30-second sub-periods of observation, each followed by 30 seconds of codification. During the codification sub-periods, the observer noted the presence or absence of each behaviour variable during the previous 30 seconds of observation. The total number of occurrences of the behaviour during a 10-minute period was used as an index of the intensity of its expression.

To test the reliability of the behaviour items, two trained observers (J.G. and a field assistant) rated the behaviour of the Toronto Zoo animals for 5 hours per individual. The level of inter-rater agreement was determined by calculating the Cohen's kappa statistic, a correlation coefficient corrected for chance, on each behaviour variable (Cohen, 1960). We then elaborated a reduced ethogram by keeping behaviours variables that reached a coefficient of 0.85 or higher, indicating an excellent inter-rater agreement (Banerjee,

1999). The reduced ethogram contained 29 behaviours. Using the reduced ethogram and the same observational method, one observer (J.G.) then ran a total of 48 sampling periods for each monkey for a total of 8 hours per animal (192 hours of observation for the whole group). Observations took place twice a day for each individual, once in the morning (between 8:00 and 12:30), and once in the afternoon (between 12:30 and 16:30). These large intervals allowed the observer to rate the monkeys in variable conditions of visitor presence. The specific time of each focal observation within each session was selected at random.

### 1.2.3 Environmental variables

The observer counted the number of visitors within 3 meters of the enclosure at each minute during the sampling period. The sum of the ten counts per period provided an index of human attendance during the sampling period. Local temperature data within 30 minutes of the observation period were obtained online from Environment Canada (EC, 2007) for Toronto and Winnipeg and from the National Weather Service for San Diego (NOAA, 2007). Temperature could affect both the visitor attendance and the expression of some behaviours such as resting (Wada, Tokida and Ogawa, 2007), huddling (Schino and Troisi, 1990; Wada, Tokida and Ogawa, 2007), scratching (Ventura *et al.*, 2005) and aggression (Nunn and Deaner, 2004). Because these behaviours could be affected by the number of visitors as well (Davey, 2007; Hosey, 2005), temperature could act as a confounding variable on the interpretation of behavioural responses to the visitors.

### 1.2.4 Statistical analysis

We used a principal component analysis (PCA) on the behavioural variables to reduce them to a limited number of synthetic principal components. To minimize the influence of rare behavioural events in our study, we considered in the PCA only the 14 behavioural variables that were recorded more than a hundred times during the study. These variables and their description are shown in Table 1.2. To reduce the number of focal observation with zero occurrences of some behavioural variables, we ranked observations and regrouped them by four adjoining periods prior to running the PCA. For each pooled sampling period, we also summed the four measures of temperature and



**Table 1.2**  
Behaviour items selected for the PCA. The items reached the inter-rater agreement criterion (Cohen's Kappa > 0.85) and were recorded more than one hundred times during the study

Behaviour items	Description	K <sup>°</sup>
Allo-groom	Grooming another animal	0.912
Assault	Chasing, biting, hitting or wrestling in an agonistic context	1.000
Fast Movement	Running or moving at more than one body length / sec.	0.960
Forage	Actively searching for food in the environment	0.929
Inspect	Visual or olfactory inspection of another monkey's genital area	0.969
Lip-smack	Quick and repeated protraction of the lips	0.864
Play	Chasing, lightly biting, or wrestling another animal in a non-agonistic context	0.897
Proximity †	Proportion of time spent at less than one arm distance from another animal	0.928
Rest	30 seconds of inactivity, without any movement	NA*
ROM ‡	Relaxed face, oval-shape open mouth, canines hidden	0.906
Scratch	Scratching a body part with leg or arm	0.947
Self-groom	Grooming of the animal's own fur	0.959
Slow Movement	Moving at less than one body length / sec.	0.923
Tension Yawn	Yawn not directed towards another monkey and not repeated frequently	0.897

° K = Cohen's Kappa agreement statistic

‡ ROM = Relaxed Open Mouth display

† "Proximity" was calculated by dividing the "In group" total (number of sub-period spent at less than one arm distance from another individual) by the sum of the "In group" total plus the "Alone" total (number of sub-period spent at more than one arm distance from another). See appendix A for "In group" and "Alone" definitions.

The behaviour "Rest" was not observed during the period of inter-rater agreement observations but was retained because of its potential relevance for behavioural differences.

number of visitors to obtain an index of temperature (ranging from 29.8°C to 123.1°C; mean: 79.5°C), and an index of visitor attendance in front of the enclosure (ranging from 0 to 1195; mean: 313). Overall temperature was positively correlated with number of visitors ( $r = 0.18$ ,  $p = 0.004$ ).

The components retained for further analysis were selected in accordance with the Kaiser-Guttman criterion (i.e. eigenvalues > 1: Kaiser, 1991). Five components reached the criterion and explained 64.7% of the total variance (Table 1.3). PC1 was characterized by high loads of forage, fast and slow movements and play, suggesting an activity axis. PC2 was mainly characterized by two displacement behaviours, tension yawning and self-grooming (Maestripiéri *et al.*, 1992; Schino *et al.*, 1996). Inspection, an affiliative socio-sexual behaviour occurring frequently in post-conflict situations (Abegg, Thierry and

Kaumanns, 1996; Call, Aureli and de Waal, 2002) also loaded positively on that component. Because a high expression of these behaviours can be associated with tense circumstances or psychological states, PC2 is hereafter referred to as a tension axis. PC3 can be viewed as a sociability axis as it regroups affiliative behaviours such as proximity, playing, allo-grooming and relaxed open mouth (ROM), a facial display associated to play sequences (Van Hooff, 1967). PC4 regrouped tension reducing behaviours such as scratching and lip smacks (Maestripieri, 2005; Maestripieri *et al.*, 1992; Maestripieri and Wallen, 1997) as opposed to assault. This set of behaviours suggests a reactivity axis: high scoring animals would tend to cope with conflict by using tension reducing actions instead of aggression, but would show more displacement activities (i.e. scratching). PC5 was characterized by assault as opposed to rest. We will hereafter refer to it as an aggressiveness axis.

We tested for individual behavioural consistency and for individual differences in behavioural adjustment to the number of visitors (IxE), as well as the influence of environmental and individual factors on the expression of behaviour by using linear mixed models (Pinheiro and Bates, 2000) with the five principal components scores as dependant variables. The San Diego PPC group, which was permanently kept off display, was excluded from the models. Fixed effects included in the models were temperature, number of visitors, monkey's age and sex, and their two-way interactions. Continuous variables were centered on the mean to estimate the intercept at the mean of the group (Pinheiro and Bates, 2000). Random effects were "animal ID" nested within "zoo". This second random effect allowed us to account for potential variance in the expression of the dependant variables that is created by unmeasured environmental influences or other factors that could vary between zoos (e.g. enclosure features, management procedures, temporal effects, sex ratio, age structure, etc.). We selected the models using the stepwise backward elimination procedure: the least significant fixed effect was removed before the model was run again. This operation was repeated until only significant effects remained (with  $P < 0.05$ ). The final models provided estimates of the significant influence of the fixed effects on the global population of macaque expression of the behavioural components.

**Table 1.3**

Summary and loadings of the components retained from the PCA performed on the behavioural observations of 24 lion-tailed macaques housed in 3 North-American zoos

	Principal Components					
	PC1 Activity	PC2 Tension	PC3 Sociability	PC4 Reactivity	PC5 Aggressiveness	
	EV	1.734	1.429	1.320	1.096	1.033
	PV	0.215	0.146	0.124	0.086	0.076
Behaviours	CV	0.215	0.361	0.485	0.571	0.647
Forage		<b>0.429</b>	-0.193	-0.140	-0.011	-0.053
Fast Movements		<b>0.439</b>	0.144	0.296	-0.099	0.040
Slow Movements		<b>0.473</b>	-0.087	-0.221	-0.001	-0.015
Play		<b>0.416</b>	0.175	<b>0.366</b>	-0.111	0.044
Tension Yawn		-0.099	<b>0.543</b>	-0.096	0.024	-0.022
Inspect		-0.030	<b>0.433</b>	-0.057	0.029	-0.316
Self-groom		-0.098	<b>0.441</b>	0.127	0.134	0.234
Allo-groom		-0.172	-0.273	<b>0.406</b>	0.140	0.025
Proximity		-0.198	-0.095	<b>0.554</b>	-0.164	-0.007
ROM		0.249	0.144	<b>0.395</b>	0.304	0.124
Scratch		-0.008	0.199	-0.073	<b>0.600</b>	-0.022
Lips smack		-0.097	-0.254	0.033	<b>0.551</b>	0.251
Assault		-0.193	0.138	-0.018	<b>-0.390</b>	<b>0.566</b>
Rest		-0.167	0.001	0.217	-0.060	<b>-0.662</b>

Loadings larger than 0.350 are in bold, indicating that they contributed importantly to the component; ROM = Relaxed Open Mouth display; EV = Eigenvalue; PV = Proportion of variance; CV = Cumulative variance

We tested if the variance in the principal components caused by individual effects was significantly different from zero in the final models by running one model including animal ID and one model excluding it. We compared the Restricted Maximum Likelihood (REML) of each model together: keeping the fixed effect structure constant, we then calculated the likelihood ratio (LLR) test between the two models as:  $2[\log\text{-likelihood of model B} - \log\text{-likelihood of model A}]$ , where model A has fewer random effects than model B. The resulting statistic distribution approximates a chi-squared distribution with  $k_B - k_A$  degrees of freedom, where  $k_i$  is the number of parameter to be estimated in model  $i$  (Pinheiro and Bates, 2000). A significant LLR test indicates a significant contribution of the inter-individual variance (i.e. inter-individual variation in intercept) to the model fit, after taking the proportion of the variance attributed to the zoo effects and the role of the fixed effects estimates into account. We also tested whether the variance attributed to zoo effects was significantly different from zero using the same LLR test procedure on models including zoos versus those excluding zoo as random effects. To evaluate the level of individual and institutional consistency, we calculated the repeatability, or the proportion of variance explained by each of the random effects over the total variance (Lessells and Boag, 1987). We then tested for significance of individual differences in plastic response to the number of visitors (IxV) by adding a random interaction between animal ID and number of visitors (IDxV) to the final models. We then compared these models with previous models excluding the random IDxV interaction using a LLR test (Martin and Réale, 2008; Nussey, Wilson and Brommer, 2007). This random term allows us to test for individual differences in slopes of reaction, or individual plasticity, to the number of visitors. All statistical analyses were performed using R 2.6.2.

## 1.3 RESULTS

Number of visitors affected activity (PC1) differently according to monkey age (Table 1.4). Overall, young monkeys showed higher activity scores, but their level of activity decreased with increasing number of visitors, while it increased for older monkeys (Figure 1.2). There was a significant interaction between age and sex on tension (PC2).

**Table 1.4**

Estimates of significant fixed effects in the final linear mixed models of the five behavioural principal components extracted from the PCA, for 21 lion-tailed macaques on display in three North-American zoos, with animals' ID nested within Zoos' ID as random effects

Principal Component	Fixed Effect	Coefficient	d.f.	<i>t</i>	<i>P</i> -value
PC1 – Activity	Age	-0.017	17	-4.88	<0.0001
	Visitors §	< 0.001	229	0.68	0.496
	Age x Visitors *	0.001	229	2.53	0.012
PC2 – Tension	Age	-0.002	15	-1.14	0.271
	Sex (m) ‡	2.081	15	7.64	<0.001
	Visitors	0.001	228	2.08	0.039
	Temperature	-0.013	228	-2.37	0.018
	Age x Sex (m)	0.008	15	2.18	0.046
	Visitors x Temperature	-0.001	228	-2.17	0.031
PC3 – Sociability	Age	-0.005	17	-2.49	0.023
	Visitors	< 0.001	228	0.24	0.809
	Temperature	-0.020	228	-3.50	0.001
	Age x Visitors	-0.001	228	-2.23	0.026
PC4 – Reactivity †	-	-	-	-	-
PC5 – Aggressiveness	Visitors	-0.001	228	-2.37	0.019
	Temperature	0.006	228	1.12	0.266
	Visitors x Temperature	0.001	228	3.14	0.002

Initial models included “Sex”, “Age”, “Temperature”, “Number of Visitors” and every two-way interaction between these variables as fixed effects. Non-significant fixed effects were removed during the model selection with  $P > 0.05$ .

\* ‘x’s indicate an interaction between the two flanking variables.

§ Visitors = Number of Visitors

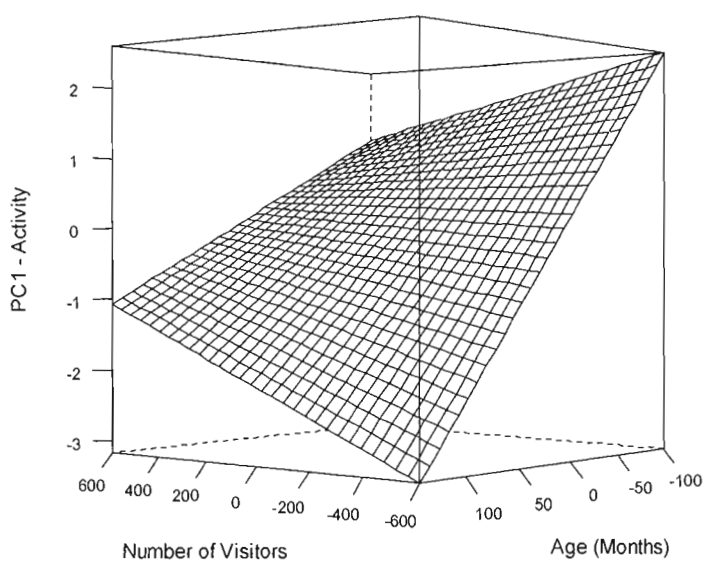
‡ For the categorical variable “Sex”, the coefficient represents the variation in the expression of the component for males, females being the reference value.

† The model with the PC4 as dependant variable showed no significant fixed effect.

On average, tension was significantly higher in males and their scores increased with age.

In females, tension decreased slightly with age (Figure 1.3). Tension was also affected significantly by the interaction between temperature and number of visitors: tension

increased with the number of visitors at low temperature, but the relation disappeared as temperature increased (Figure 1.4). Sociability (PC3) significantly decreased with temperature (Figure 1.5). The relation between sociability and age differed according to the number of visitors: sociability for older animals decreased with increasing number of visitors, while it increased for young monkeys (Figure 1.6). Reactivity (PC4) was not significantly related to any of the fixed effects included in the model. Aggressiveness (PC5) decreased slightly but significantly with increasing number of visitors, and this relationship was affected by temperature (Figure 1.7). At low temperature, aggressiveness decreased with increasing number of visitors, whereas it increased with the number of visitors at higher temperature.



**Figure 1.2** Effect of number of visitors and age on activity scores (PC1) in captive lion-tailed macaques.

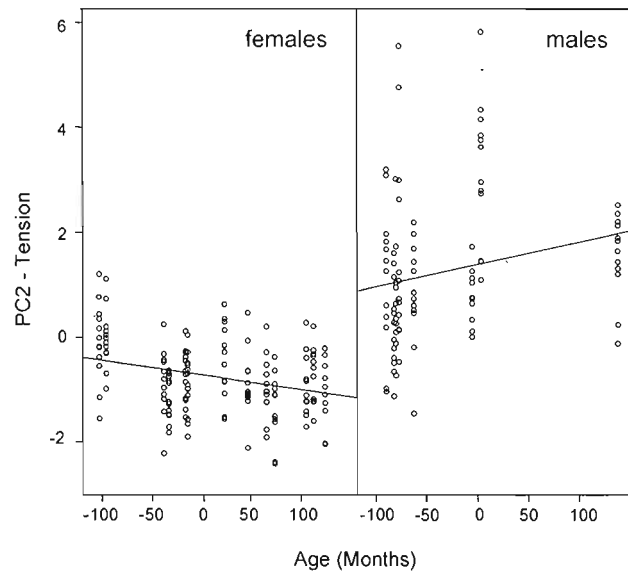


Figure 1.3 Tension (PC2) scores according to age for both sexes separately.

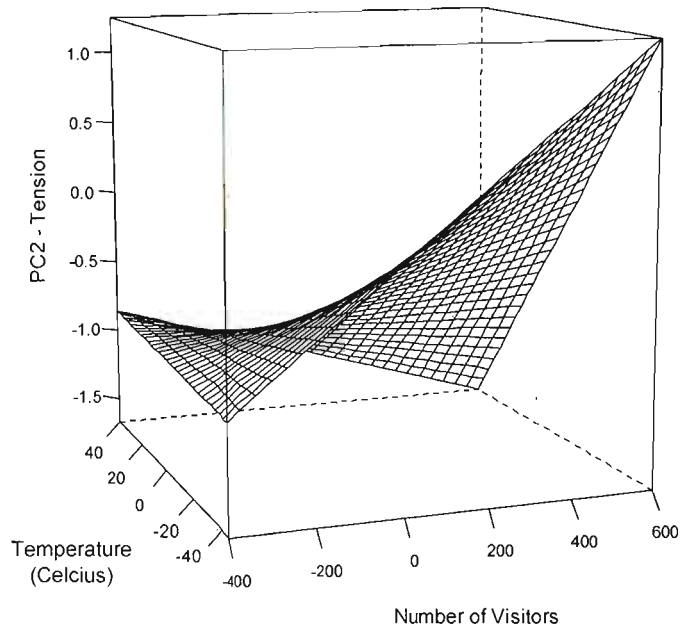
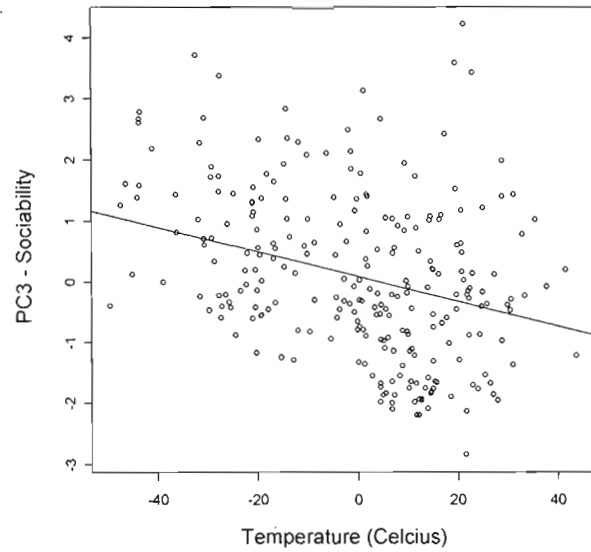
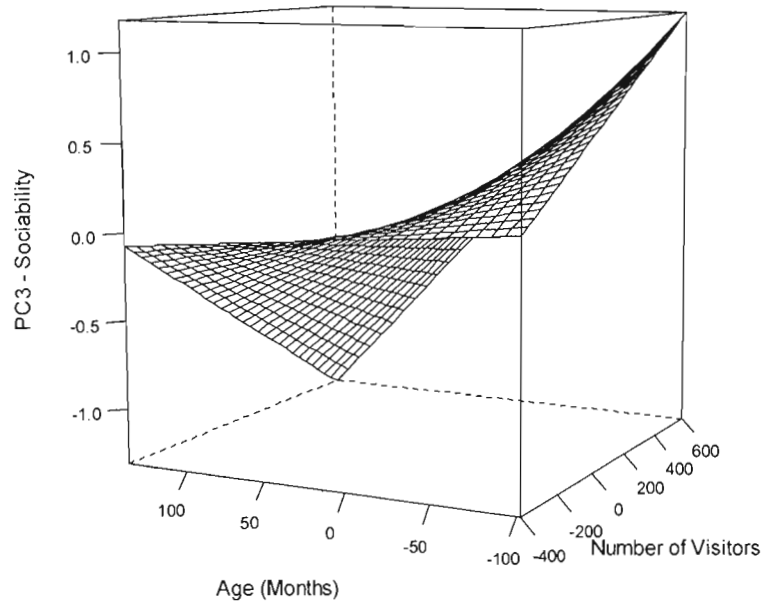


Figure 1.4 Effect of number of visitors and temperature on the tension scores (PC2) in captive lion-tailed macaques.

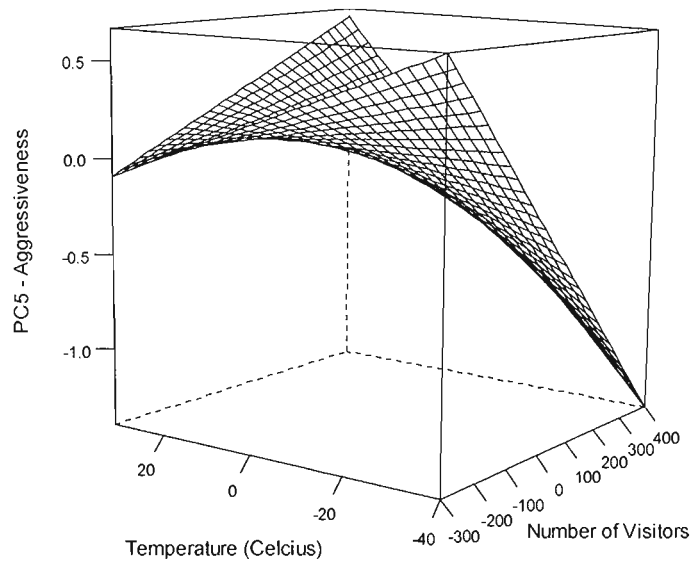


**Figure 1.5** Sociability scores (PC3) as a function of temperature in captive lion-tailed macaques.



**Figure 1.6** Effect of age and number of visitors on sociability scores (PC3) in captive lion-tailed macaques.





**Figure 1.7** Effect of temperature and number of visitors on aggressiveness scores (PC5) in captive lion-tailed macaques.

Animal ID explained a significant proportion of the variance in four out of the five behavioural components (Table 1.5), and the repeatabilities varied from 13.6% to 26.6%. Only reactivity showed a low and non significant individual variance and a repeatability of 5.4% (Table 1.5). Zoo variance was significantly different from zero for activity and reactivity, indicating that some zoo-associated unmeasured environmental effect could play a role in the expression of these behavioural axes. Interaction between animal ID and visitors were not significantly different from zero for any of the behavioural components, indicating that the animals did not differ significantly in the way they reacted to increasing number of visitors.

**Table 1.5**

Explanatory power and significance of random effects in the final linear mixed models of the five behavioural components of lion-tailed macaques in three North-American zoos

Model	Random effect		Behavioural Components				
			PC1 Activity	PC2 Tension	PC3 Sociability	PC4 Reactivity	PC5 Aggressiveness
1*	Animal ID	Variance <sup>o</sup>	0.808	0.256	3.242	0.068	0.188
		% Repeatability	26.6	24.9	13.6	5.2	16.9
		LLR test (d.f. = 1)	70.6	26.5	13.4	3.5	18.2
		<i>P</i> -value	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.062	<b>&lt;0.0001</b>
	Zoo	Variance	1.023	3.856 <sup>-10</sup>	4.007 <sup>-09</sup>	0.229	4.622 <sup>-10</sup>
		% Repeatability	33.7	0.0	7.8	15.5	0.0
		LLR test (d.f. = 1)	4.1	0.0	0.0	8.9	0.0
		<i>P</i> -value	<b>0.043</b>	0.948	1.00	<b>0.003</b>	0.999
		Residual Variance	1.204	0.771	8.014	1.009	0.924
	2	ID x V †	Variance	3.730 <sup>-07</sup>	3.856 <sup>-10</sup>	1.632 <sup>-07</sup>	7.951 <sup>-08</sup>
LLR test (d.f. = 2)			0.162	0	0.022	0.029	0.587
<i>P</i> -value			0.688	1	0.881	0.864	0.444

Random effect Animal ID was nested within Zoo. The significance of a particular random effect was tested by comparing a mixed model including both random effects to a mixed model excluding it using a likelihood ratio (LLR) test. Significant *p*-values - in bold - indicates that the addition of the random effect improves the model fit. For details on the calculation of the behavioural components see Table 2.

\* 1 = Model without the interaction between Animal ID and Number of visitors; 2 = Model including the interaction between Animal ID and Number of visitors: only the results for the interaction are shown in this table.

<sup>o</sup> Estimation of the random effect associated variance

† Interaction between Animal ID and Number of Visitors.

## 1.4 DISCUSSION

In this study, we used a reaction norm approach combining a principal component analysis with linear mixed models to examine the global effect of zoo visitors on the behaviour of captive lion-tailed macaques, and the relation between consistent individual differences and the inter-individual variability of animals' responses to a changing environment. The PCA revealed five principal components representing axes of behaviour: activity, tension, sociability, reactivity and aggressiveness. Activity, tension, sociability and aggressiveness showed significant individual repeatability estimates, indicating consistent differences among individuals for these traits. Macaques showed an overall change in their activity, tension, sociability and aggressiveness in reaction to an increasing number of visitors. In contrast, we could not find any evidence for significant individual behavioural differences in the response to zoo visitors. Furthermore, the behavioural adjustment to visitor attendance was modulated by age and temperature. Age influenced the expression of activity and sociability, and temperature influenced the expression of tension, sociability and aggressiveness.

### 1.4.1 Overall behavioural response to visitor attendance

The increase in global activity with increasing number of visitors found in this study is consistent with results from other studies (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Hosey and Druck, 1987; Mitchell *et al.*, 1992b; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005). However in our study, this effect only emerged for older monkeys. Younger individuals showed a decrease in activity with visitors. Interestingly, the interaction between age and number of visitors was also significant for sociability. A reduction in the frequency of affiliative social behaviours has been observed in other studies, regardless of the age (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Glaston *et al.*, 1984; Mitchell *et al.*, 1991a; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005; Wood, 1998). Here, old monkeys reduced their sociability, but the reverse relationship occurred for younger individuals. Therefore, in response to the increase in the number of visitors, older monkeys seemed to substitute sociability for activity, whereas younger monkeys seemed to substitute activity for sociability. Some authors have pointed out that the elevated activity or excitation state caused by visitors could limit the time primates spend in

important relaxation behaviours such as social activities (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Wells, 2005). From that perspective, the impact of zoo visitors on young lion-tailed macaques would be desirable in term of welfare; while it would be negative for older ones. Age-related differences in behaviour could modulate the response to environmental complexity added by zoo visitors. For example, behavioural traits such as sensation and novelty seeking, not measured in our study, are more frequent in adolescents than in adults in both human and non-human primates (Spear, 2000). This higher interest in surrounding sources of stimulation in young monkeys could lead them to perceive visitors as a potential source of enrichment in a context of low environmental complexity associated with stable captivity conditions. As stimulation seeking declines with age, the presence of visitors could gradually be experienced as a perturbation by old individuals. It is therefore recommended to include age differences in the study of the effects of visitors on the behaviour and stress of captive primates. These results also suggest that zoo enclosures should be designed with consideration for age specific stimulation needs. Since environmental complexity and exploration possibilities in zoos are limited, younger monkeys could benefit from exhibit areas that allow safe proximity to visitors. These enclosures should also include isolated areas that allow animals to stay away from visitors to favour social activities in older monkeys.

Tension increased more strongly with the number of visitors at low than at high temperature. The reverse pattern was observed for aggressiveness: there was a small increase with the number of visitors at high temperature, but a large decrease at low temperature. In macaques, low temperatures favour physical proximity for social thermoregulation (Schino and Troisi, 1990; Ventura *et al.*, 2005). Accordingly, in our study, temperature was negatively linked to sociability, which included proximity between individuals. It is likely that the need for thermoregulation imposes a physical proximity on macaques that counteract the effects caused by the presence of visitors. In these conditions, the monkeys may cope with the public by using displacement activities, such as tension yawning or self-grooming (Maestriperi *et al.*, 1992; Schino *et al.*, 1996), two behaviour variables that mainly characterised the tension component. The reasons why aggressiveness decreased in the same conditions remains uncertain. Usually, an increase of displacement activities is not linked to the rate of aggression in crowded conditions (Judge, Griffaton and Fincke, 2006). It would be possible that, while managing

a conflict between physical proximity and avoidance of the visitors, monkeys may have allocated more attention on self-directed behaviours than on potential sources of inter-individual conflicts. The decrease in aggressiveness may also help maintaining social cohesion at low temperature while potential sources of conflict associated to the visitor presence increase. It should be noted, though, that the aggressiveness component explicative power is low, and only explained 7.6% of the total variance in the PCA. Even if the increase in tension suggests that visitors impose a mild stress on macaque, these results are too ambiguous to confirm a stressful effect of the public. Nevertheless, temperature seems to modulate the expression of the behaviour and should be considered when assessing the visitor effect.

Sex was never linked to a visitor effect, but had a significant influence on the tension component through its interaction with age. On average, males scored higher on tension than females, and their scores increased with age, while it decreased slightly in females. Yawning behaviour had the most important loading on the tension component in our PCA. Yawning is typically performed more frequently by adult males to express a state of mild tension, often after light coercive conflicts (Deputte, 1994; Hadidian, 1980; Troisi *et al.*, 1990).

We did not measure direct indices of welfare, and our results cannot clearly confirm or reject the possibility of a stressful effect of the public in zoos. Still, we showed that the behaviour of captive macaques was modified by the presence of zoo visitors, and that age and temperature should be considered when studying the effects of visitors on the behaviour and welfare of captive primates. While the increase in the sociability axis in young macaques is probably desirable in terms of welfare (Davey, 2007), the increase in activity and the decrease in sociability in old individuals suggest a negative effect. The elevation in the expression of tension at low temperature also supports that visitors could be mildly stressful, but the associated decrease of aggressiveness prevents us from validating this affirmation.

#### 1.4.2 Individual consistency and behavioural response to zoo visitors

The behavioural components found in this study are similar to axes of personality found in other species (Capitanio, 2004; Réale *et al.*, 2007a). With repeatabilities ranging from 5.2% to 26.6% (see Table 1.5), our study shows that individual macaques differ consistently in their activity, tension, sociability and aggressiveness, suggesting four personality traits. Only reactivity did not show a significant repeatability (repeatability = 5.2%,  $p = 0.062$ ) and was not related to sex, age, temperature or visitors. In contrast, reactivity was the only behavioural component that showed a significant zoo effect. Some unmeasured variables associated with social structures, environmental conditions and shared developmental effects or matrilineal effects could be responsible for these zoo differences. Other studies have usually shown individual reactivity differences using experimental designs that elicit a coping response (Boissy, 1995; Bolig *et al.*, 1992; Koolhaas *et al.*, 1999). It is possible that our ethological protocol was not sensitive enough to reveal differences in this trait at the individual level, and that a controlled or more meaningful event than the presence of visitors would have been more appropriate to generate the behavioural responses that would allow these differences to be detected.

Individual behavioural differences in activity, tension, sociability and aggressiveness remained after controlling for the influence of age, sex, temperature, visitor abundance, and zoo. Because social status is an important determinant of behaviour in macaque societies, we also wanted to make sure that these behavioural axes were not the expression of social rank rather than personality traits. We evaluated the correlation between the individual values of dominance and personality (see Appendix B for a description of methods and results). Only the aggressiveness component was significantly related to rank ( $r = 0.44$ ,  $p = 0.045$ ). Some studies on primates have found a link between aggressiveness as a personality trait and dominance rank (Anestis, 2005; Rouff, Sussman and Strube, 2005), but it remains unclear whether aggressive personalities favour the achievement of a high social status, or if a high dominance rank allows individuals to use aggressive behaviours more frequently without risking the potential cost of retaliation from a dominant individual. So far, few studies have demonstrated that personality traits can contribute to the attainment of high social rank in primates. For example, socially impulsive adolescent male vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) are more likely to

achieve a high dominance rank after emigration to another group at adulthood (Fairbanks *et al.*, 2004a). On the other hand, in nepotistic macaque societies, the rank of resident females and pre-emigrating juvenile males is mostly inherited through matriline (Datta, 1983). Thus, the variation in aggressiveness between individuals probably does not emerge solely from the close genetic and developmental individual differences that underline aggressive personalities, but also from privileges arising from socially inherited position in the hierarchical structure (Clarke and Boinski, 1995).

We found no individual differences in behavioural response to visitors. While some studies have demonstrated IxE differences in various environmental contexts, others have shown that a carry-over of the individual differences tend to be favoured over a weaker pattern of IxE (for a review, see Dingemans *et al.*, in prep.). Consistency and plasticity are generally considered to be the results of an evolutionary trade-off between the high costs of versatile plasticity mechanisms (i.e. elaborate sensory systems, information processing, regulatory processes and response mechanisms) and the lower costs of limited adaptability to environmental variation (Briffa, Rundle and Fryer, 2008; DeWitt, Sih and Wilson, 1998; Sih *et al.*, 2004). The pattern of behavioural variation found here suggests that selection could act on personality rather than on individual differences in behavioural plasticity. In zoo settings, or other captive habitats, environmental variation is limited and does not fully represent the complex range of situation for which behavioural traits have evolved (Carlstead, 1996; Elsbeth McPhee, 2004). On the other hand, captive environments create new environmental conditions to which wild animals are not fully adapted (McDougall *et al.*, 2006). Thus, animals displaying personality types adapted to the wild, such as high aggressiveness or low docility, could be selected against by artificial or natural selection in particular captive conditions (Carlstead, 1996; McDougall *et al.*, 2006). The continuous attendance of visitors has been shown to increase the production of stress hormones (Davis, Schaffner and Smith, 2005; Wehnelt *et al.*, 2004), which in turn can affect reproduction or sensitiveness to diseases (Boonstra, 2005; Honess and Marin, 2006). Further investigation is needed to determine the impact of zoo settings on the behaviour and rapid evolution of captive animals.

### 1.4.3 Observational methods and the study of personality

Many studies have used a trait rating method – or subjective assessment – to quantify consistent differences between individuals in non-human primates and other taxa (Bolig *et al.*, 1992; Capitanio, 1999; Carlstead, Mellen and Kleiman, 1999; Gosling, 1998; Gosling and John, 1999; King and Figueredo, 1997; Kuhar *et al.*, 2006; Stevenson-Hinde and Zunz, 1978; Vazire *et al.*, 2007). This method consists of asking people to rate familiar animals for a series of behavioural adjectives. The adjectives are then selected on the basis of significant inter-raters agreement and reliability, and then included in a multivariate analysis, which reveals suites of correlated adjectives that represent personality dimensions (Gosling, 2001; Vazire *et al.*, 2007). With this approach each animal is rated only once by each rater, and each observer bases his rating on his general impression about the animal. The trait rating is therefore a character state approach that provides a fixed portrait of the animal's personality structure regardless of environmental variation. Thus, it cannot be used to measure individual differences in behavioural plasticity. In our study, we choose to use a reaction norm approach with an observational method where animals are observed in a non-manipulated habitat. By measuring an individual's behaviour on several occasions in a varying environment, it is possible to analyse individual behavioural differences as a function of changes in the environment. This method allows us to assess the relative importance of consistency and plasticity of behaviour and provide a more complete description of the between individual variation (Dingemanse *et al.*, in prep.). A reaction norm approach then offers three main advantages over a subjective method. 1) It can underline the kind of variation potentially targeted by selection (i.e. personality and/or individual plasticity). 2) It allows analysis of the ecological role of a behaviour trait. 3) It provides a more elaborate portrait of structure of individual variation, for example by allowing the investigation of the potential correlation between personality traits and traits that show individual plasticity differences (Dingemanse *et al.*, in prep.).

With a subjective method, trait rating is done on a small relative scale (a Likert-type scale that usually extends from 1 to 7), and the raters are encouraged to use the full scale to extract enough variance for individual differences to emerge. Because the entire scale is covered, the scores may be standardized between populations and studies, making the



comparison between populations and/or studies difficult or less meaningful. Using an objective approach, the populations can be efficiently compared on the basis of behavioural frequencies (Rouff, Sussman and Strube, 2005). Then, interesting questions can be raised on the potential environmental, social or genetic sources of the inter-population differences on the distribution of personality traits or plasticity differences. An adequate measure of inter-population variation in multi-group studies also allows isolating the variance that belongs to the populations to obtain a more precise assessment of the inter-individual variance. This can be done, for instance, using mixed models with individuals' ID nested in their population.

Objective observations of species-specific behaviour minimize the anthropogenic bias that could be generated by the interaction between the rater's subjectivity and the definition of behavioural adjectives that are frequently used in the common language to describe human personality. In addition, while rating a trait, the observer could be subjectively influenced by many characteristics of the animals, such as sex, age, rank, weight, and so on. Although it is not possible to completely eliminate any bias from behavioural observations, an objective method allows correcting for these characteristics by separating the behavioural variance associated to some shared individual features from the variance associated to an ID effect. The measure of the individual variation is then refined and is not merged to other individual variables that might be shared between animals. For these reasons, we think, that a reaction norm approach provides many advantages over a trait rating approach, and that an objective method should be preferred in future studies on the ecological and evolutionary role of behavioural individual differences in animals.

## 1.5 CONCLUSION

As many primates and other animals' natural habitats continue to decline, zoos are playing an increasing role as a rare species reservoir (Balmford, Mace and Leader-Williams, 1996; Wheater, 1995). Considering individual variation in enclosure design and animal management would enhance conservation strategies by helping us understand welfare issues and the short term evolutionary effects associated with the zoo environment, particularly if populations are to be reintroduced in the wild after several generations in captivity (McDougall *et al.*, 2006). Our study shows, for instance, that some age-related behavioural variation influences the reaction to a particular aspect of the zoo environments, the chronic presence of unfamiliar humans, and that this effect should be taken into account when designing captive habitats. We did not demonstrate the existence of individual differences in plastic response to visitors. However, such variation could exist for the behaviour traits identified here in relation to other environmental variables relevant to captivity, such as restricted space or management procedures. We think that the reaction norm approach and the objective observational method used in our study provide an excellent theoretical and methodological framework on which it is possible to further investigate the impact of zoo settings and other captive environment features on the behaviour and rapid evolution of animals in captivity.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Le premier objectif de ce mémoire était de proposer une méthode d'évaluation de la personnalité animale qui permet de quantifier les différences de comportement entre individus, mais également de comparer les réponses comportementales individuelles à une variation environnementale continue. Jusqu'à présent, beaucoup d'efforts ont été investis dans le but de valider et promouvoir l'utilisation de méthodes subjectives, insistant sur leurs avantages pratiques, leur degré élevé de fiabilité et sur leur capacité d'éliminer le «bruit» ou la variance introduite dans les mesures par les variables environnementales non contrôlées (Gosling, 2001; Uher, 2008a; Vazire *et al.*, 2007; Wemelsfelder, 1997). Toutefois, c'est justement ce bruit qui permet d'analyser les traits de personnalité dans un environnement dynamique. En évitant de considérer les interactions entre les individus et l'environnement, les méthodes subjectives abordent la personnalité en tant que collection de caractères stables. Cependant, les études en écologie montrent qu'en dépit de leurs différences stables dans le temps et entre les situations, les individus d'une même population peuvent montrer des différences de plasticité comportementale en réponse aux changements de l'environnement (Koolhaas *et al.*, 1999; Wolf, van Doorn and Weissing, 2008). Ainsi caractériser la personnalité d'un individu dans un contexte trop général, en négligeant les ajustements possibles de cet individu face aux changements de l'environnement, limite notre capacité à comprendre les mécanismes adaptatifs observables dans une population. Les études de la personnalité animale qui tentent de définir sa fonction écologique, son potentiel évolutif et la variation dans l'expression des traits plutôt que sa structure psychologique devraient donc plutôt adopter une approche objective qui prend en compte le contexte environnemental dans lequel les traits sont exprimés (Dingemanse *et al.*, in prep.; Dingemanse and Réale, 2005; Réale *et al.*, 2007a; Sih *et al.*, 2004).

Les résultats présentés au chapitre 1 démontrent qu'il est possible, en utilisant une approche par normes de réaction, de déterminer l'influence de variables environnementales sur l'expression des comportements et d'en corriger l'effet pour obtenir une mesure précise du degré de variation interindividuelle. Par contre, nos valeurs de reproductibilité relativement faibles illustrent les effets possibles de variables environnementales non contrôlée sur la diminution du pouvoir de détection de la

constance des différences comportementales interindividuelles. L'utilisation de modèles mixtes permet de corriger une partie de cette variation en intégrant des effets fixes tels que le nombre de visiteurs ou la température. Il est cependant possible que nous ayons omis certaines variables environnementales affectant le comportement des animaux (ex. : caractéristiques des enclos, structure sociale) et qui augmenteraient le bruit de fond (variance résiduelle) dans notre étude. Les modèles mixtes ont aussi permis de corriger pour certains attributs individuels (sexe et âge). Considérant qu'il est difficile de mesurer le degré d'influence de ces facteurs sur la perception et l'évaluation de l'observateur, cette correction aurait été irréalisable avec une approche subjective. Par exemple, l'important contraste d'activité entre les individus jeunes et âgés pourrait dissimuler les différences interindividuelles souvent plus subtiles mais réelles au sein d'une même catégorie d'âge. Donc, en plus de minimiser les biais anthropomorphiques, cette correction aide à raffiner la mesure de variabilité interindividuelle en séparant la variabilité attribuable à l'identité de l'individu de celle due aux caractéristiques partagées par d'autres, notamment le sexe et l'âge.

Une évaluation objective des différences comportementales basée sur la fréquence d'expression des comportements plutôt que sur une échelle psychométrique relative de type Likert (généralement de 1 à 7) évite d'uniformiser artificiellement la variance et la moyenne entre les populations. Elle permet donc une comparaison plus juste entre les groupes d'une même espèce qui peut être effectuée sur la base d'occurrences réelles de comportement plutôt qu'uniquement en comparant des distributions de variance. Ainsi, il pourrait être possible de déterminer, par exemple, que la fréquence d'agression est plus importante dans un groupe que dans un autre, en plus de mettre en évidence les différences individuelles d'agressivité au sein de chaque groupe isolément. En incluant les zoos aux modèles et en nichant les animaux dans ceux-ci, nous avons pu montrer l'existence de différences significatives de réactivité entre les groupes, quoique des différences stables entre individus aient été absentes. Toutefois, l'objectif de notre étude n'était pas de comparer les zoos (voir plus bas). Dans un autre contexte, cette méthode pourrait permettre de mettre en relation les différentes distributions de traits de personnalité dans diverses populations avec les conditions environnementales et génétiques particulières à chacune d'elles. En revanche, parce que leur système de cotation relative tend à standardiser les scores entre les groupes, les méthodes subjectives

ne permettent qu'une analyse des différences individuelles de personnalité au sein d'une seule population.

En plus des différences de personnalité, une approche par normes de réaction permet de faire ressortir des patrons individuels stables de réponse aux changements de l'environnement qui ne pourraient être discernés si seule la réaction globale de la population était étudiée. Contrairement à une approche subjective, elle évite de considérer *a priori* qu'un trait qui ne montre pas de différences stables entre les individus (dans le temps et les variations environnementales) est exprimé de la même façon par toute la population. En effet, il serait difficile avec une approche subjective d'estimer les différences interindividuelles pour un trait qui présenterait une forte interaction IxE tel que dans la figure 1c. Au mieux, les évaluateurs ne distingueraient pas ces différences ou, au pire, attribueraient un rang biaisé aux individus si leur évaluation est influencée par certaines conditions environnementales. Conséquemment, l'examen des normes de réaction peut mettre en évidence le type de variabilité sur laquelle les pressions environnementales et éventuellement la sélection peuvent agir (Brommer *et al.*, 2005; Dingemanse *et al.*, in prep.; Nussey, Wilson and Brommer, 2007). Dans notre étude, les modèles ont indiqué la présence de différences de personnalité sur quatre des cinq axes comportementaux ressortis de l'analyse en composante principale (activité, tension, sociabilité, agressivité). En revanche, bien que ces quatre comportements changent globalement avec les variations de visiteurs, les macaques n'ont pas montré de différences interindividuelles de réaction au public. Il est donc impossible d'affirmer que le public ait agi comme pression environnementale susceptible d'entraîner des réponses et des conséquences variables selon l'individu en dehors des simples différences dues à l'âge et au sexe. De la même manière, il est impossible de déterminer pourquoi des différences individuelles de réaction aux visiteurs étaient absentes. Cette limitation de la plasticité comportementale au niveau individuel a par ailleurs déjà été soulevée par d'autres études (Briffa, Rundle and Fryer, 2008; Dingemanse *et al.*, in prep.; Martin and Réale, 2008). Certains auteurs ont suggéré que les différences de personnalité pourraient apparaître en raison des coûts élevés associés au maintien des mécanismes biologiques responsables de la plasticité phénotypique (Briffa, Rundle and Fryer, 2008; DeWitt, Sih and Wilson, 1998; Sih, Bell and Johnson, 2004). Ces différences seraient maintenues puisque différents types de personnalité pourraient constituer des réponses adaptées à

différentes conditions environnementales (Dingemanse *et al.*, in prep.; Sih, Bell and Johnson, 2004). En vue d'analyser les conséquences évolutives des conditions de captivité sur la distribution des traits de personnalité dans les populations d'animaux de zoo, une étape ultérieure pourrait consister à évaluer l'association entre traits de personnalité et certains traits d'histoire de vie pertinents dans une optique de conservation (longévité, âge à la première reproduction, maladies, blessures, etc.). Cette relation entre personnalité et traits d'histoire de vie pourrait être approfondie en fonction de divers paramètres environnementaux comme l'achalandage, les caractéristiques physiques des enclos, la composition des groupes, les techniques d'approvisionnement en nourriture, etc. (Carlstead, 1996; Carlstead *et al.*, 1999; Wielebnowski, 1999).

Quatre axes comportementaux ont pu être considérés comme des traits de personnalité : activité, tension, sociabilité et agressivité. Des différences individuelles ont souvent été rapportées sur ces mêmes axes chez les primates et d'autres taxa (Capitanio, 2004; Réale *et al.*, 2007a; Smith and Blumstein, 2008). Toutefois, les études en personnalité animale utilisent souvent des méthodologies variables, rendant difficiles les comparaisons inter et intraspécifiques, et par le fait même les méta-analyses. Elles échantillonnent des éléments comportementaux de nature sensiblement distincte pour les inclure dans des analyses multivariées de type parfois différent. Ces études obtiennent alors des variables synthétiques qu'elles identifient ultimement par des terminologies souvent communes, bien qu'elles soient composées d'un assemblage de comportements ou qualificatifs comportementaux uniques et particuliers à chacune d'elle. Notre étude ne résout pas ces problèmes, essentiellement en raison du large éventail de comportements échantillonnés et du recours à l'analyse en composante principale. Des efforts sont parfois faits pour limiter les niveaux d'interprétation et les problèmes terminologiques (Uher, 2008b; Uher and Asendorpf, 2008), mais l'étude de la personnalité animale bénéficierait d'une approche basée sur un plus petit nombre de comportements afin d'éviter l'utilisation d'analyses multivariées et de favoriser une terminologie exempte d'ambiguïté. Idéalement, ces comportements devraient être choisis selon les espèces en fonction de leur degré de reproductibilité et de leur lien avec des déterminants génétiques et physiologiques (Réale *et al.*, 2007a).

Inclure l'identité des zoos comme effet aléatoire dans les modèles mixtes a permis de quantifier la variance créée par des variables environnementales non mesurées. Ici, l'ajout des zoos dans les modèles avait pour but de contrôler leurs effets potentiels afin d'obtenir une valeur plus précise de la variance attribuable à l'identité des individus, et non de comparer l'influence des caractéristiques des enclos sur l'expression des comportements. L'effet zoo s'est néanmoins avéré significatif sur la composante de réactivité, un trait caractérisant habituellement la réaction au stress (Koolhaas *et al.*, 1999). Comme l'étude n'incluait que trois zoos, il serait hasardeux de conclure qu'une certaine institution produit davantage de stress chez ses pensionnaires que les autres, d'autant plus que la variance associée au zoo est trop imprécise et que des indicateurs adéquats de stress n'ont pas été mesurés. Dans un objectif d'optimisation des habitats de captivité, une étude qui inclurait un nombre supérieur d'institutions et qui détaillerait davantage les paramètres d'accessibilité du public aux animaux permettrait, en utilisant la même procédure statistique, d'estimer les normes de réaction associées aux zoos. Il serait alors possible de comparer les pentes de la réponse aux visiteurs spécifique à chaque zoo et de déterminer quelle configuration d'enclos réduit les effets indésirables des fluctuations de public sur le comportement des animaux captifs.

Le second volet visait à définir les réponses comportementales à la présence de visiteurs chez les macaques à queue de lion et à examiner l'influence de différentes caractéristiques individuelles sur ces réponses. Des réponses significatives aux visiteurs ont été observées pour quatre comportements, mais elles étaient toujours modulées par d'autres facteurs. Tel qu'anticipé, le sexe n'a pas influencé la réponse des singes aux visiteurs. En revanche, la contribution principale de l'étude a été de montrer que l'âge semble jouer un rôle déterminant dans la réaction des macaques au public sur le plan de l'activité locomotrice et de la sociabilité. Les études sur l'influence du public notent qu'avec une hausse de la quantité de visiteurs, l'activité des primates augmente et la sociabilité diminue (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Cooke and Schillaci, 2007; Glaston *et al.*, 1984; Hosey and Druck, 1987; Mallapur, Sinha and Waran, 2005; Mitchell *et al.*, 1991a; Mitchell *et al.*, 1992b; Todd, Macdonald and Coleman, 2007; Wells, 2005; Wood, 1998). Cette effet de réduction du temps de repos est généralement considéré négatif (Chamove, Hosey and Schaetzel, 1988; Wells, 2005). Ici, ce même patron d'ajustement comportemental a été trouvé chez les individus âgés. Mais à l'inverse, les

jeunes singes réduisaient leur activité et augmentaient leur sociabilité, ce qui suggère plutôt un effet enrichissant du public. Cette différence de réaction en fonction de l'âge correspond aux attentes énumérées dans les objectifs du mémoire. Chez les humains comme chez les primates non humains, le passage à l'âge adulte s'accompagne de changements biologiques qui atténuent les comportements de recherche de stimulations (Spear, 2000). Alors que le public semble représenter une source intéressante de complexité environnementale pour les jeunes macaques, il pourrait être perçu comme une perturbation d'habitat par les individus adultes. Ces résultats suggèrent 1) que l'âge devrait toujours être considéré dans l'étude de l'effet du public sur le bien-être des animaux de zoo, en particulier des primates ; 2) que les enclos de zoo auraient avantage à sectoriser l'habitat de manière à inclure des zones de rapprochement sécuritaire entre les macaques et le public ainsi que des zones qui permettent l'isolement des animaux.

La température a également influencé la tension et l'agressivité. À faible température, la tension a augmenté avec le nombre de visiteurs alors que l'agressivité a diminué. Le phénomène contraire a été observé à température élevée, mais faiblement. Ces résultats peuvent être interprétés à travers la hausse de proximité entraînée par les températures froides. Pour favoriser la thermorégulation, les macaques se rassemblent et augmentent leur agrégation (Ventura *et al.*, 2005). Dans notre étude, la sociabilité était en effet inversement corrélée avec la température. Cette contrainte de proximité physique interindividuelle liée à la thermorégulation pourrait limiter l'utilisation de stratégies d'évitement des visiteurs et favoriser leur substitution par des activités de déplacement généralement associés à un état de dilemme ou d'inconfort psychologique (Maestriperi *et al.*, 1992). Ce type de comportements autodirigés caractérise effectivement la composante de tension (ex. : auto épouillage, bâillement de tension). Par ailleurs, il est possible qu'en condition de proximité et d'achalandage élevée, l'attention des macaques soit davantage sollicitée par le dilemme entre évitement du public et thermorégulation plutôt que par les conflits entre individus du groupe. Cet élément pourrait expliquer la diminution d'agressivité parallèle à la hausse de tension. Bien que cette interprétation reste incertaine, elle suggère que les visiteurs puissent représenter une légère source de perturbation environnementale pour les macaques, particulièrement en conditions de proximité physique. Toutefois, il est à noter que la composante d'agressivité n'explique que 7,6 % de la variance comportementale et que sa puissance explicative demeure



relativement faible. Il semble néanmoins que l'effet du public sur le comportement des animaux diffère selon les conditions de l'environnement.

Les zoos seront de plus en plus appelés à jouer un rôle de réservoir de biodiversité. Mais leur survie dépend d'abord de leur rentabilité économique et de la satisfaction des besoins de leurs clients. La qualité de l'expérience des visiteurs ne dépend pas uniquement de la possibilité d'observer des animaux actifs, mais également de la perception qu'a le public du bien-être des pensionnaires et de la richesse de leurs habitats. Par exemple, les visiteurs demeurent plus longtemps devant un habitat complexe et d'apparence naturel, même s'ils ont de la difficulté à discerner ses occupants (Bitgood, Patterson and Benefield, 1988; Davey, 2006a). Les objectifs de rentabilité ne devraient donc pas entrer en conflit avec l'élaboration de mesures parfois coûteuses qui, en améliorant le milieu des animaux captifs, favorisent du même coup les probabilités de succès des programmes de conservation. Un nombre croissant d'études dénotent des effets plus ou moins négatifs de la présence de visiteurs. Pour l'instant, la vaste majorité d'entre elles se sont concentrées sur les primates (Hosey, 2000), probablement en raison de leur répertoire comportemental varié et de leur propension à interagir avec les humains. D'autres espèces pourraient par contre faire preuve d'une capacité d'habituation plus réduite à la présence chronique d'humains non familiers. Les ressources allouées à la conservation étant limitées, les efforts scientifiques futures devront cibler des espèces sensibles (Balmford, Mace and Leader-Williams, 1996), et non uniquement charismatiques, afin d'optimiser l'applicabilité des résultats de recherche sur l'effet des visiteurs, mais plus largement sur l'impact des environnements de captivité sur le comportement et la biologie des animaux de zoo.

APPENDICE A

BEHAVIOURAL OBSERVATION GRID

**Date:**  
**Time:**

**Animal**  
**Zoo:**

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

1. Number of Visitors

2. In group

3. Alone

4. Rest

5. Forage

6. Visual scan

7. Allo-groom

8. Self-groom

9. Play

10. Play with object

11. Fast movement

12. Slow movement

13. Scratch

14. Welcoming

15. Non-Welcoming

16. Approach

17. Distant Approach

18. Initiate play

19. Open to interact

20. Refuse to interact

21. ROM

22. Hug

23. Following

24. Assault

25. Chase

**Date:**  
**Time:**

**Animal**  
**Zoo:**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
26. Food stealing										
27. Supplant										
38. Mount										
29. Parade										
30. Low Threat										
31. Tension Yawn										
32. Flee										
33. Give up space										
34. Receive mount										
35. Present										
36. Fear grin										
37. Lip-smack										
38. Silent bared teeth										
39. Reactive										
40. Aware										
41. Unaware										
42. Avoid steal attempt										
43. Inspect										
44. Interpose										
45. Seek support										
46. Abnormal										
47. Beg										
48. Masturbate										
49. Mate										
50. Persistent										

\* The observation grid was initially condensed on one page. Here, it is presented on two pages for reading convenience.

## APPENDICE B

### EVALUATION OF SOCIAL RANK AND CORRELATION TO PERSONALITY TRAITS

Personality traits such as aggressiveness, social competence and social impulsivity could favour the achievement of high ranks in primates (Anestis, 2005; Fairbanks *et al.*, 2004a; McGuire, Raleigh and Pollack, 1994; Rouff, Sussman and Strube, 2005; Sapolsky, 1990). To investigate whether personality and behavioural plasticity in response to zoo visitors were associated with dominance status in our study, we calculated the social rank of every monkey. A dominance matrix was created in each group by recording the outcome of agonistic dyadic encounters following Singh *et al.* (2006). We noted the occurrence of threat, chase, attack, mount and displacement as dominant behaviours; and present for mount, lipsmack and avoidance as subordinate behaviours. These observations were recorded continuously during the observation sessions described in chapter 1. We used Matman version 3.1 to determine the dominance structure of each zoo sample independently. This procedure allowed us to create a linear or near-linear hierarchical structure using dyadic encounter information and tolerates unavailable or equal ranks (De Vries, 1998). To be able to compare the ranks of individuals from different social groups, we calculated a relative dominance rank for each animal using the formula :  $1 - (\text{rank} / N_i)$ , where  $N_i$  is the number of individual in a zoo sample (Côté, 2000). The dominance ranks then varied from 0 (subordinate) to 1 (dominant).

We built behaviour profiles for individuals using the dominance rank and individual elevation for each behavioural trait in the PCA (see methods) using best linear unbiased predictors (BLUPs) of the random effect Animal ID. BLUPs are independent of other terms in the model, standardized to a mean of zero (Kruuk, 2004) and represents a more appropriate estimate of an individual's behaviour than the mean of all measures for that individual (Martin and Réale, 2008).

We calculated the Pearson's product-moment correlation between dominance and BLUPs for the four behavioural components that showed significant individual effects: activity,

tension, sociability, and aggressiveness. Results are shown in Table B.1. Aggressiveness was positively and significantly related to dominance rank.

**Table B.1**

Pearson's product-moment correlation between dominance rank and individual BLUPs of four behavioural components in lion-tailed macaques of three North-American zoos

	Principal Component			
	PC1 Activity	PC2 Tension	PC3 Sociability	PC5 Aggressiveness
<i>r</i>	-0.297	0.145	-0.373	<b>0.441</b>
<i>t</i>	-1.354	0.640	-1.750	2.142
<i>p</i>	0.192	0.530	0.096	0.045

All the tests were run with 19 degrees of freedom. Significant correlations are in bold. Animals from the PPC were excluded from these analyses.

*r* = Pearson's product-moment correlation coefficient

*t* = Value of the *t* test statistic

*p* = *P*-values of the *t* test

## RÉFÉRENCES

- Abegg, C., B. Thierry and W. Kaumanns, 1996. «Reconciliation in three groups of lion-tailed macaques». *International Journal of Primatology*, vol. 17, no 5, p. 803-816.
- Anderson, U. S., M. Benne, M. A. Bloomsmith and T. L. Maple, 2002. «Retreat space and human visitor density moderate undesirable behavior in petting zoo animals». *Journal of Applied Animal Welfare Science*, vol. 5, no 2, p. 125 - 137.
- Anestis, S. F., 2005. «Behavioral style, dominance rank, and urinary cortisol in young chimpanzees (*Pan troglodytes*)». *Behaviour*, vol. 142, p. 1245-1268.
- Anestis, S. F., 2006. «Testosterone in juvenile and adolescent male chimpanzees (*Pan troglodytes*): Effects of dominance rank, aggression, and behavioral style». *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 130, no 4, p. 536-545.
- Anestis, S. F., R. G. Bribiescas and D. L. Hasselschwert, 2006. «Age, rank, and personality effects on the cortisol sedation stress response in young chimpanzees». *Physiology & Behavior*, vol. 89, no 2, p. 287-294.
- Balmford, A., G. M. Mace and N. Leader-Williams, 1996. «Designing the ark: setting priorities for captive breeding». *Conservation biology*, vol. 10, no 3, p. 719-727.
- Banerjee, M., 1999. «Beyond kappa: A review of interrater agreement measures». *Canadian Journal of Statistics*, vol. 27, no 1, p. 3-23.
- Bitgood, S., D. Patterson and A. Benefield, 1988. «Exhibit design and visitor behavior: empirical relationships». *Environment and Behavior*, vol. 20, p. 474-491.
- Blaney, E. C. and D. L. Wells, 2004. «The influence of a camouflage net barrier on the behaviour, welfare and public perceptions of zoo-housed gorillas». *Animal Welfare*, vol. 13, no 2, p. 111-118.
- Boissy, A., 1995. «Fear and fearfulness in animals». *The Quarterly Review of Biology*, vol. 70, no 2, p. 165-191.
- Bolig, R., C. S. Price, P. L. O'Neill and S. J. Suomi, 1992. «Subjective assessment of reactivity level and personality traits of rhesus-monkeys». *International Journal of Primatology*, vol. 13, no 3, p. 287-306.
- Boon, A. K., D. Réale and S. Bøutin, 2008. «Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*». *Oikos*, vol. 117, no 9, p. 1321-1328.

- Boonstra, R., 2005. «Equipped for life: the adaptative role of the stress axis in male mammals». *Journal of Mammalogy*, vol. 86, no 2, p. 236-247.
- Briffa, M., S. D. Rundle and A. Fryer, 2008. «Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 275, no 1640, p. 1305-1311.
- Brommer, J. E., J. Merila, B. C. Sheldon and L. Gustafsson, 2005. «Natural selection and genetic variation for reproductive reaction norms in a wild bird population». *Evolution*, vol. 59, no 6, p. 1362-1371.
- Call, J., F. Aureli and F. B. M. de Waal, 2002. «Postconflict third-party affiliation in stump-tailed macaques». *Animal Behaviour*, vol. 63, no 2, p. 209-216.
- Capitanio, J. P., 1999. «Personality dimensions in adult male rhesus macaques: Prediction of behaviors across time and situation». *American Journal of Primatology*, vol. 47, no 4, p. 299-320.
- Capitanio, J. P., 2004. «Personality factors between and within species». In *Macaques societies: a model for the study of social organization*, sous la dir. de B. Thierry, M. Singh and W. Kaumanns, Cambridge: Cambridge University Press.
- Capitanio, J. P., S. P. Mendoza and K. L. Bentson, 2004. «Personality characteristics and basal cortisol concentrations in adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*)». *Psychoneuroendocrinology*, vol. 29, no 10, p. 1300-1308.
- Carder, G. and S. Semple, 2008. «Visitor effects on anxiety in two captive groups of western lowland gorillas». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 115, no 3-4, p. 211-220.
- Carlstead, K., 1996. «Effects of captivity on the behavior of wild mammals». In *Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques*, sous la dir. de D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin, p. 317-333. Chicago: Chicago University Press.
- Carlstead, K. and J. L. Brown, 2005. «Relationships between patterns of fecal corticoid excretion and behavior, reproduction, and environmental factors in captive black (*Diceros bicornis*) and white (*Ceratotherium simum*) rhinoceros». *Zoo Biology*, vol. 24, no 3, p. 215-232.
- Carlstead, K., J. Fraser, C. Bennett and D. G. Kleiman, 1999. «Black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in US zoos: II. Behavior, breeding success, and mortality in relation to housing facilities». *Zoo Biology*, vol. 18, no 1, p. 35-52.



- Carlstead, K., J. Mellen and D. G. Kleiman, 1999. «Black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in US zoos: I. Individual behavior profiles and their relationship to breeding success». *Zoo Biology*, vol. 18, no 1, p. 17-34.
- Chamove, A., H. Eysenck and H. Harlow, 1972. «Personality in monkeys: factor analyses of rhesus social behaviour». *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, vol. 24, no 4, p. 496-504.
- Chamove, A. S., G. R. Hosey and P. Schaetzel, 1988. «Visitors excite primates in zoos». *Zoo Biology*, vol. 7, p. 359-369.
- Clarke, A. S. and S. Boinski, 1995. «Temperament in nonhuman-primates». *American Journal of Primatology*, vol. 37, no 2, p. 103-125.
- Cohen, J., 1960. «A coefficient of agreement for nominal scales». *Educational and Psychological Measurement*, vol. 20, no 1, p. 37-46.
- Coleman, K., L. A. Tully and J. L. McMillan, 2005. «Temperament correlates with training success in adult rhesus macaques». *American Journal of Primatology*, vol. 65, no 1, p. 63-71.
- Cooke, C. M. and M. A. Schillaci, 2007. «Behavioral responses to the zoo environment by white handed gibbons». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 106, no 1-3, p. 125-133.
- Côté, S. D., 2000. «Dominance hierarchies in female mountain goats: Stability, aggressiveness and determinants of rank». *Behaviour*, vol. 137, no 11, p. 1541-1566.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston and J. M. McNamara, 2004. «The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective». *Ecology Letters*, vol. 7, no 8, p. 734-739.
- Datta, S. B., 1983. «Relative power and the acquisition of rank». In *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, sous la dir. de R. A. Hinde, p. 93-103. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Davey, G., 2006a. «Relationships between exhibit naturalism, animal visibility and visitor interest in a Chinese Zoo». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 96, no 1-2, p. 93-102.
- Davey, G., 2006b. «Visitor behavior in zoos: A review». *Anthrozoos*, vol. 19, no 2, p. 143-157.

- Davey, G., 2007. «Visitors' effects on the welfare of animals in the zoo: A review». *Journal of Applied Animal Welfare Science*, vol. 10, no 2, p. 169-183.
- Davis, N., C. M. Schaffner and T. E. Smith, 2005. «Evidence that zoo visitors influence HPA activity in spider monkeys (*Ateles geoffroyii rufiventris*)». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 90, no 2, p. 131-141.
- De Vries, H., 1998. «Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review». *Animal Behaviour*, vol. 55, p. 827-843.
- Deputte, B., 1994. «Ethological study of yawning in primates. I: Quantitative analysis and study of causation in two species of old world monkeys (*Cercocebus albigena* and *Macaca fascicularis*)». *Ethology*, vol. 98, no 3-4, p. 221-245.
- DeWitt, T. J., A. Sih and D. S. Wilson, 1998. «Costs and limits of phenotypic plasticity». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 13, p. 77-81.
- Dingemanse, N., A. J. N. Kazem, D. Réale and J. Wrieth, in prep. «Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity».
- Dingemanse, N. J. and D. Réale, 2005. «Natural selection and animal personality». *Behaviour*, vol. 142, p. 1159-1184.
- EC, 2007. «Environment Canada», Government of Canada, [www.ec.gc.ca](http://www.ec.gc.ca), Juin 2007.
- Ellis, B. J., J. J. Jackson and W. T. Boyce, 2006. «The stress response systems: Universality and adaptive individual differences». *Developmental Review*, vol. 26, no 2, p. 175-212.
- Elsbeth McPhee, M., 2004. «Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs». *Biological Conservation*, vol. 115, no 1, p. 71-77.
- Fairbanks, L. A., 2001. «Individual differences in response to a stranger: Social impulsivity as a dimension of temperament in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*)». *Journal of Comparative Psychology*, vol. 115, no 1, p. 22-28.
- Fairbanks, L. A., M. J. Jorgensen, A. Huff, K. Blau, Y.-Y. Hung and J. J. Mann, 2004a. «Adolescent impulsivity predicts adult dominance attainment in male vervet monkeys». *American Journal of Primatology*, vol. 64, no 1, p. 1-17.
- Fairbanks, L. A. and M. T. McGuire, 1993. «Maternal protectiveness and response to the unfamiliar in vervet monkeys». *American Journal of Primatology*, vol. 30, no 2, p. 119-129.

- Fairbanks, L. A., T. K. Newman, J. N. Bailey, M. J. Jorgensen, S. E. Breidenthal, R. A. Ophoff, A. G. Comuzzie, L. J. Martin and J. Rogers, 2004b. «Genetic contributions to social impulsivity and aggressiveness in vervet monkeys». *Biological Psychiatry*, vol. 55, no 6, p. 642-647.
- Figueredo, A. J., R. Cox and R. Rhine, 1995. «A generalizability analysis of subjective personality assessments in the stump-tail macaque and the zebra finch». *Multivariate Behavioral Research*, vol. 30, no 2, p. 167-197.
- Frankham, R., 2008. «Genetic adaptation to captivity in species conservation programs». *Molecular Ecology*, vol. 17, no 1, p. 325-333.
- Glaston, A. R., E. Geilvoet-Soeteman, E. Hora-Peck and J. A. R. A. M. Van Hooff, 1984. «The influence of zoo environment on social behavior of groups of cotton-topped tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*». *Zoo Biology*, vol. 3, p. 241-253.
- Gosling, S. D., 1998. «Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*)». *Journal of Comparative Psychology*, vol. 112, no 2, p. 107-118.
- Gosling, S. D., 2001. «From mice to men: What can we learn about personality from animal research?». *Psychological Bulletin*, vol. 127, no 1, p. 45-86.
- Gosling, S. D. and O. P. John, 1999. «Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review». *Current Directions in Psychological Science*, vol. 8, no 3, p. 69-75.
- Hadidian, J., 1980. «Yawning in an old world monkey, *Macaca nigra* (Primates: Cercopithecidae)». *Behaviour*, vol. 75, p. 133-147.
- Heath-Lange, S., J. C. Ha and G. P. Sackett, 1999. «Behavioral measurement of temperament in male nursery-raised infant macaques and baboons». *American Journal of Primatology*, vol. 47, no 1, p. 43-50.
- Higley, J. D. and M. Linnoila, 1997. «Low central nervous system serotonergic activity is traitlike and correlates with impulsive behavior». *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 836, no Neurobiology of Suicide, The : From the Bench to the Clinic, p. 39-56.
- Higley, J. D., J. S. Stephen and L. Markku, 1992. «A longitudinal assessment of CSF monoamine metabolite and plasma cortisol concentrations in young rhesus monkeys». *Biological psychiatry*, vol. 32, no 2, p. 127-145.
- Hollander, F. A., T. Van Overveld, I. Tokka and E. Matthysen, 2008. «Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*)». *Ethology*, vol. 114, no 4, p. 405-412.

- Honess, P. E. and C. M. Marin, 2006. «Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates». *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 30, no 3, p. 390-412.
- Hosey, G., 2008. «A preliminary model of human-animal relationships in the zoo». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 109, no 2-4, p. 105-127.
- Hosey, G. R., 2000. «Zoo animals and their human audiences: What is the visitor effect?». *Animal Welfare*, vol. 9, no 4, p. 343-357.
- Hosey, G. R., 2005. «How does the zoo environment affect the behaviour of captive primates?». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 90, no 2, p. 107-129.
- Hosey, G. R. and P. L. Druck, 1987. «The influence of zoo visitors on the behavior of captive primates». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 18, p. 19-29.
- Itoh, K., 2002. «Personality research with non-human primates: Theoretical formulation and methods». *Primates*, vol. 43, no 3, p. 249-261.
- IUCN, 2007. «IUCN Red List of Threatened Species, *Macaca silenus* - Endangered», International Union for Conservation of Nature, <http://www.iucnredlist.org/details/12559>, Août 2008.
- IUCN, 2008. «IUCN Red List of Threatened Species™: Summary Statistics for Globally Threatened Species», International Union for Conservation of Nature, <http://www.iucnredlist.org/static/stats>, Novembre 2008.
- Johnson, P. C., 1985. «Note on the ethogram of captive lion-tailed macaque». In *The Lion-Tailed Macaque: Status and Conservation*, sous la dir. de P. G. Heltne, p. 239-263. New York: Alan R. Liss.
- Judge, P. G., N. S. Griffaton and A. M. Fincke, 2006. «Conflict management by hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) during crowding: a tension-reduction strategy». *American Journal of Primatology*, vol. 68, no 10, p. 993-1006.
- Kaiser, H. F., 1991. «Coefficient alpha for a principal component and the Kaiser-Guttman rule». *Psychological Repport*, vol. 68, p. 855-858.
- King, J. E. and A. J. Figueredo, 1997. «The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality». *Journal of Research in Personality*, vol. 31, no 2, p. 257-271.
- Koolhaas, J. M., 2008. «Coping style and immunity in animals: Making sense of individual variation». *Brain Behavior and Immunity*, vol. 22, no 5, p. 662-667.

- Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. De Boer, B. J. Van Der Vegt, C. G. Van Reenen, H. Hopster, I. C. De Jong, M. A. W. Ruis and H. J. Blokhuis, 1999. «Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology». *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 23, no 7, p. 925-935.
- Korte, S. M., J. M. Koolhaas, J. C. Wingfield and B. S. McEwen, 2005. «The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 29, no 1, p. 3-38.
- Kruuk, L. E. B., 2004. «Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 359, no 1446, p. 873-890.
- Kuhar, C. W., T. S. Stoinski, K. E. Lukas and T. L. Maple, 2006. «Gorilla Behavior Index revisited: Age, housing and behavior». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 96, no 3-4, p. 315-326.
- Kumara, H. N. and M. Singh, 2004. «Distribution and abundance of primates in rain forests of the Western Ghats, Karnataka, India and the conservation of *Macaca silenus*». *International Journal of Primatology*, vol. 25, no 5, p. 1001-1018.
- Lessells, C. M. and P. T. Boag, 1987. «Unrepeatable repeatabilities: A common mistake». University of California Press on behalf of the American Ornithologists' Union. p 116-121.
- Li, C., Z. Jiang, S. Tang and Y. Zeng, 2007. «Evidence of effects of human disturbance on alert response in pere david's deer (*Elaphurus davidianus*)». *Zoo Biology*, vol. 26, no 6, p. 461-470.
- Lindburg, D. G., 1992. «Captive breeding and conservation of lion-tailed macaques». *Endangered Species UPDATE*, vol. 10, no 1, p. 1-4.
- Lindburg, D. G., 2001. «A century of involvement with lion-tailed macaques in North America». *Primate Report*, vol. 58, p. 51-64.
- Maestripieri, D., 2000. «Measuring temperament in rhesus macaques: consistency and change in emotionality over time». *Behavioural Processes*, vol. 49, no 3, p. 167-171.
- Maestripieri, D., 2005. «Gestural communication in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*): Use of signals in relation to dominance and social context». *Gesture*, vol. 5, no 1-2, p. 57-73.

- Maestripieri, D., G. Schino, F. Aureli and A. Troisi, 1992. «A modest proposal - Displacement activities as an indicator of emotions in primates». *Animal Behaviour*, vol. 44, no 5, p. 967-979.
- Maestripieri, D. and K. Wallen, 1997. «Affiliative and submissive communication in rhesus macaques». *Primates*, vol. 38, no 2, p. 127-138.
- Magin, C. D., T. H. Johnson, M. Jenkins, B. Groombridge and H. Smith, 1994. «Species extinctions, endangerment and captive breeding». In *Creative Conservation*, sous la dir. de P. J. S. Olney, G. M. Mace and A. T. C. Feistner, London; Chapman & Hall.
- Mallapur, A. and R. Chellam, 2002. «Environmental influences on stereotypy and the activity budget of Indian leopards (*Panthera pardus*) in four zoos in Southern India». *Zoo Biology*, vol. 21, p. 585-595.
- Mallapur, A., A. Sinha and N. Waran, 2005. «Influence of visitor presence on the behaviour of captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) housed in Indian zoos». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 94, no 3-4, p. 341-352.
- Mansour, A. A. H., A.-H. Zakaria and A. F. Fraser, 2000. «Effect of enclosure quality on reactivity and welfare of captive Soemmerring's gazelle (*Gazella soemmerringii*)». *Journal of Applied Animal Welfare Science*, vol. 3, no 4, p. 335 - 343.
- Margulis, S. W., C. Hoyos and M. Anderson, 2003. «Effect of felid activity on zoo visitor interest». *Zoo Biology*, vol. 22, p. 587-599.
- Martin, J. G. A. and D. Réale, 2008. «Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*». *Animal Behaviour*, vol. 75, p. 309-318.
- McDougall, P. T., D. Réale, D. Sol and S. M. Reader, 2006. «Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations». *Animal Conservation*, vol. 9, no 1, p. 39-48.
- McGuire, M. T., M. J. Raleigh and D. B. Pollack, 1994. «Personality features in vervet monkeys - The effects of sex, age, social-status, and group composition». *American Journal of Primatology*, vol. 33, no 1, p. 1-13.
- Mehlman, P. T., J. D. Higley, I. Faucher, A. A. Lilly, D. M. Taub, J. Vickers, S. J. Suomi and M. Linnoila, 1994. «Low CSF 5-HIAA concentrations and severe aggression and impaired impulse control in nonhuman primates». *American Journal of Psychiatry*, vol. 151, no 10, p. 1485-1491.

- Mehlman, P. T., J. D. Higley, I. Faucher, A. A. Lilly, D. M. Taub, J. Vickers, S. J. Suomi and M. Linnoila, 1995. «Correlation of CSF 5-HIAA concentration with sociality and the timing of emigration in free-ranging primates». *American Journal of Psychiatry*, vol. 152, no 6, p. 907-913.
- Melfi, V., 2005. «The appliance of science to zoo-housed primates». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 90, no 2, p. 97-106.
- Melfi, V. A., 2007. «Diversity of zoo primates research: A sampler». *International Journal of Primatology*, vol. 28, p. 1413-1415.
- Mitchell, G., F. Herring, S. Obradovich, C. Tromborg, B. Dowd, L. E. Neville and L. Field, 1991a. «Effects of visitors and cage changes on the behaviors of mangabeys». *Zoo Biology*, vol. 10, no 5, p. 417-423.
- Mitchell, G., F. Herring, C. Tromborg, B. Dowd, S. Steiner and S. Obradovich, 1992a. «Targets of aggressive facial displays by golden-bellied mangabeys (*Cercocebus galeritus chrysogaster*) at the Sacramento Zoo». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 33, p. 249-259.
- Mitchell, G., S. D. Obradovich, F. H. Herring, B. Dowd and C. Tromborg, 1991b. «Threats to observers, keepers, visitors, and others by zoo mangabeys (*Cercocebus galeritus chrysogaster*)». *Primates*, vol. 32, no 4, p. 515-522.
- Mitchell, G., C. T. Tromborg, J. Kaufman, S. Bargabus, R. Simoni and V. Geissler, 1992b. «More on the influence of zoo visitors on the behavior of captive primates». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 35, no 2, p. 189-198.
- NOAA, 2007. «National Oceanic and Atmospheric Administration», United States Department of Commerce, [www.noaa.gov](http://www.noaa.gov), Septembre 2007.
- Nunn, C. L. and R. O. Deaner, 2004. «Patterns of participation and free riding in territorial conflicts among ringtailed lemurs (*Lemur catta*)». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 57, no 1, p. 50-61.
- 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*, vol. 20, no 3, p. 831-844.
- O'Donovan, D., J. E. Hindle, S. McKeown and S. O'Donovan, 1992. «Effect of visitors on the behaviour of female Cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and cubs». *International Zoo Yearbook*, vol. 32, p. 238-244.
- Penke, L., J. J. A. Denissen and G. F. Miller, 2007. «The evolutionary genetics of personality». *European Journal of Personality*, vol. 21, no 6, p. 549-587.

- Pigliucci, M., 2005. «Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 20, no 9, p. 481-486.
- Pinheiro, J. C. and D. M. Bates, 2000. «Mixed-effects models in S and S-PLUS». New York: Springer-Verlag.
- Quinn, J. L. and W. Cresswell, 2005. «Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*». *Behaviour*, vol. 142, p. 1377-1402.
- Réale, D. and M. Festa-Bianchet, 2003. «Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes». *Animal Behaviour*, vol. 65, p. 463-470.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall and N. J. Dingemanse, 2007a. «Integrating animal temperament within ecology and evolution». *Biological Reviews*, vol. 82, no 2, p. 291-318.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall and N. J. Dingemanse, 2007b. «Integrating animal temperament within ecology and evolution». *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 0, no 0, p. 00.
- Rouff, J. H., R. W. Sussman and M. J. Strube, 2005. «Personality traits in captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*)». *American Journal of Primatology*, vol. 67, no 2, p. 177-198.
- Sapolsky, R. M., 1990. «Adrenocortical function, social rank, and personality among wild baboons». *Biological Psychiatry*, vol. 28, no 10, p. 862-&.
- Sapolsky, R. M. and J. C. Ray, 1989. «Styles of dominance and their endocrine correlates among wild olive baboons (*Papio anubis*)». *American Journal of Primatology*, vol. 18, no 1, p. 1-13.
- Schino, G., G. Perretta, A. M. Taglioni, V. Monaco and A. Troisi, 1996. «Primate displacement activities as an ethopharmacological model of anxiety». *Anxiety*, vol. 2, no 4, p. 186-191.
- Schino, G. and A. Troisi, 1990. «Behavioral thermoregulation in long-tailed macaques: Effect on social preference». *Physiology & Behavior*, vol. 47, no 6, p. 1125-1128.
- Sih, A., A. Bell and J. C. Johnson, 2004. «Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, no 7, p. 372-378.
- Sih, A., A. M. Bell, J. C. Johnson and R. E. Ziemba, 2004. «Behavioral syndromes: An integrative overview». *Quarterly Review of Biology*, vol. 79, no 3, p. 241-277.



- Singh, M., B. A. Krishna and M. Singh, 2006. «Dominance hierarchy and social grooming in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Western Ghats, India». *Journal of Biosciences*, vol. 31, no 3, p. 369-377.
- Singh, M., A. K. Sharma, E. Krebs and W. Kaumanns, 2006. «Reproductive biology of lion-tailed macaque (*Macaca silenus*): An important key to the conservation of an endangered species». *Current Science*, vol. 90, no 6, p. 804-811.
- Singh, M., M. Singh, M. A. Kumar, H. N. Kumara, A. K. Sharma and W. Kaumanns, 2002. «Distribution, population structure, and conservation of lion-tailed Macaques (*Macaca silenus*) in the Anaimalai Hills, Western Ghats, India». *American Journal of Primatology*, vol. 57, no 2, p. 91-102.
- Skinner, S. W. and J. S. Lockard, 1979. «An ethogram of the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in captivity». *Applied Animal Ethology*, vol. 5, p. 241-253.
- Smith, B. R. and D. T. Blumstein, 2008. «Fitness consequences of personality: a meta-analysis». *Behavioral Ecology*, vol. 19, no 2, p. 448-455.
- Spear, L. P., 2000. «The adolescent brain and age-related behavioral manifestations». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 24, no 4, p. 417-463.
- Stevenson-Hinde, J., R. Stillwell-Barnes and M. Zunz, 1980. «Subjective assessment of rhesus monkeys over successive years». *Primates*, vol. 31, no 1, p. 66-82.
- Stevenson-Hinde, J. and M. Zunz, 1978. «Subjective assessment of individual rhesus monkeys». *Primates*, vol. 19, no 3, p. 473-482.
- Suomi, S. J., 1997. «Early determinants of behaviour: evidence from primate studies». *British Medical Bulletin*, vol. 53, no 1, p. 170-184.
- Thierry, B., 2000. «Les mécanismes morphogénétiques dans les organisations sociales des macaques». *Primatologie*, vol. 3, p. 237-265.
- Todd, P. A., C. Macdonald and D. Coleman, 2007. «Visitor-associated variation in captive Diana monkey (*Cercopithecus diana diana*) behaviour». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 107, no 1-2, p. 162-165.
- Troisi, A., F. Aureli, G. Schino, F. Rinaldi and N. De Angelis, 1990. «The influence of age, sex, and rank on yawning behavior in two species of macaques (*Macaca fascicularis* and *M. fuscata*)». *Ethology*, vol. 86, no 4, p. 303-310.
- Uher, J., 2008a. «Comparative personality research: methodological approaches». *European Journal of Personality*, vol. 22, p. 427-455.

- Uher, J., 2008b. «Three methodological core issues of comparative personality research». *European Journal of Personality*, vol. 22, p. 475-496.
- Uher, J. and J. B. Asendorpf, 2008. «Personality assessment in the Great Apes: Comparing ecologically valid behavior measures, behavior ratings, and adjective ratings». *Journal of Research in Personality*, vol. 42, no 4, p. 821-838.
- Uher, J., J. B. Asendorpf and J. Call, 2008. «Personality in the behaviour of great apes: temporal stability, cross-situational consistency and coherence in response». *Animal Behaviour*, vol. 75, no 1, p. 99-112.
- Van Hooff, J. A. R. A. M., 1967. «The facial displays of the catarrhine monkeys and apes». In *Primate ethology*, sous la dir. de D. Morris, p. 7-78. Chicago: Aldine.
- Vazire, S., S. D. Gosling, A. S. Dickey and S. J. Shapiro, 2007. «Measuring personality in non-human animals». In *Handbook of Research Methods in Personality Psychology*, sous la dir. de R. W. Robins, R. C. Fraley and R. Kruger, p. 190-206. New York: Guilford Press.
- Ventura, R., B. Majolo, G. Schino and S. Hardie, 2005. «Differential effects of ambient temperature and humidity on allogrooming, self-grooming, and scratching in wild Japanese macaque». *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 126, no 4, p. 453-457.
- Wada, K., E. Tokida and H. Ogawa, 2007. «The influence of snowfall, temperature and social relationships on sleeping clusters of Japanese monkeys during winter in Shiga Heights». *Primates*, vol. 48, no 2, p. 130-139.
- Wehnelt, S., V. Fishlock, E. Condon, R. Coleman and C. Schaffner, 2004. «Visitor numbers affect endocrinological stress levels and behaviour in orang-utans at Chester Zoo». *Primate Eye*, vol. 83, no 7, p. 7-8.
- Wells, D. L., 2005. «A note on the influence of visitors on the behaviour and welfare of zoo-housed gorillas». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 93, no 1-2, p. 13-17.
- Wemelsfelder, F., 1997. «The scientific validity of subjective concepts in models of animal welfare». *Applied Animal Behaviour Science*, vol. 53, no 1-2, p. 75-88.
- Wemmer, C., S. Derrickson and L. Collins, 1996. «The role of conservation and survival centers in wildlife conservation». In *Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques*, sous la dir. de D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin, Chicago: Chicago University Press.

- Westergaard, G. C., S. J. Suomi, J. D. Higley and P. T. Mehlman, 1999. «CFS 5-HIAA and aggression in female macaque monkeys: species and interindividual differences». *Psychopharmacology*, vol. 146, p. 440-446.
- Wheater, R., 1995. «World zoo conservation strategy - a blueprint for zoo development». *Biodiversity and Conservation*, vol. 4, no 6, p. 544-552.
- Wielebnowski, N., 1998. «Contributions of behavioural studies to captive management and breeding of rare endangered mammals». In *Behavioral ecology and conservation biology*, sous la dir. de T. Caro, p. 130-162. New York: Oxford University Press.
- Wielebnowski, N. C., 1999. «Behavioral differences as predictors of breeding status in captive cheetahs». *Zoo Biology*, vol. 18, no 4, p. 335-349.
- Wielebnowski, N. C., N. Fletchall, K. Carlstead, J. M. Busso and J. L. Brown, 2002. «Noninvasive assessment of adrenal activity associated with husbandry and behavioral factors in the North American clouded leopard population». *Zoo Biology*, vol. 21, p. 77-98.
- Wolf, M., G. S. van Doorn and F. J. Weissing, 2008. «Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, no 41, p. 15825-15830.
- Wood, W., 1998. «Interactions among environmental enrichment, viewing crowds, and zoo chimpanzees (*Pan troglodytes*)». *Zoo Biology*, vol. 17, no 3, p. 211-230.