

RÉPÉTABILITÉ, DÉTERMINANTS, HÉRITABILITÉ ET PATRONS DE SÉLECTION DE
LA DOCILITÉ CHEZ LE TAMIA RAYÉ (*TAMIAS STRIATUS*)

par

Étienne St-Hilaire

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, février 2016

Le 19 février 2016

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Étienne St-Hilaire
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche
Département de biologie, Université de Sherbrooke

Professeur Denis Réale
Codirecteur de recherche
Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal

Professeur Patrick Bergeron
Évaluateur externe
Université Bishops

Professeur Marco Festa-Bianchet
Président-rapporteur
Département de biologie, Université de Sherbrooke

SOMMAIRE

De nombreux traits comportementaux montrent une variabilité individuelle et génétique importante malgré une sélection potentiellement forte qui devrait en réduire la variabilité. Comprendre les mécanismes permettant le maintien de la variabilité phénotypique dans les populations sauvages est donc un objectif central en écologie et en évolution. Dans cette optique, ce projet de recherche étudie la docilité, un trait de comportement d'intérêt dans le champ d'étude de la personnalité animale en raison de ses conséquences possibles sur l'aptitude phénotypique des individus. La docilité a été analysée en utilisant les mesures de la réponse de l'animal envers les manipulateurs chez une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*). La variation dans l'expression de la docilité entre les individus d'une population peut être maintenue par une hétérogénéité spatiale et temporelle dans les conditions environnementales. Premièrement, la variation dans ce trait et la répétabilité entre différents contextes environnementaux et différents sites d'étude ont été quantifiées. Ensuite, l'importance relative des caractéristiques écologiques et individuelles, comme l'âge, le sexe, la densité de la population et la saison, pouvant affecter la docilité a été évaluée. Aussi l'héritabilité et le lien entre la docilité et la survie des individus ont été estimés. Les résultats montrent que ce trait est répétable à travers et à l'intérieur d'une variété de contextes et que les valeurs de répétabilité sont similaires entre les différents sites d'étude. L'âge, le sexe, la saison de capture et la densité de la population affectent le niveau de docilité. Finalement, la docilité est héritable et sous sélection diversifiante pour la survie chez les adultes. Cette étude confirme une variabilité phénotypique et génétique de la docilité et suggère que la sélection pourrait maintenir la variabilité de ce trait. Ce projet aide à la compréhension des dynamiques de la variation de l'expression d'un trait de personnalité dans une population sauvage.

Mots clés : Docilité, personnalité, sélection naturelle, héritabilité, répétabilité, Tamia rayé

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Dany Garant, pour son aide précieuse, son soutien constant, son efficacité et sa compréhension tout au long de ma maîtrise. C'est grâce à ses précieux conseils et son professionnalisme que ma maîtrise s'est aussi bien déroulée. Je remercie aussi grandement Denis Réale, mon codirecteur, qui a su attiser la réflexion tout au long de mon projet grâce à ses commentaires toujours pertinents. Merci à Fanie Pelletier et Patrick Bergeron pour leur soutien en tant que conseillers et pour leur aide durant mes analyses et lors de la rédaction de mon mémoire. Merci aussi à Pierre-Olivier Montiglio pour ses commentaires et idées et pour sa contribution au projet tamias. Merci à Murray M. Humphries pour sa contribution précieuse au projet depuis son instauration. Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et aux Fonds de recherche Nature et technologie du Québec pour le financement du projet. Merci au Centre de la science de la biodiversité du Québec et au programme de valorisation des travaux étudiants de l'université de Sherbrooke pour leur soutien financier lors de ma participation à différents congrès et à un atelier de formation à Montpellier en France. Je remercie Manuelle Landry-Cuerrier pour la formation sur le terrain et son support moral et Hélène Pressault-Gauvin pour sa formation et son aide au laboratoire. Un grand merci aux étudiants gradués, coordonnateurs de terrain et assistants de terrain qui ont contribué au projet depuis de nombreuses années. Un merci très spécial à Yann Gauthier qui est un ami précieux en plus d'avoir été un partenaire de terrain à toute épreuve. Je remercie mes collègues pour leur aide et pour les discussions passionnantes, particulièrement Audrey Bourret qui m'a aidé énormément depuis le début de ma maîtrise et qui a été pour moi un modèle à suivre. Merci à ma famille pour leur appui malgré la distance qui nous a séparée depuis le début de mes études universitaires. Enfin, merci à Émilie Raby-Roussel qui est de loin ma source principale de motivation.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iii
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
CHAPITRE 1.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 La sélection naturelle et l'évolution des espèces.....	2
1.2 Mesure de la sélection	4
1.3 Fluctuations spatio-temporelles des patrons de sélection.....	5
1.4 La personnalité animale.....	7
1.5 La répétabilité.....	8
1.6 La personnalité et les syndromes comportementaux et de rythmes de vie.....	9
1.7 La docilité.....	10
1.8 Le <i>Tamias rayé (Tamias Striatus)</i>	11
1.8.1 Biologie du <i>Tamias rayé</i>	11
1.8.2 Rôle de la dynamique de poisson chez le <i>Tamias rayé</i>	13
1.8.3 La personnalité, la docilité et la sélection chez le <i>Tamias rayé</i>	14
1.9 Objectifs	15
CHAPITRE 2.....	16
DETERMINANTS, SELECTION AND HERITABILITY OF DOCILITY IN WILD EASTERN CHIPMUNKS (<i>TAMIAS STRIATUS</i>).....	16
2.1 Abstract.....	17
2.2 Introduction	18

2.3 Methods	21
2.3.1 Study Areas and data collection	21
2.3.2 Genetic analyses and parentage assignment – Site 1	23
2.3.3 Docility measurements	23
2.3.4 Data Analysis	24
2.3.4.1 Repeatability	24
2.3.4.2 Environmental and state effects on docility	25
2.3.4.3 Docility scores	26
2.3.4.4 Heritability	26
2.3.4.5 Viability selection on docility	27
2.4 Results	29
2.4.1 Repeatability of docility	29
2.4.2 Environmental and state effects on docility	30
2.4.3 Heritability	34
2.4.4 Viability selection on docility	35
2.4.4.1 Goodness of fit	35
2.4.4.2 Recapture structure	36
2.4.4.3 Adult survival	36
2.4.4.4 Juvenile survival	40
2.5 Discussion	42
2.5.1 Repeatability and heritability of docility	43
2.5.2 Environmental and individual sources of variation for docility	44
2.5.3 Effect of docility on survival	46
2.6 Conclusions	48
2.7 Acknowledgements	49
2.8 References	49
2.9 Supplementary Material	55

CHAPITRE 3.....	60
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	60
3.1 Retour sur les résultats.....	60
3.2 Limitations du projet	63
3.3 Perspectives futures	64
3.4 Conclusion.....	66
BIBLIOGRAPHIE	67

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Global and annual repeatability estimates of docility and credibility intervals, for adult and juvenile eastern chipmunks on site 1, and on sites 2, 3 and 4 combined.....	30
Table 2.	Final models of environmental and state effects on eastern chipmunk docility from a generalised linear mixed-model for site 1 and sites 2, 3 and 4.....	33
Table 3.	Variance components and narrow sense heritability (h^2) of eastern chipmunk docility on site 1 from a Bayesian generalised linear mixed “animal” model.....	35
Table 4.	Survival rates and recapture rates of eastern chipmunks for each capture occasion on site 1 and sites 2, 3 and 4 along with 95% confidence intervals.	39
Table 5.	Estimates from the final models for the juvenile eastern chipmunk survival on site 1 and on sites 2, 3 and 4.....	41
Table s1.	Sample size and number of handling-bag tests for adults and juveniles from all study sites and year.....	55
Table s2.	Repeatability by sex, trapping period and reproductive season for site 1 and site 2, 3 and 4 combined.....	57
Table s3.	Model selection for survival probability of adult eastern chipmunks on site 1.....	58
Table s4.	Model selection for survival probability of adults eastern chipmunks on site 2, 3 and 4.....	59

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Location of the four study sites where eastern chipmunks were monitored from 2005-2014 in southern Québec, Canada (45°06' N, 72°25' W).....	22
Figure 2.	Effect of population density on docility on site 1 for all individuals (n = 601).....	31
Figure 3.	Relationship between docility score and the survival probability to the next trapping period for adult eastern chipmunks (n = 441) on site 1.....	37
Figure 4.	Relationship between population density (e.g. the annual number of individuals per hectare) on juvenile survival on site 1 (n = 308) and on sites 2, 3 and 4 (n = 165) in wild eastern chipmunk populations.....	42

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La lenteur supposée des processus évolutifs a imposé au monde scientifique l'idée que l'évolution et la sélection naturelle n'étaient mesurables qu'au fil d'un grand nombre de générations, freinant ainsi son étude en milieux naturels pendant près d'un siècle après l'élaboration de la théorie de l'évolution (Bell, 2010). Il a fallu attendre jusqu'à la fin des années 1940 pour voir apparaître les premières études décelant des forces de sélection naturelle sur des populations animales avec, entre autres, les travaux de Cain et Sheppard (1954) et de Dobzhansky et Levene (1948). L'étude en milieu naturel de la sélection naturelle est maintenant un domaine prolifique considérant le rôle essentiel des processus évolutifs dans la dynamique des populations sauvages (Endler, 1986; Kingsolver *et al.*, 2001). Cette compréhension est d'autant plus nécessaire que la sélection découle des conditions environnementales qui fluctuent naturellement et qui changent globalement et de façon importante avec les impacts de l'être humain. Dans ce contexte, il est impératif d'évaluer la capacité d'adaptation des populations sauvages.

Parallèlement à l'étude de la sélection naturelle, l'étude de la personnalité animale a fait son essor à partir de la fin du 20^e siècle avec, par exemple, les travaux de Wilson *et al.* (1994), Réale *et al.* (2000) et Dingemanse *et al.* (2002). La personnalité animale, parfois appelée tempérament, est l'expression constante de traits de comportement à l'intérieur et à travers divers contextes environnementaux (Réale *et al.*, 2007). Un grand nombre d'études montrent à présent la présence de traits comportementaux répétables chez plusieurs espèces sauvages réparties dans plusieurs taxons (revue dans Bell *et al.*, 2009). Ces traits sont souvent héréditaires (van Oers, *et al.*, 2005a; Taylor *et al.*, 2012; Dochtermann *et al.*, 2014) et sous sélection

(Dingemanse *et al.*, 2004; Dingemanse et Réale, 2005; Smith et Blumstein, 2008), en plus d'être parfois corrélés avec d'autres traits de personnalité et des traits physiologiques (Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2010; Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015). La personnalité animale joue donc un rôle important au sein des populations animales et son expression est à même d'influencer l'aptitude phénotypique des individus au même titre que les traits morphologiques et physiologiques. Son étude est donc nécessaire à une compréhension globale des forces évolutives influençant les populations sauvages.

C'est dans l'optique d'étudier les déterminants de la personnalité animale, son potentiel évolutif, ses liens avec l'aptitude phénotypique et les mécanismes impliqués dans le maintien de sa variabilité que ce projet de recherche a été réalisé. Plus précisément, il porte sur l'étude des conditions individuelles et environnementales pouvant influencer l'expression et les patrons de sélection sur un trait de personnalité, la docilité, chez une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*) suivie à long terme par capture-marquage-recapture. Le *Tamias* rayé, par sa courte longévité, permet le suivi des individus sur toute leur vie, ce qui permet d'avoir accès à des données sur plusieurs générations. De plus, sa dynamique de population est liée à la production de graines d'arbres à paisson, source principale d'énergie stockable, qui varie fortement entre les années (Bergeron *et al.*, 2011a). Cette dynamique laisse supposer une possible variation dans les pressions de sélection entre les années. Dans ce chapitre, il sera question des facteurs évolutifs influençant les populations sauvages, de la personnalité animale, de la docilité, du *Tamias* rayé et des objectifs de recherche.

1.1 La sélection naturelle et l'évolution des espèces

Trois critères sont essentiels pour que des processus évolutifs en milieu naturel puissent conduire à des adaptations. Premièrement, une hétérogénéité phénotypique doit être présente

chez une espèce ou une population de façon à ce que les individus diffèrent significativement les uns des autres (Endler, 1986; Roff, 1997). Deuxièmement, ces différents phénotypes doivent influencer l'aptitude phénotypique des individus via leur longévité ou leur succès reproducteur. Cette covariance entre les traits phénotypiques et l'aptitude phénotypique est la sélection naturelle (Endler, 1986). Ce sont les pressions environnementales qui déterminent les patrons de sélection de façon à ce que certains traits soient plus avantageux pour la survie ou la reproduction en fonction de différents milieux. Comme les conditions environnementales varient dans le temps et l'espace, la sélection n'a souvent pas une force et une forme constantes (Calsbeek et Smith, 2008; Hendry *et al.*, 2009; Bell, 2010; Siepielski *et al.*, 2009; Siepielski *et al.*, 2013). Troisièmement, le dernier critère nécessaire à l'évolution est que les traits phénotypiques influençant l'aptitude phénotypique soient héréditaires, c'est-à-dire aient une part de leur variance qui soit génétique, et soient transmis des parents aux progénitures (Endler, 1986). Le modèle animal, un modèle à effets mixtes, permet de décomposer la variance phénotypique des traits pour dissocier la part génétique additive de la part environnementale (Wilson *et al.*, 2010). La variance génétique additive permet alors d'estimer l'héritabilité au sens strict qui est le ratio de la variance génétique additive sur la variance totale du trait (Wilson *et al.*, 2010). Lorsque les trois critères sont présents dans une population ou une espèce, la sélection naturelle peut permettre des changements évolutifs en faisant varier la fréquence des traits phénotypiques entre les générations (Falconer et Mackay, 1996; Roff, 1997). Une façon de modéliser la réponse à la sélection est en utilisant l'équation des reproducteurs où le changement prédit dans le phénotypique moyen d'un trait après une génération correspond à l'interaction entre l'estimation du différentiel de sélection pour ce trait et de l'héritabilité au sens strict (Lush, 1937). La sélection naturelle est donc le moteur de l'évolution parce qu'elle conduit généralement à une variation et à une transmission générationnelle non aléatoire des traits phénotypiques individuels au sein d'une population (Rieseberg *et al.*, 2002; Schluter, 2009).

1.2 Mesure de la sélection

La sélection est la mesure de la relation entre des traits phénotypiques quantitatifs et l'aptitude phénotypique d'un individu (Endler, 1986). L'aptitude phénotypique se mesure généralement à l'aide de proxy comme la longévité, la survie, la fécondité et le succès reproducteur. Lande et Arnold (1983) ont proposé des équations permettant d'estimer la sélection linéaire et non linéaire qui servent à quantifier la force, la forme et la direction de la sélection. Une relation linéaire entre l'aptitude phénotypique et un trait décrit la sélection directionnelle dont la pente donne la mesure de la force de la sélection et dont le signe en donne le sens (Brodie III *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). Des pressions sélectives s'opérant dans un sens unique conduisent, si les traits sont héréditaires, à une réponse évolutive au niveau populationnel en déplaçant les moyennes phénotypiques vers des optimums et en réduisant la variance des traits. Une relation non linéaire négative entre les traits et l'aptitude phénotypique est un signe de sélection stabilisatrice où les individus possédant des valeurs de trait intermédiaires sont favorisés au niveau de leur aptitude phénotypique, à l'inverse des individus possédant des valeurs extrêmes (Brodie III *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). Une relation non linéaire positive représente une sélection diversifiante qui favorise les individus possédant des valeurs de traits extrêmes, petites ou grandes, au niveau de l'aptitude phénotypique (Brodie III *et al.*, 1995; Kingsolver et Pfennig, 2007). En milieux naturels, la sélection directionnelle est souvent plus forte et abondante que la sélection non linéaire, bien qu'il existe de plus en plus d'exemples de sélection non linéaire (Kingsolver *et al.*, 2001; Kingsolver et Pfennig, 2007; Hendry *et al.*, 2009). Alors que la sélection stabilisatrice conduit à un optimum phénotypique unique, réduisant la variance phénotypique populationnelle, la sélection diversifiante conduit à deux optimums distincts pouvant augmenter cette variance (Kingsolver et Pfennig, 2007; Hendry *et al.*, 2009). Ainsi, la sélection diversifiante peut maintenir la diversité phénotypique présente dans les populations sauvages.

La sélection peut impliquer un seul trait phénotypique, mais elle s'applique généralement à plusieurs traits ou combinaisons de traits qui affectent conjointement l'aptitude phénotypique. C'est la sélection corrélacionnelle et elle se mesure par l'ajout d'autres traits à l'intérieur de variantes multivariées des modèles de sélection (Lande et Arnold, 1983). Lorsque les traits phénotypiques qui sont corrélés ont une part de leur variation qui est d'origine génétique, la sélection corrélacionnelle peut créer des corrélacions génétiques entre ceux-ci par l'entremise de déséquilibres de liaison au niveau des loci qui déterminent ces traits (Sinervo et Svensson, 2002). Ainsi, la sélection corrélacionnelle a la capacité de créer, modifier et détruire des corrélacions génétiques pour une série de traits qui ont coévolués, ce qui a des implications très grandes au niveau de la réponse adaptative qui peut en découler (Sinervo et Svensson, 2002). Par exemple, chez le lézard *Anolis sagrei*, un lézard arboricole, la longueur des membres, la sensibilité au sprint (différence dans la vitesse de sprint entre des milieux larges et étroits) et la taille du substrat choisi (diamètre des perches qu'ils utilisent pour se déplacer) sont corrélées et la sélection agit de façon à favoriser deux optimums phénotypiques (Calsbeek et Irschick, 2007). En effet, les individus aux membres longs, rapides sur de larges perches et préférant des perches larges ainsi que les individus aux membres courts, moins sensibles à sprinter et préférant des perches étroites sont favorisés au niveau de leur survie (Calsbeek et Irschick, 2007). Ainsi, la sélection corrélacionnelle peut mener au développement et au maintien de stratégies d'histoire de vie variées et pouvant même différer au sein d'une même espèce.

1.3 Fluctuations spatio-temporelles des patrons de sélection

Les pressions environnementales varient dans leur intensité et leur forme en fonction du milieu et du temps et sont la cause des variations dans les patrons de sélection (Grant et Grant, 2002; Siepielski *et al.*, 2009; Siepielski *et al.*, 2013). La fluctuation temporelle de la sélection est une force permettant de conserver des différences phénotypiques au sein d'une population alors que les fluctuations dans l'espace de la sélection peuvent faire diverger des populations

(Sasaki et Ellner, 1997; Rieseberg *et al.*, 2002). Malgré la quantité importante d'études sur la sélection, très peu ont permis de déceler une relation entre les fluctuations spatiales et temporelles de la sélection et un agent écologique précis (Siepielski *et al.*, 2009; Siepielski *et al.*, 2013).

L'étude de la variation temporelle de la sélection est essentielle, car ce n'est qu'à l'échelle de plusieurs générations que l'ampleur et la direction globale de la sélection peuvent être mesurées (Siepielski *et al.*, 2009). Mesurer la sélection pour une seule année peut mener à des conclusions erronées sur les pressions de sélection auxquelles sont soumises les populations sauvages, car l'année mesurée peut ne pas représenter une tendance à long terme. Dans plusieurs cas, la force et la direction de la sélection fluctuent entre les années, comme c'est le cas pour deux espèces de pinsons (*Geospiza fortis* et *Geospiza scandens*) des îles Galápagos suivies par Grant et Grant (2002) pendant près de 30 ans. Dans cette étude, une fluctuation temporelle de la force et de la direction de la sélection sur la forme des becs et sur la taille corporelle des individus des deux espèces a été détectée et mesurée. Cette variation est probablement liée à des facteurs climatiques comme la fluctuation dans le cycle d'El Niño qui influencent directement la taille et l'abondance des graines disponibles pour l'alimentation chez ces espèces (Grant et Grant, 2002). Ainsi, une forte pression directionnelle de sélection pour une année peut être faussement interprétée comme pouvant conduire à une forte adaptation locale si l'on considère qu'il s'agit d'une tendance à long terme et que la sélection n'est pas mesurée pour les années subséquentes. À l'inverse, une fluctuation de l'intensité et de la direction de la sélection à travers les années est considérée comme un mécanisme possible de maintien de la diversité phénotypique chez plusieurs espèces (Brodie III *et al.*, 1995; Bell, 2010). D'ailleurs, chez les populations sauvages, la sélection n'est presque jamais constante dans le temps (Siepielski *et al.*, 2009, mais voir Morrissey et Hadfield, 2012). La forme de la sélection peut aussi varier, mais très peu d'exemples existent, ce qui fait douter qu'il s'agisse d'un phénomène fréquent en nature (Siepielski *et al.*, 2009). La sélection est

donc difficilement prédictible à long terme, car elle dépend des changements au niveau environnemental qui sont très variables (Grant et Grant, 2002; Bell, 2010).

Les variations spatiales de la sélection dépendent généralement de la qualité de l'habitat. Ces forces de sélection en fonction du milieu peuvent conduire à des adaptations locales (Garant *et al.*, 2005; Hereford, 2009; Schluter, 2009; Siepielski *et al.*, 2013), mais, dans ce contexte, il faut que la sélection soit assez forte pour contrer les forces homogénéisatrices comme le flux génique, la dispersion et la dérive génique pour qu'il y ait une réponse évolutive (Andrew *et al.*, 2012; Hereford, 2009; Garant *et al.*, 2007). Des études montrent des signes de sélection phénotypique divergente en fonction de l'habitat et de la position géographique, comme, par exemple, chez les libellules *Icshnura elegans* (Gosden et Svensson, 2008). Chez cette espèce, la taille des mâles varie le long d'un gradient géographique en fonction de la distance par rapport à la mer, ce qui influence le succès reproducteur des individus (Gosden et Svensson, 2008). Les processus fonctionnels de la variation spatiale de la sélection sont encore très peu documentés, d'où l'importance de s'intéresser aux causes environnementales de la sélection et de leur impact concret au niveau des individus, plutôt que de se limiter aux calculs des gradients de sélection (Siepielski *et al.*, 2013).

1.4 La personnalité animale

La personnalité animale, ou tempérament, se définit comme étant la constance des individus dans l'expression d'un trait comportemental à l'intérieur et à travers différents contextes environnementaux (Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007). La définition même de la personnalité animale va à l'encontre de la façon traditionnelle de percevoir les traits comportementaux. Des approches comportementales traditionnelles comme par exemple l'approche adaptative proposaient que les individus d'une population aient la capacité de modifier leur phénotype

comportemental de façon à s'adapter de façon optimale aux modifications des conditions environnementales et puissent ainsi exprimer la gamme complète des comportements présents dans la population (Krebs et Davies, 1993; Dingemanse *et al.*, 2010). La personnalité animale contraste avec cette approche, car elle stipule que, bien que les comportements soient plastiques, les individus sont limités dans leur expression, faisant en sorte que certains individus ne peuvent pas exprimer les comportements optimaux dans toutes les situations (Dingemanse *et al.*, 2010). Cette constance individuelle dans l'expression des traits comportementaux se mesure par leur répétabilité. Par exemple, chez la mésange charbonnière (*Parus major*), le comportement exploratoire des individus mesuré lors de différentes captures est relativement constant pour chaque sexe et à l'intérieur des différents sites d'étude, avec une répétabilité significative variant entre 0,27 et 0,48 (Dingemanse *et al.*, 2002). Cette constance est cruciale d'un point de vue évolutif, car elle implique que ces différences phénotypiques interindividuelles peuvent favoriser certains individus au niveau de leur aptitude phénotypique (Dingemanse et Réale, 2005). De plus en plus d'exemples de sélection sur des traits de personnalité sont disponibles (Dingemanse *et al.*, 2004; Dingemanse et Réale, 2005; Smith et Blumstein, 2008), confirmant l'implication réelle de ce type de trait au niveau de la survie et du succès reproducteur. Comme mentionné précédemment, les traits de personnalité ont souvent une base génétique et peuvent être héréditaires (van Oers *et al.*, 2005a; Taylor *et al.*, 2012; Dochtermann *et al.*, 2014), ce qui fait en sorte qu'ils peuvent répondre évolutivement à des pressions de sélection, comme c'est le cas pour d'autres types de traits phénotypiques.

1.5 La répétabilité

La constance d'un trait chez les individus d'une population se mesure par la répétabilité. En plus de permettre de vérifier si la méthode expérimentale d'échantillonnage est adéquate en écartant par exemple le biais de l'observateur ou des instruments de mesure, la répétabilité

peut être utilisée pour mesurer la proportion de la variation dans un trait pour plusieurs prises de mesures qui est reproductible pour un même individu ou un même groupe (Lessells et Boag, 1987; Nakagawa et Schielzeth, 2010). Elle se mesure par le ratio de la variance phénotypique expliquée par les variations intra-individuelles sur la variance totale du trait étudié (Lessells et Boag, 1987). Ainsi, un trait faiblement variable chez les individus et hautement variable entre les individus conduit à une grande répétabilité (Nakagawa et Schielzeth, 2010). En plus d'être répétable, un trait de comportement doit être constant à travers différents contextes environnementaux pour être considéré comme un trait de personnalité, ce qui implique de mesurer la répétabilité à l'intérieur de contextes comme les années ou les classes d'âge et entre différents contextes, c'est-à-dire en utilisant des mesures répétées à travers le temps ou diverses conditions environnementales.

1.6 La personnalité et les syndromes comportementaux et de rythmes de vie

Des corrélations peuvent exister entre différents traits de personnalité (Sih *et al.*, 2004) et entre des traits de personnalité et d'autres types de traits (Réale *et al.*, 2010). L'environnement, par le biais de la sélection naturelle, peut conduire à la coévolution de suites de traits améliorant l'aptitude phénotypique des espèces ou des individus (Réale *et al.*, 2010). Selon cette hypothèse, les traits de personnalité animale, en plus d'avoir parfois un impact direct sur l'aptitude phénotypique, peuvent être corrélés entre eux formant ainsi des syndromes comportementaux (Sih *et al.*, 2004) et être corrélés à des traits morphologiques et physiologiques pour former des syndromes de rythmes de vie (Réale *et al.*, 2010). Ces corrélations peuvent même être génétiques, comme c'est le cas pour l'activité et la sociabilité, deux traits de personnalité, qui sont positivement génétiquement corrélés chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) (Petelle *et al.*, 2015). Les syndromes de train de vie sont généralement distribués sur un gradient passant de rythmes lents à des rythmes rapides où les individus à rythme rapide sont plus proactifs (Réale *et al.*, 2010). On associe généralement des

rythmes de vie lents à une plus grande longévité, une plus longue croissance et une reproduction retardée et l'inverse pour des rythmes de vie rapides (Réale *et al.*, 2010). Ces associations entre les rythmes de vie et les traits d'histoire de vie sont définies comme des stratégies d'histoire de vie qui peuvent même varier au sein d'une espèce. À ces traits d'histoire de vie s'ajoutent généralement des caractéristiques comportementales et physiologiques elles aussi associées à des rythmes rapides ou lents. Par exemple, des individus à rythme de vie rapide ont généralement des comportements de dispersion plus élevés, une plus grande agressivité, une moins grande sociabilité, un métabolisme plus élevé, une réponse immunitaire plus basse et une plus haute sensibilité aux stress oxydatifs que les individus ayant un rythme de vie lent (Réale *et al.*, 2010). La nature des corrélations entre ces différents traits découle des conditions de l'environnement et sont sujettes à des modifications dans le temps et l'espace comme c'est le cas chez le gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), où la corrélation entre l'évitement d'objets nouveaux et l'agressivité est positive certaines années et négatives d'autres années (Garamszegi *et al.*, 2015). Ces corrélations semblent varier en fonction de paramètres démographiques comme la composition des différentes classes d'âge (Garamszegi *et al.*, 2015). Ainsi, l'intégration des traits de personnalité à l'intérieur de syndromes comportementaux et de train de vie est essentielle pour dresser le portrait complet des dynamiques évolutives chez les espèces sauvages.

1.7 La docilité

La docilité est un trait de comportement interprété comme étant un indicateur de la réaction d'un animal à la présence d'un prédateur (Réale et Festa-Bianchet, 2003; Martin et Réale, 2008b). Elle est généralement mesurée lors de la manipulation et est donc la réaction de l'animal à la présence humaine qui est généralement une source de stress et de prédation possible. La docilité est un trait de personnalité ayant des conséquences évolutives importantes, en influençant la longévité et le succès reproducteur d'individus. Par exemple, chez le

mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), les femelles plus dociles ont une meilleure longévité que les femelles moins dociles (Réale et Festa-Bianchet, 2003). Comme un lien peut exister entre la docilité et la réponse à la prédation, une docilité élevée peut correspondre à des stratégies conduisant à une diminution des risques de prédation et permet donc une plus grande longévité des individus dociles (Wolf *et al.*, 2007; Réale *et al.*, 2009). La docilité peut aussi être liée au succès reproducteur des individus (Taylor *et al.*, 2014) et il est donc possible qu'elle soit impliquée dans des compromis au niveau de l'aptitude phénotypique. En effet, des traits favorisant une grande longévité sont souvent associés à un faible succès reproducteur annuel (Wolf *et al.*, 2007). La docilité peut aussi être corrélée à d'autres traits de personnalité comme c'est le cas chez l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) où la docilité est négativement corrélée à l'agressivité et à l'activité (Taylor *et al.*, 2012). Enfin, la variation de la docilité peut être expliquée en partie par des facteurs génétiques et des études montrent une héritabilité significative chez des populations sauvages (Réale *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2012). La docilité est donc un trait de personnalité aux conséquences évolutives importantes et pouvant être lié à d'autres traits dans un contexte plus large de stratégies d'histoire de vie. Ce trait reste toutefois encore très peu étudié.

1.8 Le Tamia rayé (*Tamias Striatus*)

1.8.1 Biologie du tamia rayé

Le Tamia rayé est un mammifère de la famille des sciuridés dont le poids varie de moins de 80 g à un peu plus de 110 g et qui vit dans les forêts feuillues de la côte est américaine (Snyder, 1982). Son aire de répartition s'étend de la Louisiane au sud à la Côte-Nord du Québec et s'étend de la côte est jusqu'au lac Manitoba (Snyder, 1982). Dans la région étudiée pour ce projet, au sud du Québec près de la municipalité de Mansonville (canton de Potton), il se

nourrit principalement de graines de hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*), d'érables à sucre (*Acer saccharum*) et d'érables rouges (*Acer rubrum*), de tubes de claytonie de Caroline (*Claytonia caroliniana*) et de bulbes d'érythronée d'Amérique (*Erythronium americanum*) (Landry-Cuerrier *et al.*, 2008). Les tamias rayés font des réserves de graines durant la saison active, surtout en septembre et en octobre, et entrent en torpeur en hiver (Humphries *et al.*, 2002). L'expression de leur torpeur et de l'activité hors de leur terrier est régulée par la quantité de ressources accumulées, car les tamias ne vivent pas sur des réserves de graisse, mais comptent presque exclusivement sur leurs réserves de nourriture (Humphries *et al.*, 2002; Munro *et al.*, 2008; Landry-Cuerrier *et al.*, 2008). Le manque de nourriture contraint l'activité durant la période d'activité hors du terrier (qui s'étend du printemps à l'automne) et à une plus forte expression de la torpeur durant l'hiver (Munro *et al.*, 2008; Landry-Cuerrier *et al.*, 2008). Des larves d'un diptère de la famille des Cuterebridés sont susceptibles de parasiter le Tamia rayé en formant une capsule sous-cutanée brun foncé au niveau de l'abdomen ou du thorax (Careau *et al.*, 2010). Ces parasites affectent peu les adultes au niveau de leur taux métabolique au repos, mais augmente celui des juvéniles (Careau *et al.*, 2010). Enfin, le Tamia rayé compte plusieurs prédateurs naturels comme la belette à longue queue (*Mustela frenata*), l'hermine (*Mustela erminea*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le raton laveur (*Procyon lotor*) et les buses (*Buteo sp.*) (Prescott et Richard, 2013).

Les adultes vivent dans des terriers souterrains qui leur sont exclusifs et sont solitaires en dehors des périodes de reproduction, c'est-à-dire qu'ils défendent farouchement leur territoire contre d'autres individus (Elliott, 1978). La superficie du territoire d'un individu peut varier entre 100 m² et 1 ha. Cette superficie, en moyenne, ne varie pas en fonction du sexe, de l'âge ou de l'année (Snyder, 1982; Mares *et al.*, 1980). Après la naissance, les juvéniles restent environ six semaines dans le terrier maternel avant d'émerger et de disperser environ une à deux semaines plus tard. Les juvéniles mâles dispersent plus loin que les femelles (en moyenne 100 mètres pour les mâles et 50 mètres pour les femelles) (Snyder, 1982; Loew, 1999; Dubuc-Messier *et al.*, 2012). Le Tamia rayé a un système de promiscuité sexuelle où la

femelle peut copuler avec plusieurs mâles et les mâles peuvent aussi s'accoupler avec plusieurs femelles (Elliott, 1978; Bergeron, *et al.*, 2011b). La femelle peut entrer en œstrus deux fois par année, soit en mars ou en juin (Elliott, 1978).

1.8.2 Rôle de la dynamique de paisson chez le Tamia rayé

L'environnement, par le biais de l'abondance en nourriture, joue un rôle prédominant dans la dynamique de la population chez le *Tamia rayé*. En effet, la dynamique de la paisson des hêtres et des érables serait la cause de la dynamique de « boom » et de « bust » des populations de tamias par un effet de cascade trophique (Bergeron *et al.*, 2011a). La paisson des hêtres à grandes feuilles en Amérique du Nord découle de facteurs climatiques et, généralement, les années de production massive de graines sont des années où l'été a été plus chaud et sec que la normale et où l'été précédent avait été plus humide (Piovesan et Adams, 2001). Comme les graines de hêtres constituent la majeure partie de la nourriture stockable pour cette espèce, la dynamique de la population des tamias rayés est directement influencée par la production annuelle de graines. La survie et la reproduction sont influencées par la production de graines et les adultes sont à même de synchroniser leur reproduction en prédisant les événements de paisson (Bergeron *et al.*, 2011a). Les périodes de reproduction sont généralement les étés où une production massive de graine arrive à l'automne et au printemps suivant une production de graines (Bergeron *et al.*, 2011a). La survie des juvéniles est plus affectée par le manque de nourriture que la survie des adultes et leur mortalité est plus élevée lorsqu'il y a un manque de ressources alimentaires (Bergeron *et al.*, 2011a). Comme la production de graines influence directement la dynamique de la population des tamias rayés, la sélection peut potentiellement fluctuer dans le temps et dans l'espace en fonction de l'abondance en nourriture, d'où l'importance de son étude.

1.8.3 La personnalité, la docilité et la sélection chez le *Tamia rayé*

De hauts niveaux de répétabilité et de différences interindividuelles ont été mesurés lors de tests d'arène pour l'activité exploratoire, la réaction au stress et l'émotivité (mesurée par l'association entre l'index d'urination et de défécation et le temps de latence de l'individu à entrer dans l'arène) ainsi que lors des tests du sac et de la trappabilité pour la docilité (Martin et Réale, 2008b; Montiglio *et al.*, 2010; Montiglio *et al.*, 2012), faisant de cette espèce un modèle d'étude intéressant au niveau de la personnalité animale. Il a été montré que la personnalité a des conséquences majeures sur l'aptitude phénotypique chez le *Tamia rayé*. On sait par exemple que les tamias rayés adultes du système à l'étude sont soumis à un régime de sélection diversifiante au niveau de leur comportement exploratoire, ce qui signifie que les individus plus ou moins explorateurs ont une probabilité de survie pouvant être jusqu'à 50% supérieure à celle des individus intermédiaires (Bergeron *et al.*, 2013). De plus, il existe un compromis au niveau du succès reproducteur où les individus au comportement exploratoire plus lent ont un meilleur succès reproducteur tard dans leur vie alors que les individus au comportement exploratoire rapide ont un meilleur succès reproducteur lorsqu'ils ont l'opportunité de se reproduire tôt dans leur vie (Montiglio *et al.*, 2014). Les compromis au niveau de l'aptitude phénotypique peuvent refléter différentes stratégies d'histoire de vie impliquant certaines combinaisons de traits, ou syndromes de rythmes de vie (Réale *et al.*, 2010). Ce type de corrélations phénotypiques est présent chez le *Tamia rayé*. Par exemple, le comportement exploratoire est négativement corrélé avec la docilité, les explorateurs actifs étant généralement moins dociles (Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015). Aussi, les individus qui ont une vitesse d'exploration plus élevée ont un rythme cardiaque plus élevé lorsque restreints et sont plus stables au niveau de leur production de cortisol durant leur période active (Montiglio *et al.*, 2012). Les explorateurs superficiels ont un taux métabolique au repos plus bas que les individus explorateurs exhaustifs et leur dépense métabolique quotidienne est aussi plus basse (Careau *et al.*, 2008; Careau *et al.*, 2015). Dans cette optique, il est nécessaire d'étendre l'étude de la sélection à d'autres traits, dont entre autres la docilité

qui peut être liée à l'aptitude phénotypique et être corrélée avec d'autres traits, pour obtenir une vision plus globale des forces évolutives impliquées dans le maintien de la variabilité phénotypique.

1.9 Objectifs

Ce projet de recherche a pour objectif principal de déterminer les facteurs influençant l'expression de la docilité et le maintien de sa variabilité chez le *Tamia rayé*. Dans cette optique, quatre sous-objectifs ont été déterminés. Le premier est de tester la répétabilité de la docilité de façon globale et à l'intérieur et entre différents contextes écologiques afin de confirmer son potentiel d'être sous sélection. Le deuxième sous-objectif est de déterminer quels facteurs sont liés à l'expression de la docilité à l'aide d'une sélection de modèles. Le troisième sous-objectif est d'estimer l'héritabilité de ce trait grâce à un modèle animal et au pedigree pour l'un des sites d'étude. Enfin, le dernier sous-objectif est d'estimer les patrons de sélection de viabilité qui s'opère sur la docilité des adultes et des juvéniles. Ces objectifs combinés permettront d'évaluer le potentiel évolutif pour un trait de personnalité et ses conséquences chez une espèce sauvage. Aussi, comme ce projet bénéficie d'un suivi à long terme sur dix ans et sur 4 sites différents, il permettra d'évaluer les patrons de sélection pour un trait phénotypique dans un contexte qui peut varier temporellement et spatialement. Ainsi, les retombées de ce projet seront autant au niveau fondamental qu'appliqué. En effet, ce projet permettra une amélioration des connaissances fondamentales par rapport aux conséquences évolutives de la personnalité animale ainsi que des patrons de sélection en milieux naturels pour ce type de traits. Une connaissance améliorée de la sélection naturelle et des mécanismes sous-jacents à sa variation est vitale et doit servir à élaborer des outils de conservations plus adaptés aux populations sauvages.

CHAPITRE 2

DETERMINANTS, SELECTION AND HERITABILITY OF DOCILITY IN WILD EASTERN CHIPMUNKS (*TAMIAS STRIATUS*)

Auteurs : Étienne St-Hilaire, Denis Réale et Dany Garant

L'intérêt pour la docilité dans le champ d'études de la personnalité animale est croissant en raison de ses conséquences possibles sur l'aptitude phénotypique des individus. Dans cette étude, nous avons analysé la docilité en utilisant les mesures de la réponse de l'animal envers les manipulateurs chez une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*). Nous prévoyons que la variation dans l'expression de la docilité entre les individus d'une population peut être maintenue par une hétérogénéité spatiale et temporelle dans les conditions environnementales. Les objectifs de cet article sont donc de quantifier la répétabilité de la docilité entre différents contextes environnementaux et différents sites d'étude, d'évaluer l'importance relative des caractéristiques écologiques et individuelles sur l'expression de ce trait, d'estimer son héritabilité et, enfin, d'évaluer son lien avec la survie des individus. Les connaissances sur les mécanismes du maintien de la variabilité phénotypique des traits de personnalité, sur la part génétique de leur variance et sur leur impact sur les traits d'aptitude phénotypique sont encore limitées et cette étude contribuera à l'avancement des connaissances théoriques sur le sujet.

Pour cet article, mes principales contributions incluent la collecte de données sur le terrain, les analyses statistiques et la rédaction d'une première version du manuscrit. Dany Garant et Denis Réale ont participé à la supervision du projet et à la rédaction de la version finale de l'article. Par le fait même, ils ont contribué grandement à la finalité du projet. Ce manuscrit a été soumis à *Journal of Evolutionary Biology* à des fins de publication.

2.1 Abstract

Many behavioural traits show important inter-individual phenotypic and genetic variation despite strong potential selection that should reduce this variability. Spatial and temporal heterogeneity in environmental conditions has been proposed to maintain such variation, however empirical evidences supporting this hypothesis are still scarce for behavioural traits. Here we analysed the determinants of variability in docility in wild eastern chipmunks (*Tamias striatus*) studied over a period of 10 years. We quantified the variation in this trait and its repeatability across different environmental contexts and study sites and we assessed the relative importance of ecological and individual factors on docility. We also estimated the heritability of docility and the patterns of viability selection acting on this trait. Docility was moderately repeatable among various contexts and was affected by age, sex, season, and population density. Heritability of docility was relatively low at 0.17. We found divergent selection on docility independent of environmental variations for the survival of adults only, as individuals more or less docile than average had higher survival rates. Our study confirms that docility is both phenotypically and genetically variable. Disruptive selection pattern may maintain this variability independently of spatial and temporal heterogeneity in environmental conditions.

Keywords: Docility, personality, natural selection, heritability, repeatability, small rodent

2.2 Introduction

Evolution in wild populations depends on natural selection acting on heritable traits leading to adaptation (Endler, 1986; Roff, 1997). In recent years, there is a renewed interest in describing patterns of natural and sexual selection acting on behavioral traits. Although behavioural traits are considered phenotypically plastic (Dingemanse *et al.*, 2010), their repeatability across temporal or environmental contexts defines them as personality traits (Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007; Bell *et al.*, 2009; Stamps & Groothuis, 2010). As a result, individuals differ from each other in the expression of their personality traits, providing a good substrate for selection (Dingemanse *et al.*, 2004; Dingemanse & Réale, 2005; Kingsolver & Pfennig, 2007; Smith & Blumstein, 2008). Furthermore, a growing number of studies have shown that personality traits have a significant but moderate genetic basis (van Oers *et al.*, 2005a; Réale *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2012; Poissant *et al.*, 2013; Dochtermann *et al.*, 2014), which is a necessary condition for a trait to respond to selection (Falconer & Mackay, 1996; Roff, 1997). Yet, to further improve our knowledge of the evolution of personality traits, we need more detailed reports of the sources of variation affecting these traits, in combination with estimates of their heritability and of selection patterns acting on them.

Theory predicts that heritable traits under directional or stabilising selective pressures should display reduced variance (Falconer & Mackay, 1996; Kingsolver & Pfennig, 2007). However, trait variation is almost ubiquitous in wild populations. A growing number of studies showed that spatially and temporally fluctuating and/or disruptive selection patterns are frequent in nature and are predominant processes allowing the maintenance of phenotypic variance (Kingsolver *et al.*, 2001; Calsbeek & Smith, 2008; Hendry *et al.*, 2009; Siepielski *et al.*, 2009, 2013; Bell, 2010). For example, in Galápagos populations of *Geospiza fortis*, disruptive and

fluctuating selection on beak size leading to the maintenance of two beak size modes specialized for different seed sizes (Grant & Grant, 2002; Hendry *et al.*, 2009). Fluctuating or disruptive selection have also been detected for personality traits, but estimates in the wild are still rare (Dingemanse & Réale, 2013; but see Dingemanse & Réale, 2005; Quinn *et al.*, 2009; Bergeron *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2014; Le Coeur *et al.*, 2015).

Selection pressures are often associated with variation in environmental conditions (Grant & Grant, 2002; Nussey *et al.*, 2005; Garant *et al.*, 2007; Siepielski *et al.*, 2009, 2013; Montiglio *et al.*, 2014). Therefore, the range of environmental heterogeneity encountered can also be an important source of variation for personality traits. Factors such as population density and resources availability can affect the expression of personality traits in wild populations (Réale *et al.*, 2010; Webster & Ward, 2011). For example in bank voles (*Myodes glareolus*), variations in population density affects the propensity to infanticide with high infanticide at high population density (Korpela *et al.*, 2011). Also in the mustard leaf beetles, *Phaedon cochleariae*, boldness differ between nutrient availability conditions, individuals being bolder under low nutrient availability (Tremmel & Müller, 2013). Personality can also be affected by sex. In zebra finches, *Taeniopygia guttata*, time spent in the presence of a companion at a feeder, a risk-taking behaviour, was different between males and females; females spending more time at the feeder than males (Schuett & Dall, 2009). Despite these examples, there are still few studies assessing the factors affecting variation in personality traits in the wild.

In this study, we evaluated the repeatability and heritability of docility as well as the determinants of this traits and its link with survival in wild eastern chipmunks (*Tamias striatus*) studied over 10 years. Docility is commonly measured as the animal reaction to the human presence and handling, humans being considered as a possible source of predation or threat (Réale *et al.*, 2000, 2009; Réale & Festa-Bianchet, 2003). Therefore, docility can be seen as a risk-taking behaviour with a potential functional role on survival and fecundity (Réale &

Festa-Bianchet, 2003; Taylor *et al.*, 2014). Docility, along with other personality and physiological traits, can thus be assumed to be part of within-population variation in life-history strategies that are maintained by fitness trade-offs between longevity and reproductive success (Wolf *et al.*, 2007; Biro & Stamps, 2008; Réale *et al.*, 2009, 2010). In eastern chipmunks, docility is a repeatable trait positively correlated with summer hair cortisol concentration, a physiological trait linked with sympathetic system reactivity, and negatively correlated with exploration behaviour (Martin & Réale, 2008; Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015). Docility is thus potentially part of a pace-of-life syndrome (see Réale *et al.*, 2010) where high docility is associated with high cortisol production and low degrees of exploration. Studying the determinants and fitness consequences of docility will provide a better understanding of the role of personality in evolution.

Eastern chipmunks experience large fluctuations in food abundance linked with tree masting events (e.g. American beech, *Fagus grandifolia*) that occur approximately once every 2-3 years (Bergeron *et al.*, 2011a). These events drive chipmunk population dynamics and affect the expression of many traits, such as torpor and above ground activity (Landry-Cuerrier *et al.*, 2008; Munro *et al.*, 2008; Bergeron *et al.*, 2011a; Montiglio *et al.*, 2014). We therefore expected that the expression of docility and the patterns of selection acting on it should fluctuate with masting events and that high docility as a predator avoidance behaviour should have a positive impact on survival. In this context our objectives were to i) estimate repeatability of docility within and between environmental contexts to determine its potential as a target of selection; ii) estimate heritability of docility to assess its underlying genetic basis; iii) assess the determinants of the expression of docility in nature and; iv) describe the patterns of viability selection acting on this trait for adults and juveniles. Based on previous estimations in the population (Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015) and on results from other personality traits in other species (Bell *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2012; Dochtermann *et al.*, 2014), we predicted that this trait would be both repeatable within and between environmental contexts and heritable. Finally, we predicted that docility would be subject to

fluctuating selection associated with the large seasonal and inter-annual variation in resources abundance, or to disruptive selection, as found for another personality trait in the same population (exploration; Bergeron *et al.*, 2013).

2.3 Methods

2.3.1 Study Areas and data collection

The eastern chipmunk (*Tamias striatus*) is a small solitary diurnal Sciurid rodent that lives in a burrow system where it stores seeds from masting trees such as American beech, sugar maple (*Acer saccharum*), and red maple (*A. rubrum*). We monitored wild eastern chipmunks over four study sites in southern Quebec, Canada (45°06' N, 72°25' W) from June 2005 to July 2014 (fig.1). Individuals were trapped using Longworth traps (Longworth Scientific Instruments, Abingdon, UK) on grids with numbered stakes placed at 20 meters intervals and traps set at every two stakes. Site 1 has been trapped from 2005 to 2010 and sites 2, 3 and 4 have been trapped from 2012 to 2014. Site 1 had 228 traps, site 2 and 3 had 84 traps in 2012 and 98 traps in 2013 and 2014, and site 4 had 40 traps in 2012 and 50 traps in 2013 and 2014. All sites were within 10 km of each other, the habitat was similar in all sites and there is no genetic population structuring at this scale (Chambers & Garant, 2010). Sites 2, 3 and 4 were smaller and were not studied the same years as site 1; we therefore combined the data from these sites in the analysis. Chipmunks were trapped from 8:00 am until dusk, in their active period, from April to November each year. Traps were checked every 2 hours. Each individual was marked on the first capture with ear tags. Sex, body mass and reproductive status were assessed at each capture. A tissue sample of less than 2 mm diameter was taken from the ear at first capture and kept in 95% ethanol until extraction, for subsequent DNA analyses.

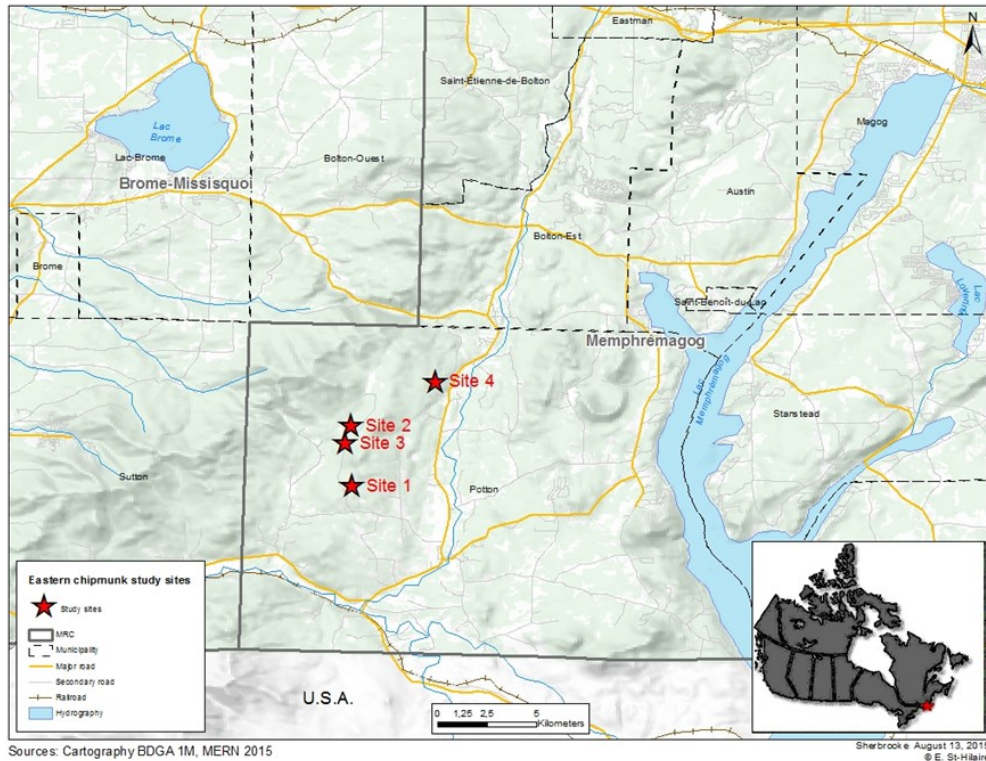


Figure 1. Location of the four study sites where eastern chipmunks were monitored from 2005-2014 in southern Québec, Canada (45°06' N, 72°25' W).

Following Careau *et al.* (2010), individuals first captured in a reproductive season and that weighed less than 80 grams or that weighed more than 80 grams but did not show any signs of reproduction (such as developed mammae or scrotum) were considered juveniles. Individuals kept their juvenile status until the next season, and were then considered adults. We conducted two trapping periods: ‘early’ period from April to the end of July and ‘late’ trapping period from August 1st to the end of November (Bergeron *et al.*, 2011a, 2013). We defined a reproductive season as a season where there was a reproduction event and an emergence of juveniles. There is two potential reproductive seasons each year occurring either in early or late period. Sample sizes for each site are documented in Table s1.

2.3.2 Genetic analyses and parentage assignment – Site 1

DNA was extracted following a salting out method described in Chambers and Garant (2010). Genotypes were obtained using 11 polymorphic microsatellite loci :EACH-1, EACH-3, EACH-4, EACH-6, EACH-8, EACH-10, EACH-11, EACH-12 (Anderson *et al.*, 2007) and Chip5, Chip14, Chip39 (Peters *et al.*, 2007), following the protocol described in Chambers & Garant (2010). Parentage assignments were only performed on site 1 because the data available for the remaining sites did not allow pedigree reconstruction. Software Cervus 3.0.3 (Kalinowski *et al.*, 2007) was used to build a pedigree using assigned dams and sires. We used the same pedigree as in previous studies conducted in the same population and the procedure is described in Bergeron *et al.* (2011b).

2.3.3 Docility measurements

Docility was measured by the handling-bag test which consists in counting the number of seconds spends immobile during 1 minute while suspending the chipmunk in a mesh bag in which it was transferred from the capture trap (Martin & Réale, 2008; Montiglio *et al.*, 2012). This test is used as a proxy for docility and represents the animal response to human handling (Martin & Réale, 2008; Montiglio *et al.*, 2012). An individual that spends most of the time immobile during the test was considered docile. This test was conducted upon most captures for a total of 6392 tests on 664 individuals caught between 2006 and 2010 at site 1, and of 1951 tests on 322 individuals caught between 2012 and 2014 on the other sites (Table s1).

2.3.4 Data Analysis

2.3.4.1 Repeatability

Repeatability represents an index of individual consistency of a trait over time, and provides under certain circumstances the highest expected value for heritability (Lessells & Boag, 1987; Boake, 1989). We estimated repeatability of docility as the ratio of individual-related variance over the sum of individual and residual variance in a model with the handling-bag tests as a response variable and identity of individuals as a random effect (Nakagawa & Schielzeth, 2010). We used a Poisson error structure in a Bayesian generalised mixed effect model using the package MCMCglmm (Hadfield, 2010) in R software 3.0.2 (www.r-project.org). The priors used were the inverse Wishart with an expected variance (v) of 1 and a degree of belief parameter (ν) of 1, which are relatively uninformative priors. We ran each model for 100,000 iterations with a burn-in of 10,000 and a thinning interval (or sampling rate) of 10. MCMCglmm allowed us to estimate credibility intervals around the estimate of repeatability. We first estimated adult and juvenile within-year repeatability globally for each site with the exception of juveniles in 2010 where we did not have enough data. Repeatability was then assessed for each sex, trapping period (early or late), and reproductive season. To assess repeatability among environmental conditions at the individual scale, we assessed a global value of repeatability using all data from all individuals, which includes measures taken in different conditions such as mast and non-mast years. Preliminary analysis showed no inter-individual variability in docility after 30 tests, before 8:00 am and after 6:00 pm and for very young juveniles (i.e. <50g) emerging from their natal burrow. We thus restricted the database to a maximum of 30 handling-bag tests per individual, done between 8:00 am and 6:00 pm and on individuals weighing more than 50 grams. Tests with missing data for sex, weight or age were also removed from the analysis. The final dataset had 4,690 tests on 601 individuals for site 1 and 1,754 tests on 311 individuals for sites 2, 3 and 4 combined.

2.3.4.2 Environmental and state effects on docility

Using the same datasets as for repeatability analysis we ran generalised mixed-effects models using the R package lme4 1.1-7 (Bates *et al.*, 2014) to assess the influence of methodological, individual and environmental variables on docility in each site. This frequentist approach allowed us to perform model selections using backward stepwise procedures, sequentially removing the least significant term from the model based on its P -value ($\alpha = 0.05$) until all remaining effects were significant. We privileged this approach over a Bayesian model selections approach based on the deviance information criteria (DIC), as this latter method may be problematic for hierarchical models with non-Gaussian data distribution (Spiegelhalter *et al.*, 2002). We used models with negative binomial error structure (to correct for slight overdispersion caused by the test being bounded by 0 and 60 seconds) with the handling-bag tests as dependent variable and individual and observer identities as random effects. The significance of each random effect was assessed using likelihood ratio tests (LRT). The full fixed effects part of the model included handling variables (i.e. trial order and time of the day (both first and second order values)), individual state variables (i.e. sex and age class) and environmental conditions variables (i.e. trapping period, reproductive season, annual population density defined as the scaled number of individuals each year for site 1 and the scaled number of individuals per hectare each year on sites 2, 3 and 4 (both first and second order values) and site identity for the analysis of data for sites 2, 3, and 4). All relevant second-order interactions between environmental and individual states fixed effects were included in the model. Population density is closely linked with resources availability (Bergeron *et al.*, 2011a) and is therefore used as an indicator of these environmental conditions.

2.3.4.3 Docility scores

For the viability selection analysis on docility (see further section ‘Viability selection on docility’), we extracted global docility scores for each individual by separating adults and juveniles. Our dataset contained 3,551 handling-bag tests on 441 adults for site 1 and 908 tests on 167 adults for sites 2, 3 and 4. The adjusted docility score for each individual was extracted from a Bayesian generalised mixed effect model with a Poisson error distribution that included the chipmunk and observer identities as random effect and with the best fixed structure found previously. For site 1, trial order and season were used as fixed effects, and trial order, sex, season and interaction between sex and season were used as fixed effects for site 2, 3, and 4 (age was not included because we already segregated the dataset between adults and juveniles). Population density was not included in the model for site 1 because it was included directly as a covariate in the viability selection models. We ran these models for 6,500,000 iterations with a burn-in of 1,500,000 and a thinning interval (or sampling rate) of 5,000. We used the inverse Wishart prior with an expected variance (v) of 1 and a degree of belief parameter (ν) of 1. For juveniles, docility scores for each individual were also extracted from a Bayesian generalised linear mixed effect model ran only for measures taken on all juveniles (1139 tests for 308 individuals for site 1 and 846 tests for 165 individuals for sites 2, 3 and 4) and with the same fixed effects as for the adult scores.

2.3.4.4 Heritability

Narrow-sense heritability was estimated using pedigree information for site 1 for a total of 2,657 handling-bag tests for 217 individuals from 2006 to 2009. The package MCMCglmm was used to run a Poisson Bayesian generalised mixed-effects “animal” model with handling-bag test value as the dependent variable. Significant environmental and state effects at site 1

(see section above) were included in the animal model: trial order, age, annual population density (first and second order), and trapping period. We partitioned the total phenotypic variance (V_P) into additive (V_A), permanent environment (V_{PE}), observer (V_O) and residual (V_R) component. Heritability was estimated as the ratio of V_A over V_P and repeatability was estimated as the ratio of $(V_A + V_{PE})$ over V_P (Wilson *et al.*, 2010). We ran the model for 6,500,000 iterations with a burn-in of 1,500,000 and a thin of 5,000. As for repeatability analyses, we used the inverse Wishart prior with an expected variance (v) of 1 and a degree of belief parameter (ν) of 1.

2.3.4.5 Viability selection on docility

The strength and shape of viability selection on docility was analysed using a capture-mark-recapture framework using software E-surge v.1.9 (Choquet *et al.*, 2009b) and following an approach similar to Bergeron *et al.* (2013). We analysed juvenile and adult survival separately. To build up the capture history of each individual we defined two trapping periods (early (E) or late (L), August 1st being the limit date between them) each year. An individual that was captured at least once during a given period received a score of 1 and one not captured during that period received a score of 0 (as in Bergeron *et al.*, 2011a, 2013). This allowed us to estimate survival between early and late trapping period (i.e. 3 months summer period) and survival between late and early trapping period (i.e. 9 months, including winter). Because time intervals are unequal between trapping periods, estimates were converted to represent 6 months interval. We had a total of 9 trapping periods for site 1 (from early 2006 to early 2010) and 5 periods for site 2, 3 and 4 (from early 2012 to early 2014). Also as in Bergeron *et al.* (2011a) and Bergeron *et al.* (2013), the best recapture rates model structure was selected before selecting the survival rates structure. The recapture rates were modelled as a function of sex, trapping occasions, linear and quadratic individual docility scores and all possible interactions between these terms. The best recapture model was selected according to the

lowest quasi Akaike information criteria adjusted for small samples (QAICc) (Burnham & Anderson, 2002). Survival rates were calculated as a function of trapping periods as a multiple level factor for each transition between trapping periods of each year (time), sex, the first and second order values of individual docility scores and annual population density as an environmental covariate. We ran all model combinations including these variables and all relevant second order interactions between them. Interactions between time and docility and between population density and docility are used to test the hypothesis that selection fluctuates according to environmental heterogeneity. Again, the best model was selected according to the QAICc. Data from site 1 were analysed separately from data from sites 2, 3 and 4.

We tested whether the models respected Cormack-Jolly-Seber's assumption of detecting possible transience or "trap-happiness" in the data and assessed the amount of over-dispersion using software U-CARE 2.2 (Choquet *et al.*, 2009a). The \hat{c} was estimated to assess the magnitude of over or under-dispersion and was then used in the models to calculate the QAICc. Overall tests were not significant, which means that the models conformed to Cormack-Jolly-Seber's assumption (see results).

The effect of docility on juvenile survival was assessed using a generalised linear model with a binomial structure and a Logit link of the survival. The final model was selected by backward model selection by removing the least significant term from the model until all remaining effects were significant ($\alpha = 0.05$). We therefore opted for the use of a frequentist approach using lme4. A juvenile was considered to have survived its first year (i.e. survival score = 1) if it was recaptured during at least one of the following trapping periods, and to be dead (i.e. score = 0) if it was never recaptured. Therefore, in our model, mortality could be confounded with dispersal. We had no information on capture of juveniles born in 2010 and 2014, and they were thus removed from the analysis, leaving us with 306 individuals for site 1 and 73 individuals for site 2, 3 and 4. We tested whether sex, trapping period (i.e.

early and late), population density (first and second order), individual global docility scores (first and second order), and all the two-way interactions between these terms affected survival.

2.4 Results

2.4.1 Repeatability of docility

Repeatability of docility ranged from 0.32 to 0.61 in adults, and from 0.15 to 0.80 in juveniles, depending on site and year (Table 1). Docility was significantly repeatable for all years (Table 1). Most within-year credibility intervals for repeatability estimates for global and for age-class estimates overlapped (Table 1). Repeatability values ranged from 0.31 to 0.59. Repeatability values for each sex, trapping period and reproductive season were higher than zero but did not differ significantly from each other based on their 95% credibility intervals for all study sites (Table s2).

Table 1. Global and annual repeatability estimates of docility and credibility intervals, for adult and juvenile eastern chipmunks on site 1, and on sites 2, 3 and 4 combined.

Year	All individuals		Adults		Juveniles	
	N	r±95% CI	N	r±95% CI	N	r±95% CI
Site 1						
Global	4690	0.38 (0.34-0.42)	3551	0.41 (0.36-0.46)	1139	0.31 (0.22-0.40)
2006	779	0.42 (0.32-0.52)	679	0.37 (0.27-0.48)	100	0.45 (0.14-0.70)
2007	1672	0.34 (0.26-0.40)	952	0.35 (0.27-0.44)	720	0.34 (0.22-0.43)
2008	1198	0.40 (0.32-0.49)	990	0.42 (0.32-0.50)	208	0.19 (0.04-0.42)
2009	560	0.42 (0.32-0.55)	455	0.44 (0.32-0.56)	105	0.15 (0.04-0.41)
2010	481	0.51 (0.38-0.60)	475	0.47 (0.38-0.60)	6	-*
Sites 2,3,4						
Global	1754	0.43 (0.37-0.51)	908	0.37 (0.28-0.46)	846	0.52 (0.43-0.63)
2012	686	0.45 (0.37-0.57)	193	0.61 (0.41-0.75)	493	0.46 (0.32-0.57)
2013	382	0.37 (0.24-0.52)	348	0.29 (0.18-0.45)	34	0.80 (0.46-0.97)
2014	686	0.41 (0.31-0.51)	367	0.32 (0.20-0.46)	319	0.50 (0.34-0.65)

Repeatability (r) values along with their 95% credibility intervals (CI) were calculated from variance components of a generalised linear mixed model with the individuals' identities as a random factor. N is the number of handling-bag tests for each category. *analyses were not performed due to limited data.

2.4.2 Environmental and state effects on docility

On site 1, juveniles were significantly less docile than adults (Table 2). Docility increased significantly between early and late trapping period, and with trial order (Table 2). Annual

population density reduced docility with a significant quadratic effect (Table 2) and this effect was more pronounced at low density (Fig. 2). Both chipmunk and observer identities explained a significant part of the total variance in docility (Table 2). Individual effects represented 37.58% of the total variance in docility. Observers effect represented only 2.68% of the variance.

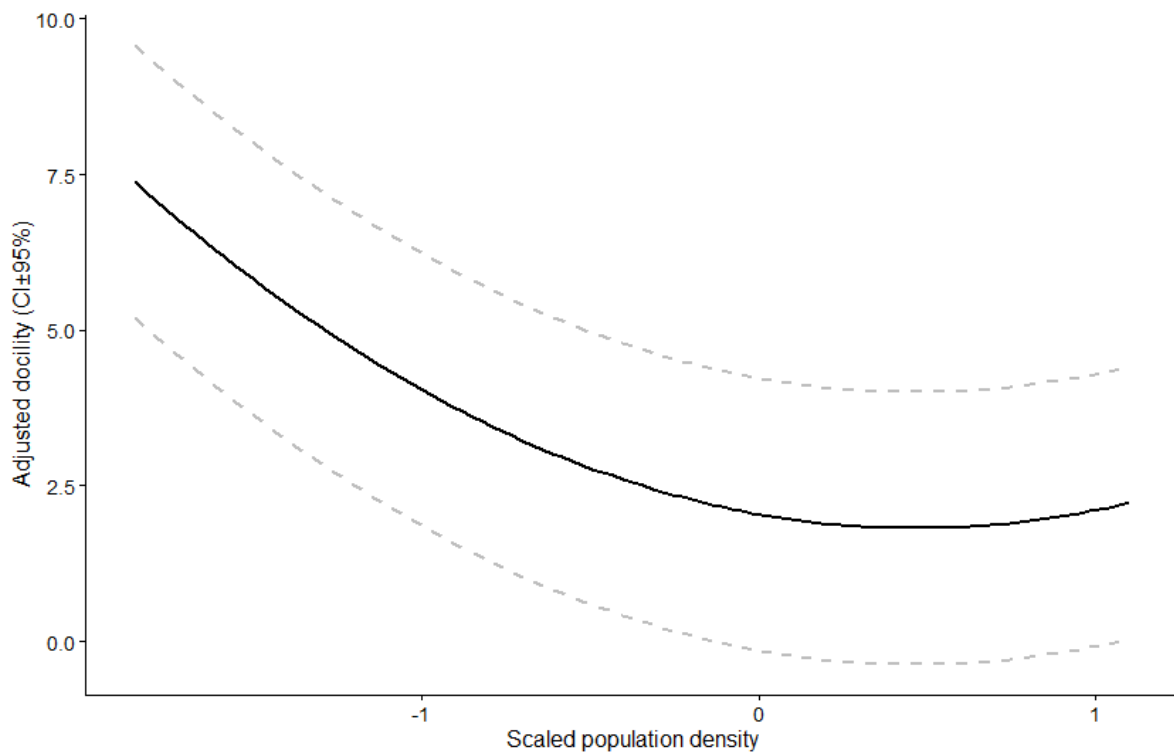


Figure 2. Effect of population density on docility on site 1 for all individuals (n = 601).

The predicted values of docility from the handling-bag test as function of the scaled population density (black line) were obtained from the final model presented in Table 2 (which also accounted for trial order, age and trapping period). Population density was scaled by year. The grey dashed lines are the lower and upper 95% confidence intervals for the predicted values.

For sites 2, 3 and 4, docility also increased significantly with trial order (Table 2). The interaction between sex and trapping period had a significant effect on docility (Table 2). Docility in females was more stable between trapping periods than in males, and was higher in early trapping period than in late period. Males were more docile in late trapping period than in early period. Both chipmunk and observer identities explained a significant part of the total variance in docility (Table 2). Here again observers effect explained only 2.86%, and individual effect explained 43.43% of total variance in docility (Table 2).

Table 2. Final models of environmental and state effects on eastern chipmunk docility from a generalised linear mixed-model for site 1 and sites 2, 3 and 4.

Components				
Site 1	Value	% of total variance	LRT	P-Value
V_{PE}	0.56	37.58	674.69	<0.01
V_O	0.04	2.68	43.36	<0.01
V_R	0.89	59.73		
Terms	Coefficient	Std. Error	t	P-value
Intercept	2.21	0.07	32.63	<0.01
Trial order	0.11	0.03	3.86	<0.01
Population density	-0.97	0.46	2.09	0.03
Population density ²	1.03	0.46	2.26	0.02
Period (Early)	-0.14	0.05	2.50	0.01
Age (Juvenile)	-0.34	0.07	4.74	<0.01
Sites 2, 3 and 4	Value	% of total variance	LRT	P-value
V_{PE}	0.76	43.43	278.53	<0.01
V_O	0.05	2.86	13.55	<0.01
V_R	0.94	53.71		
Terms	Coefficient	Std. Error	t	P-value
Intercept	1.32	0.20	6.48	<0.01
Trial order	0.15	0.05	3.19	<0.01
Period (Early)	0.37	0.18	2.05	0.04
Sex (Male)	0.96	0.28	3.46	<0.01
Period (Early): Sex (Male)	-1.01	0.27	3.79	<0.01

Chipmunk and observer identities were included as random effects (respectively V_{PE} and V_O). V_R = residual variance. These models with a negative binomial distribution were selected by a

backward stepwise selection. Adult was the reference age class, female was used as reference sex and late trapping period was the reference trapping period. The model for site 1 included 4,690 handling-bag tests performed on 601 chipmunks from early 2006 to early 2010 and the model for sites 2, 3 and 4 included 1,754 handling bag tests performed on 311 chipmunks by a total of 21 observers from early 2012 to early 2014.

2.4.3 Heritability

Additive genetic variance for docility on site 1 was significantly greater than zero, and translated into a narrow sense heritability of 0.17 (Table 3). Repeatability of docility from this model was 0.38 (Table 3).

Table 3. Variance components and narrow sense heritability (h^2) of eastern chipmunk docility on site 1 from a Bayesian generalised linear mixed “animal” model.

Components	Variance	lower CI	upper CI
V_{PE}	0.45	0.20	0.83
V_A	0.48	0.17	0.96
V_O	0.14	0.08	0.24
V_R	1.77	1.65	1.91
r	0.38	0.32	0.44
h^2	0.17	0.07	0.32

CI: 95% credibility intervals. Chipmunk, pedigree and observer identities were included as random effects (respectively V_{PE} , V_A and V_O). V_R = residual variance. The fixed effect structure was the one from the best model describing docility in site 1. The model included 2,657 handling bag tests performed on 217 chipmunks by a total of 43 observers from early 2006 to early 2009. Adult was used as the reference age class and late trapping period was used as the reference trapping period.

2.4.4 Viability selection on docility

2.4.4.1 Goodness of fit

The goodness of fit for the adult capture-mark-recapture dataset on site 1 and on sites 2, 3 and 4 conformed to the Cormack-Jolly-Seber assumptions with non-significant results for the overall test (site 1: quadratic $\text{Chi}^2 = 27.34$, d.f. = 31 and $P = 0.66$; sites 2, 3 and 4: quadratic $\text{Chi}^2 = 7.84$, d.f. = 8 and $P = 0.45$). The over dispersion was assessed with the calculation of the c-hat which had a value of 0.88 on site 1 (d.f. = 31; quadratic $\text{Chi}^2 = 27.34$) and a value of

0.98 on sites 2, 3 and 4 (d.f. = 8; quadratic $\text{Chi}^2 = 7.84$). These values of \hat{c} were included in the models to calculate the QAICc values.

2.4.4.2 Recapture structure

Recapture structure for site 1 included the interaction between trapping periods as an eight-level factor and sex, based on the model with the lowest value of QAICc (Table 4). On sites 2, 3 and 4, the recapture structure based on the model with the lowest QAICc included an additive effect of time (Table 4), sex and the first and second order of docility, but neither sex nor docility scores were significant (sex, estimate \pm 95% CI: $-0.08 \pm -1.31 - 1.41$; docility, estimate \pm 95% CI: $-0.14 \pm -0.87 - 0.59$; docility², estimate \pm 95% CI: $0.27 \pm -0.47 - 1.02$).

2.4.4.3 Adult survival

On site 1 the best model describing the survival probability included the first and second order terms for docility and the additive effect of trapping occasions (Table s3). More specifically, individuals with low or high values of docility had a better survival probability than intermediate individuals (quadratic estimate of docility: 0.15, 95% CI: 0.01-0.29; fig.3). Survival varied significantly between trapping occasions (Table s3). A model with trapping periods only was nearly as explicative as the best model with a delta QAICc of 0.88 (Table s3). In that model, values of survival for each trapping period were similar to values from the best model.

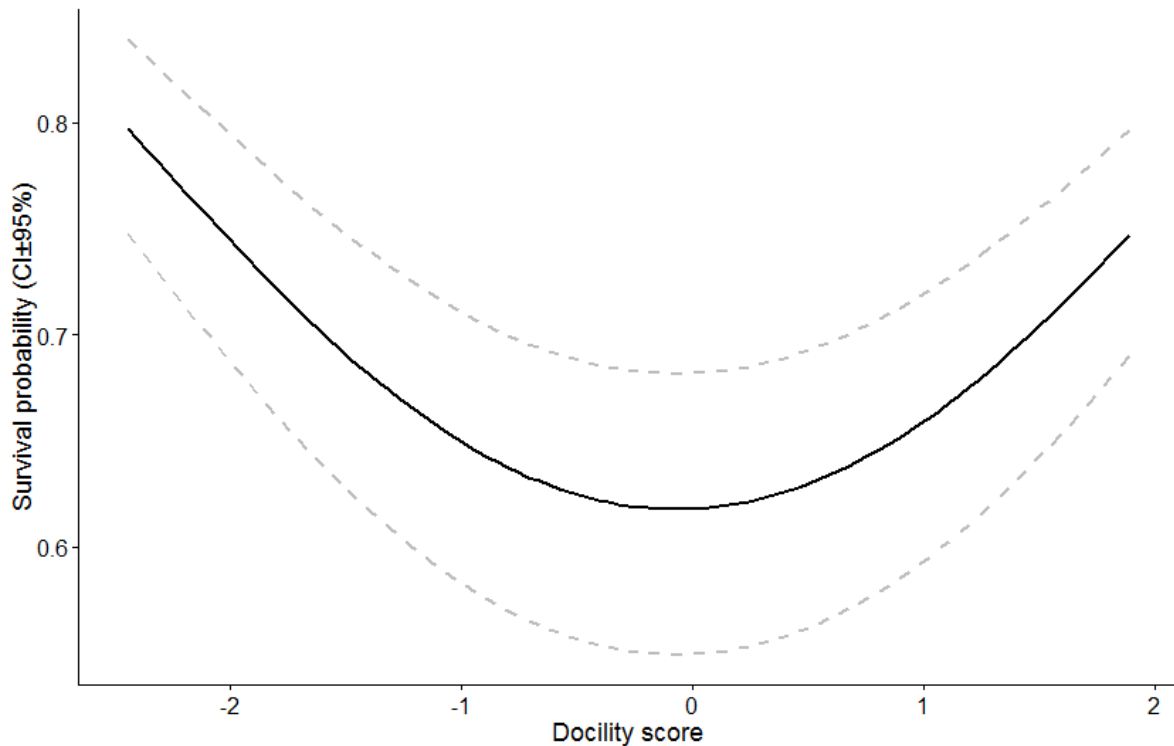


Figure 3. Relationship between docility score and the survival probability to the next trapping period for adult eastern chipmunks (n = 441) on site 1. The predicted values of the survival probability as function of docility scores (black line) were obtained from the model estimates with the lowest QAICc presented in Table s3 (which also accounted for the trapping period as an eight levels factor). The grey dashed lines are the lower and upper 95% confidence intervals for the predicted values. The intercept was fixed to the mean survival probability over all trapping periods (0.62).

On sites 2, 3 and 4, the best model describing the survival probability included the additive effect of trapping occasions and sex (Table s4), which means that survival differed significantly between trapping occasions (Table 4) and between sexes (females having a better survival probability than males; estimate: 0.62, 95% CI: 0.47-0.75) but there was no

interaction between sex and trapping occasions. Four other models showed a delta QAICc below 2, meaning they were nearly as explicative as the first model (Table s4). Three of these models include docility as a variable, but neither the first nor the second order values of the estimates of docility were significant even if the quadratic trend was similar as for site 1 (estimates from the fourth model with a delta QAICc of 0.84; docility: 0.12, 95% CI: -0.27-0.51; docility²: 0.29, 95% CI: -0.16-0.74; Table s4).

Finally, we tested the effect of population density as a temporal covariate on survival. For site 1, and sites 2, 3 and 4, models including population density were less parsimonious than models with trapping periods only and the model with the lower QAICc including that covariate was the 21th on site 1 with a delta QAICc of 30.75 and the 15th on sites 2, 3 and 4 with a delta QAICc of 5.94.

Table 4. Survival rates and recapture rates of eastern chipmunks for each capture occasion on site 1 and sites 2, 3 and 4 along with 95% confidence intervals.

Site 1						
Trapping period	Survival		Recapture Estimate	Males 95% CI	Recapture Estimate	Females 95% CI
	Estimate	95% CI				
Late 2006	0.95	0.90-0.97	0.88	0.66-0.96	1.00	0.34-1.00
Early 2007	0.45	0.27-0.65	0.64	0.40-0.83	0.99	0.20-1.00
Late 2007	0.93	0.44-1.00	0.13	0.08-0.22	0.08	0.04-0.16
Early 2008	0.33	0.20-0.50	0.98	0.85-1.00	0.97	0.80-1.00
Late 2008	0.35	0.20-0.55	0.89	0.73-0.96	0.87	0.72-0.94
Early 2009	0.47	0.30-0.66	0.84	0.66-0.93	1.00	0.00-1.00
Late 2009	0.36	0.21-0.56	0.82	0.70-0.90	0.91	0.77-0.97
Early 2010	0.62	0.40-0.80	0.98	0.12-1.00	0.84	0.54-0.96
Sites 2, 3 and 4						
Trapping period	Survival Estimate	95% CI	Recapture Estimate	95% CI		
Late 2012	1.00	0.03-1.00	0.13	0.04-0.35		
Early 2013	0.01	0.00-1.00	0.91	0.54-0.99		
Late 2013	0.00	0.00-0.99	0.82	0.52-0.95		
Early 2014	0.03	0.00-1.00	0.73	0.15-0.98		

Individual capture histories were taken for 5 trapping periods from early 2006 to early 2010 on 457 adult chipmunks on site 1 and for 5 trapping periods from early 2012 to early 2014 on 311 adult chipmunks on sites 2, 3 and 4. Survival and recapture probability estimates are from the best models selected based on QAICc (Table s3-s4). On site 1, the survival model included the first and second order of docility and each transition between trapping periods for both sexes combined, and the recapture model included an interaction between trapping periods and sex. On sites 2, 3 and 4, the survival model included each transition between trapping periods and sex, and the recapture model included the trapping period, sex and the first and second order values of docility scores.

2.4.4.4 Juvenile survival

We found no link between docility (first and second order) and juvenile survival (site 1: coefficients \pm SE from the last model including these terms: -0.06 ± 0.15 , $P = 0.97$ and 0.20 ± 0.16 , $P = 0.21$; sites 2, 3 and 4: coefficients \pm SE from the last model including these terms: 0.28 ± 0.26 , $P = 0.28$ and 0.26 ± 0.22 , $P = 0.24$). On site 1, the first and second order of annual population density affected juvenile survival, with better survival at high population density (Table 5; Fig. 4). On site 2, 3 and 4, juvenile survival was significantly better at low than at high population density (Table 5; Fig. 4) and females survived significantly better than males (coefficients \pm SE: -1.30 ± 0.58 , $P = 0.02$; Table 5).

Table 5. Estimates from the final models for the juvenile eastern chipmunk survival on site 1 and on sites 2, 3 and 4.

Terms	Estimates	Std. Error	z value	P-value
Site 1				
Intercept	0.03	0.17	0.19	0.85
Population density	0.89	0.29	3.13	<0.01
Population density ²	0.32	0.14	2.27	0.02
Site 2, 3 and 4				
Intercept	3.02	0.38	0.45	0.65
Population density	-1.06	0.31	3.46	<0.01
Sex (male)	-1.30	0.58	2.22	0.02

Juvenile survival was based on whether the individual was recaptured as an adult or not for 306 juveniles. The values of annual population density were scaled and female was the reference level for sex.

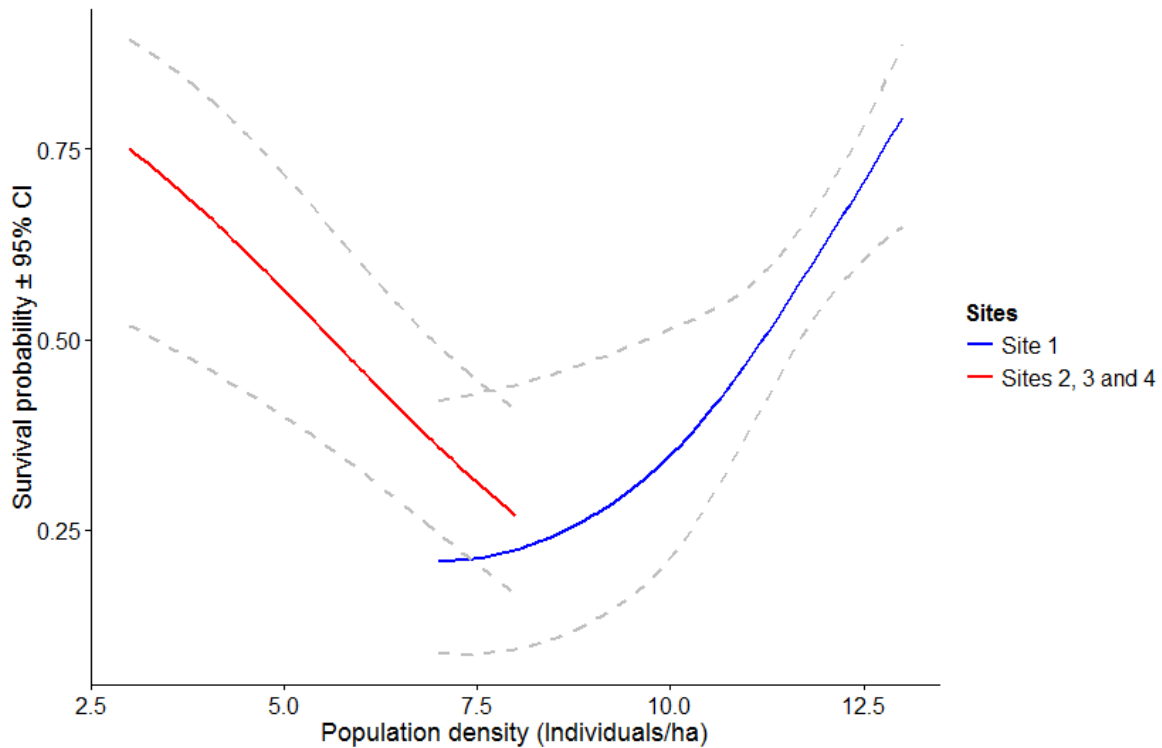


Figure 4. Relationship between population density and juvenile survival on site 1 (n = 308) and on sites 2, 3 and 4 (n = 165) in wild eastern chipmunk populations. The predicted survival probabilities as a function of the population density (blue line for site 1 and red line for sites 2, 3 and 4) were obtained from the final models presented in Table 5 (which also accounted for sex on sites 2, 3 and 4). The grey dashed lines are the lower and upper 95% confidence intervals for the predicted values.

2.5 Discussion

We studied the effects of environmental conditions and individual state on docility, and estimated its individual consistency (repeatability) and genetic basis (heritability) in a wild

population of eastern chipmunks over 10 years. Furthermore we tested whether among-individual differences in docility were translated into differential survival. Docility was repeatable between and within environmental contexts and was also heritable. We also found that environmental conditions such as seasonal variations, sex and annual population density affected variation in docility. We found evidence of disruptive viability selection for adults. We detected no evidences of viability selection acting on juvenile docility. These results provide a good example of the impact of the environment on the expression of a personality trait and of its evolutionary potential in the wild.

2.5.1 Repeatability and heritability of docility

We estimated moderate global repeatability for docility with similar values between site 1 and sites 2, 3 and 4. Our estimates of repeatability are close to the average of 0.37 reported by Bell *et al.* (2009) for behavioral traits and higher than the value of 0.29 previously reported by Montiglio *et al.* (2012) on site 1, but with a slightly different dataset (data from 2005 to 2009 on 226 chipmunks). Repeatability of a trait implies high variability between individuals and consistent expression within individuals (Lessells & Boag, 1987). Repeatability therefore offers the potential for a trait to affect fitness and is often seen as the upper limit of heritability (Boake, 1989; Dochtermann *et al.*, 2014). Heritability estimated for docility on site 1 was comparable to value reported in Dochtermann *et al.* (2014) for the mean heritability of personality traits (0.14), but lower than estimates reported in Stirling *et al.* (2002) for behaviours in general (0.31). The narrow sense heritability value we obtained for docility is slightly higher than for red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) docility previously reported in Taylor *et al.* (2012) (estimate \pm 95% CI: 0.09 ± 0.05 - 0.19) but lower than what Réale *et al.* (2009) reported for bighorn sheep docility (estimate \pm SE: 0.65 ± 0.06). Since repeatability was moderate for docility in our population, the relatively low value of heritability we

obtained was somewhat expected. Yet, the presence of a genetic basis for this trait suggests that it could respond to selection.

2.5.2 Environmental and individual sources of variation for docility

We found a significant effect of population density on docility on site 1. Docility was greater at low population density and lower at intermediate and high population densities (Fig. 2). This result is line with the prediction that animals typically express higher aggressiveness and risk taking behaviours at higher population density (Griffiths & Foster, 1998; Korpela *et al.*, 2011; Webster & Ward, 2011). Our results are also supportive of those from previous studies that suggested that personality can be partly determined by environmental conditions, such as food abundance or population density (Dingemanse *et al.*, 2004; Schuett & Dall, 2009; Webster & Ward, 2011; Tremmel & Müller, 2013).

Docility was also greater in the late trapping season than in the early season. This temporal variation of docility could be linked to differences at the individual level in activity levels between early and late periods as shown by Munro *et al.* (2008). Differences among periods could also be linked to physiological differences in cortisol metabolites production that also varies within a year or to habituation to human presence during the summer (Montiglio *et al.*, 2012). Low activity levels are often correlated with high shyness, low boldness and high docility and high sympathetic reactivity is generally correlated with high boldness and low docility (reviewed in Réale *et al.*, 2010). Also, Montiglio *et al.* (2012) found that docility in eastern chipmunk vary according to year and date, which is in concordance with the differences in docility between trapping periods that we found. Seasonal variations was used as indicator of variations in environmental conditions such as food abundance that largely

fluctuate in time according to the dynamic of masting trees and, thus, temporal variations in docility could be linked with environmental variations (Bergeron *et al.*, 2011a).

Young individuals were less docile than adults. Differences in personality can depend on individual ontogeny (Stamps & Groothuis, 2010). For example, docility in bighorn rams increases with age and is positively linked with reproductive success (Réale *et al.*, 2009). In that case, more docile males have longer lifespan, due to docility being linked with risk taking, leading them to attain a higher dominance rank and therefore having a better reproductive success (Réale *et al.*, 2009). However, less docile individuals might have a shorter lifespan, but have a better reproductive success sooner in life (Wolf *et al.*, 2007). Therefore, differences in life-history strategies could possibly explain the differences in the expression of docility depending on age (Wolf *et al.*, 2007; Réale *et al.*, 2009).

Docility was affected by the sex of the individuals and varied depending on the trapping period on sites 2, 3 and 4, males being more docile than females in late trapping period. In the great tit, *Parus major*, van Oers *et al.* (2005b) found that risk-taking behaviour varies among the sexes depending on context. Females had higher risk-taking behaviour when alone, while males had higher risk-taking behaviour while in presence of a companion (van Oers *et al.*, 2005b). Finally, we found that trial order affected the level of docility, with more docility being detected in later tests. This indicates some level of habituation to the test, which was also previously detected for the handling-bag test in chipmunks (Martin & Réale, 2008; Montiglio *et al.*, 2012). Habituation is common in tests assessing personality traits and is often due to the loss of novelty in a repeated test and to the animal remembering the test conditions (Dingemanse, 2002; Réale *et al.*, 2007; Montiglio *et al.*, 2010, 2012; Taylor *et al.*, 2012). These results stress the importance of taking environmental, individual and handling conditions into account when studying the expression of personality traits.

2.5.3 Effect of docility on survival

Fluctuation in American beech seed production drives chipmunk activity (Munro *et al.*, 2008), dispersal and genetic structure (Dubuc-Messier *et al.*, 2012), life history strategies (Montiglio *et al.*, 2014), and the timing of reproduction and population dynamics (Bergeron *et al.*, 2011a). We thus expected that fluctuation in beech seed production would also affect selection pressures on docility. Yet, we found no impact of fluctuation in seed production on viability selection on adult docility. In both sites, survival varied between trapping periods and differed between males and females, but there was no interaction between docility and trapping periods or population density, thus, no fluctuating selection. Estimates for sites 2, 3 and 4 are to be taken with caution considering low statistical power leading to convergence problems in the models. Instead, we found some evidence of a consistent disruptive selection across trapping periods on site 1 (Fig. 3). Disruptive selection was also reported previously for exploration behaviour in eastern chipmunks where fast and slow explorers had a survival probability nearly twice as high as individuals with intermediate exploration scores (Bergeron *et al.*, 2013). Exploration is usually negatively correlated to docility in eastern chipmunks but the relationships between these traits vary from weak to moderate (coefficient \pm SE: -0.14 ± 0.06 ; Montiglio *et al.*, 2012; $r_{\text{ind}} = -0.48$, 95 % HPD interval = $-0.60 - -0.26$; Careau *et al.*, 2015). This suggests that the patterns of selection documented here are unlikely to be only resulting from parallel selection on exploration.

Docility can be interpreted as the animal reaction toward predation, and thus a disruptive selection pattern could be explained by predator avoidance strategy. Docile individuals would take fewer risks and be less likely to be preyed upon. In contrast, less docile individuals would be more proactive and therefore have higher chance of escaping predators (Réale & Festa-Bianchet, 2003; Sih *et al.*, 2004; Smith & Blumstein, 2008; Réale *et al.*, 2010). This selection

pattern could also be part of a coevolution between docility and other personality and physiological traits within a pace-of-life syndrome where extreme life strategies in link with predator avoidance would be favored (Réale *et al.*, 2010). The fact that intermediate phenotypes are still abundant however suggests that segregation between extreme docility phenotypes may be limited on a long-term basis. Trade-offs between traits or between fitness components is an example of mechanism by which intermediate phenotypes could be maintained (Wolf *et al.*, 2007; Smith & Blumstein, 2008; Réale *et al.*, 2010; Montiglio *et al.*, 2014). For example, exploration behaviour is linked with reproductive success in our system and it seems to result from a trade-off between reproduction strategies according to timing of birth and age; fast explorers having a better reproductive success sooner in life and slow explorers having a better reproductive success later in life (Montiglio *et al.*, 2014). Exploring the link between docility and reproductive success could therefore help assess the presence of a trade-off among fitness components for that trait. Finally, the low heritability of docility can lead to a high difference between parents and offspring, which could explain the maintenance of population variation and intermediate individuals.

Juvenile docility did not affect survival and, as for exploration behaviour (Bergeron *et al.* 2013), it is possible that the strength of selection on this trait is too low to be detected and could be masked by environmental forces acting on survival, such as fluctuation in food resources, parasitism and the timing of birth (Careau *et al.*, 2010, 2013; Bergeron *et al.*, 2011a, 2013). The absence of selection on juvenile docility may also result from the difference in the expression of docility between juveniles and adults. Juveniles are less docile than adults and this may result from an early developmental stage or early life strategies where juveniles are more active in general for dispersion or competition for burrows, limiting the potential for selection on docility. Instead of temporally fluctuating selection on docility according to environmental variations, we observed that juvenile survival was mainly dictated by population density, which depended mainly on resources fluctuation (Bergeron *et al.*, 2011a). On site 1, survival increased with the increase in the number of individuals and could be

explained by seed abundance where years of high productivity lead to a large number of juveniles with better survival rates (Bergeron *et al.*, 2011a, 2013). Interestingly, we found a negative link between survival and population density on sites 2, 3, and 4 (Fig. 4). On these sites, 2012, the year with the highest population density, followed a low seed production and had a very high juvenile mortality. Because the survival estimate is based on recapture that can be affected by dispersal, our result could also be partly explained by a differential dispersion between years. Like survival, dispersal can be affected by factors such as seasonal variations linked with food abundance (Dubuc-Messier *et al.*, 2012). Finally, we found that males had a lower survival probability on sites 2, 3 and 4, but this result is to be taken with caution as juvenile males tend to disperse farther than females and potentially outside our trapping area (Dubuc-Messier *et al.*, 2012), which could bias downward our survival estimates based on recapture.

2.6 Conclusions

Fluctuating selection in nature is widespread, but disruptive selection seems to also be a large source of phenotypic variation maintenance in wild populations living in changing environments and this study contributes to a better understanding of the role and consequences of disruptive selection in the process of maintaining traits diversity. Docility showed similar patterns of selection as those reported for exploration behaviour in this species, leading to the hypothesis that selection can act on a set of correlated behavioural, morphological or physiological traits, which could lead to the maintenance of different pace-of-life syndromes linked with life strategies (Réale *et al.*, 2010). The next step would therefore require multivariate analyses incorporating a suit of correlated traits to assess the strength and patterns of selection on such pace-of-life syndromes.

2.7 Acknowledgements

We are grateful to Murray M. Humphries, Fanie Pelletier, Patrick Bergeron and Pierre-Olivier Montiglio for their contribution to this project. We also want to thank the Ruitter Valley Land Trust and Nature Conservancy of Canada for allowing us to conduct this research on their lands. We thank all field assistants, coordinators and students who have helped to collect data in the field. This research was funded by a Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) team grant to D.R., D.G. M.M.H and F.P., by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grants to D.R., D. G. as well as to M.M.H., and F.P., and by Canada Research Chair funds to D. R. and F. P.

2.8 References

- Anderson, S.J., Fike, J.A., Dharmarajan, G. & Rhodes, O.E.J. 2007. Characterization of 12 polymorphic microsatellite loci for eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Mol. Ecol. Notes* **7**: 513–515.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M. & Walker, S.C. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* **1**: 1–51.
- Bell, A.M., Hankison, S.J. & Laskowski, K.L. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim. Behav.* **77**: 771–783.
- Bell, G. 2010. Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365**: 87–97.
- Bergeron, P., Montiglio, P.-O., Réale, D., Humphries, M.M., Gimenez, O. & Garant, D. 2013. Disruptive viability selection on adult exploratory behaviour in eastern chipmunks. *J. Evol. Biol.* **26**: 766–774.
- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. & Garant, D. 2011a. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. *Ecology* **92**: 2027–2034.

- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. & Garant, D. 2011b. Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *J. Evol. Biol.* **24**: 1685–1694.
- Biro, P.A. & Stamps, J.A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends Ecol. Evol.* **23**: 361–368.
- Boake, C.R.B. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evol. Ecol.* **3**: 173–182.
- Boon, A.K., Réale, D. & Boutin, S. 2007. The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecol. Lett.* **10**: 1094–1104.
- Calsbeek, R. & Smith, T.B. 2008. Experimentally replicated disruptive selection on performance traits in a Caribbean lizard. *Evolution* **62**: 478–484.
- Careau, V., Bergeron, P., Garant, D., Réale, D., Speakman, J.R. & Humphries, M.M. 2013. The energetic and survival costs of growth in free-ranging chipmunks. *Oecologia* **171**: 11–23.
- Careau, V., Montiglio, P.-O., Garant, D., Pelletier, F., Speakman, J.R., Humphries, M.M., *et al.* 2015. Energy expenditure and personality in wild chipmunks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **69**: 653–661.
- Careau, V., Thomas, D.W. & Humphries, M.M. 2010. Energetic cost of bot fly parasitism in free-ranging eastern chipmunks. *Oecologia* **162**: 303–312.
- Chambers, J.L. & Garant, D. 2010. Determinants of population genetic structure in eastern chipmunks (*Tamias striatus*): the role of landscape and sex-biased dispersal. *J. Hered.* **101**: 413–422.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. 2009a. U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-REcapture data. *Ecography* **32**: 1071–1074.
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. 2009b. Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. Springer US, Boston, MA.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.T., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim. Behav.* **64**: 929–938.
- Dingemanse, N. & Réale, D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* **142**: 1159–1184.

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J. & Tinbergen, J.M. 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. Biol. Sci.* **271**: 847–852.

Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D. & Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* **25**: 81–89.

Dingemanse, N.J. & Réale, D. 2013. What is the evidence that natural selection maintains variation in animal personalities? In: *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution* (C. Carrere & D. Maestriperi, eds). The University of Chicago Press.

Dochtermann, N.A., Schwab, T. & Sih, A. 2014. The contribution of additive genetic variation to personality variation : heritability of personality. *Proc. R. Soc. B* **282**: 1–5.

Dubuc-Messier, G., Garant, D., Bergeron, P. & Réale, D. 2012. Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Mol. Ecol.* **21**: 5363–5373.

Endler, J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
Falconer, D.S. & Mackay, T.F. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th ed. Longman, Harlow.

Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. 2007. The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. *Evolution* **61**: 1546–1559.

Grant, P.R. & Grant, B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* **296**: 707–711.

Griffiths, R.A. & Foster, J.P. 1998. The effect of social interactions on tadpole activity and growth in the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita*, and *Rana temporaria*). *J. Zool.* **245**: 431–437.

Hadfield, J.D. 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: The MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* **33**: 1–22.

Hendry, A.P., Huber, S.K., De León, L.F., Herrel, A. & Podos, J. 2009. Disruptive selection in a bimodal population of Darwin's finches. *Proc. Biol. Sci.* **276**: 753–759.

Kalinowski, S.T., Taper, M.L. & Marshall, T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* **16**: 1099–1106.

Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., *et al.* 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* **157**: 245–261.

- Kingsolver, J.G. & Pfennig, D.W. 2007. Patterns and power of phenotypic selection in nature. *Bioscience* **57**: 561–572.
- Korpela, K., Sundell, J. & Ylönen, H. 2011. Does personality in small rodents vary depending on population density? *Oecologia* **165**: 67–77.
- Landry-Cuerrier, M., Munro, D., Thomas, D.W. & Humphries, M.M. 2008. Climate and resource determinants of fundamental and realized metabolic niches of hibernating chipmunks. *Ecology* **89**: 3306–3316.
- Le Coeur, C., Thibault, M., Pisanu, B., Thibault, S., Chapuis, J.-L. & Baudry, E. 2015. Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behav. Ecol.* **26**: 1285–1291.
- Lessells, C.M. & Boag, P.T. 1987. Unrepeatable repeatabilities : a common mistake. *Auk* **104**: 116–121.
- Martin, J.G.A. & Réale, D. 2008. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* **75**: 309–318.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Bergeron, P., Messier, G.D. & Réale, D. 2014. Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *J. Anim. Ecol.* **83**: 720–728.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Pelletier, F. & Réale, D. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* **84**: 1071–1079.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Thomas, D. & Réale, D. 2010. Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Anim. Behav.* **80**: 905–912.
- Munro, D., Thomas, D.W. & Humphries, M.M. 2008. Extreme suppression of aboveground activity by a food-storing hibernator, the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Can. J. Zool.* **86**: 364–370.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **85**: 935–956.
- Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M.E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* **310**: 304–306.
- van Oers, K., de Jong, G., van Noordwijk, A.J., Kempenaers, B. & Drent, P.J. 2005a. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies.

Behaviour **142**: 1185–1206.

van Oers, K., Klunder, M. & Drent, P.J. 2005b. Context dependence of personalities: Risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behav. Ecol.* **16**: 716–723.

Peters, M.B., Glenn, J.L., Svete, P., Hagen, C., Tsyusko, O. V., Decoursey, P., *et al.* 2007. Development and characterization of microsatellite loci in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Mol. Ecol. Notes* **7**: 877–879.

Poissant, J., Réale, D., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M. & Coltman, D.W. 2013. A quantitative trait locus analysis of personality in wild bighorn sheep. *Ecol. Evol.* **3**: 474–481.

Quinn, J.L., Patrick, S.C., Bouwhuis, S., Wilkin, T.A. & Sheldon, B.C. 2009. Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *J. Anim. Ecol.* **78**: 1203–1215.

Réale, D. & Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Anim. Behav.* **65**: 463–470.

Réale, D., Gallant, B., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Behav.* **60**: 589–597.

Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. & Montiglio, P.-O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **365**: 4051–4063.

Réale, D., Martin, J., Coltman, D.W., Poissant, J. & Festa-Bianchet, M. 2009. Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *J. Evol. Biol.* **22**: 1599–1607.

Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* **82**: 291–318.

Roff, D. 1997. *Evolutionary Quantitative Genetics*. Springer US.

Schuett, W. & Dall, S.R.X. 2009. Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* **77**: 1041–1050.

Siepielski, A.M., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* **12**: 1261–1276.

Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. 2013. The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* **16**: 1382–1392.

- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* **19**: 372–378.
- Smith, B.R. & Blumstein, D.T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav. Ecol.* **19**: 448–455.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P. & van der Linde, A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.* **64**: 583–639.
- Stamps, J. & Groothuis, T.G.G. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* **85**: 301–325.
- Stirling, D.G., Réale, D. & Roff, D.A. 2002. Selection, structure and the heritability of behaviour. *J. Evol. Biol.* **15**: 277–289.
- Taylor, R.W., Boon, A.K., Dantzer, B., Réale, D., Humphries, M.M., Boutin, S., *et al.* 2012. Low heritabilities, but genetic and maternal correlations between red squirrel behaviours. *J. Evol. Biol.* **25**: 614–624.
- Taylor, R.W., Boutin, S., Humphries, M.M. & McAdam, A.G. 2014. Selection on female behaviour fluctuates with offspring environment. *J. Evol. Biol.* **27**: 2308–2321.
- Tremmel, M. & Müller, C. 2013. Insect personality depends on environmental conditions. *Behav. Ecol.* **24**: 386–392.
- Webster, M.M. & Ward, A.J.W. 2011. Personality and social context. *Biol. Rev.* **86**: 759–773.
- Wilson, A.J., Réale, D., Clements, M.N., Morrissey, M.M., Postma, E., Walling, C.A., *et al.* 2010. An ecologist's guide to the animal model. *J. Anim. Ecol.* **79**: 13–26.
- Wolf, M., van Doorn, G.S., Leimar, O. & Weissing, F.J. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* **447**: 581–584.

2.9 Supplementary Material

Table s1: Sample size and number of handling-bag tests for adults and juveniles from all study sites and years.

	Site 1	
	N individuals	N tests
2006		
Adults	89	679
Juveniles	41	100
Total	130	779
2007		
Adults	201	952
Juveniles	114	720
Total	263	1672
2008		
Adults	120	990
Juveniles	102	208
Total	222	1198
2009		
Adults	131	455
Juveniles	49	105
Total	168	560
2010		
Adults	106	475
Juveniles	2	10

Total	108	481
Overall		
Adults	441	3551
Juveniles	308	1139
Total	601	4690
	Sites 2, 3 and 4	
	N individuals	N tests
2012		
Adults	45	193
Juveniles	60	493
Total	92	686
2013		
Adults	78	348
Juveniles	13	34
Total	91	382
2014		
Adults	88	367
Juveniles	92	319
Total	180	686
Overall		
Adults	167	908
Juveniles	165	846
Total	311	1754

This final dataset did not include measures with missing values, measures taken on individuals weighting less than 50g of body mass, measures taken before 8:00 am and after 6:00 pm and we limited the number of test per individual to a maximum of 30.

Table s2: Repeatability by sex, trapping period and reproductive season for site 1 and site 2, 3 and 4 combined.

Factor	Site 1		Site 2, 3 and 4	
	N	r±95% CI	N	r±95% CI
Sex (male)	2249	0.43 (0.37-0.49)	779	0.46 (0.37-0.57)
Sex (female)	2441	0.32 (0.26-0.38)	975	0.42 (0.33-0.51)
Trapping period (Early)	3213	0.38 (0.34-0.43)	1606	0.44 (0.36-0.51)
Trapping period (Late)	1477	0.39 (0.33-0.47)	148	0.59 (0.39-0.75)
Reproductive season (Yes)	3358	0.40 (0.35-0.45)	1448	0.47 (0.39-0.53)
Reproductive season (No)	1332	0.32 (0.27-0.41)	306	0.36 (0.22-0.54)

Repeatability (r) values along with their 95% credibility intervals were estimated from variance components of a generalised linear mixed model with the individuals' identities as a random factor. N is the number of handling-bag tests for each category.

Table s3: Model selection for survival probability of adult eastern chipmunks on site 1.

Model	# Id. Par.	Deviance	QAICc	Delta QAICc
Docility+Docility ² +Time	26	1357.22	1595.75	0.00
Time	24	1361.70	1596.63	0.88
Docility+Docility ² +Time+Sex	27	1357.98	1598.73	2.98
(Docility+Docility ²) ×Sex+Time	28	1356.27	1598.91	3.16
Time+Sex	25	1361.57	1598.59	2.84
Docility+Time	25	1361.64	1598.67	2.92
Docility×Sex+Time	26	1359.96	1598.86	3.11
Docility+Time+Sex	26	1361.98	1601.16	5.41
Docility+Docility ² +Time×Sex	34	1356.91	1612.43	16.68
Time×Sex	32	1361.48	1613.34	17.59

Individual capture histories were taken for 9 trapping periods (time in the models) from early 2006 to early 2010 on 457 adult chipmunks. Survival probability was estimated as a function of the first and second order of docility scores, time as each transition between trapping periods and sex. The best model was selected according to QAICc value and the other models are presented from the most to least explicative. In these models, recapture rates account for the interaction of time and sex. This table includes the ten first models.

Table s4: Model selection for survival probability of adults eastern chipmunks on site 2, 3 and 4.

Model	# Id. Par.	Deviance	QAICc	Delta QAICc
Time+Sex	12	309.48	340.86	0.00
Time	11	311.90	341.16	0.30
Time+Sex+Docility	13	307.68	341.20	0.34
Time+Sex+Docility+Docility ²	14	306.02	341.70	0.84
Time+Docility	12	310.81	342.22	1.36
Time+Docility+Docility ²	13	310.16	343.73	2.87
Time+Docility×Sex	13	310.27	343.84	2.98
Time×Sex	15	306.59	344.50	3.64
Time×(Docility+Docility ²)	16	305.87	345.99	5.13
Time×Sex+Docility	16	305.87	345.99	5.13

Individual capture histories were taken for 5 trapping periods (time in the models) from early 2012 to early 2014 on 311 adult chipmunks. Survival probability was estimated as a function of the first and second order of docility scores, time as each transition between trapping periods and sex. The best model was selected according to QAICc value and the other models are presented from the most to least explicative. In these models, recapture rates account for the first and second order of docility, time and sex. This table includes the ten first models.

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les résultats

Ce projet de recherche avait pour but d'évaluer les facteurs et les mécanismes impliqués dans la génération et le maintien de la diversité des traits de personnalité animale en milieu naturel. Pour ce faire, des données provenant d'un suivi sur 10 ans et sur 4 sites d'études ont été utilisées et ont permises d'évaluer la répétabilité, les déterminants, l'héritabilité et la sélection de viabilité de la docilité dans une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*).

Les résultats indiquent que la docilité est un trait répétable à l'intérieur et entre différents contextes environnementaux. Cette caractéristique définit la docilité comme étant un trait de personnalité animale (Réale *et al.*, 2007) et indique généralement une faible variation dans les phénotypes individuels et une variation dans les phénotypes interindividuels (Lessells et Boag, 1987). Ces différences entre les individus au niveau de l'expression de leur docilité offrent un potentiel d'action à la sélection naturelle. En effet, les différences dans l'expression de la personnalité peuvent affecter différemment l'aptitude phénotypique des individus (Dingemanse et Réale, 2005). La répétabilité globale estimée de 0,37 au site 1 et de 0,43 aux sites 2, 3 et 4 représente des valeurs modérées de répétabilité qui s'approchent de la valeur de répétabilité moyenne des traits comportementaux en milieu naturel (0,36; Bell *et al.*, 2009). La répétabilité représente la limite supérieure de l'héritabilité (Boake, 1989). En considérant la valeur modérée de répétabilité estimée, la valeur faible d'héritabilité de 0,17 estimée était attendue. Bien qu'elle soit peu élevée, l'héritabilité estimée se rapproche de la valeur moyenne

d'héritabilité pour les traits de personnalité (0,14; Dochtermann *et al.*, 2014). Ainsi, les résultats obtenus suggèrent que la variation inter individuelle et la variation génétique de la docilité chez le *Tamia rayé* soient comparables à la moyenne des autres traits comportementaux rapportés dans la littérature.

Plusieurs variables liées aux manipulations, aux conditions individuelles et aux conditions environnementales sont liées à l'expression de la docilité chez le *Tamia rayé*. Au niveau des manipulations, une augmentation significative de la docilité avec le nombre de tests effectués a été détectée et il s'agit d'un phénomène fréquent lors de tests de personnalité animale (Dingemanse, 2002; Martin et Réale, 2008b; Montiglio *et al.*, 2010; Montiglio *et al.*, 2012). Cet effet est généralement indicateur d'une habituation aux conditions du test (Dingemanse, 2002; Réale *et al.*, 2007; Martin et Réale, 2008b; Montiglio *et al.*, 2010; Montiglio *et al.*, 2012) et avait aussi été mesuré pour le même trait lors d'études précédentes (Martin et Réale, 2008b; Montiglio *et al.*, 2012). Au niveau individuel, l'âge est lié à l'expression de la docilité et les juvéniles sont moins dociles que les adultes. Cette différence peut provenir de variations intra-individuelles où l'ontogénie des individus serait associée à une augmentation de leur docilité avec l'âge (Stamps et Groothuis, 2010). Aussi, cet effet peut être en lien avec une sélection de viabilité en défaveur des juvéniles moins dociles, ce qui aurait pour effet de conserver des phénotypes plus dociles à l'âge adulte. Comme aucune sélection de viabilité n'a été détectée pour la docilité des juvéniles, cette seconde hypothèse n'est pas supportée par nos résultats. Ensuite, la personnalité peut s'exprimer de différente façon entre les sexes (e.g. van Oers *et al.*, 2005b; Schuett et Dall, 2009) et c'est ce qui a été détecté aux sites 2, 3 et 4 où la docilité varie en fonction de l'interaction entre les périodes de capture et le sexe. Enfin, les conditions environnementales sont liées à l'expression de la docilité. D'abord, la docilité est plus grande à l'automne qu'au printemps. Cet effet peut être lié aux différences saisonnières dans l'activité et la production de cortisol qui elles aussi varient en fonction de la période de l'année (Munro *et al.*, 2008; Montiglio *et al.*, 2012). Aussi, la docilité est plus élevée à faible densité de la population qu'à densité élevée, ce qui a été détecté dans d'autres populations comme chez le

campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) où l'infanticide, un comportement agressif et généralement lié à une faible docilité, augmente à forte densité de la population (Korpela *et al.*, 2011).

La docilité chez les tamias rayés adultes est sous sélection de viabilité diversifiante, mais ce patron de sélection n'a pas été détecté pour les juvéniles. Ainsi, les adultes plus ou moins dociles que la moyenne sont avantagés au niveau de leur probabilité de survie. Comme la docilité est un comportement lié à la prise de risques, le résultat obtenu peut découler de différentes stratégies d'évitement des prédateurs où les extrêmes phénotypiques sont avantagés au niveau de leur survie (Réale *et al.*, 2009). Le patron de sélection diversifiante estimé est semblable à celui détecté pour le comportement exploratoire dans la même population (Bergeron *et al.*, 2013). La sélection diversifiante conduit, pour des traits héritables, à une augmentation de la variance phénotypique au fil des générations (Falconer et Mackay, 1996; Kingsolver et Pfennig, 2007) et il est probable que ce type de sélection soit un mécanisme de maintien de la variabilité phénotypique des traits de personnalité dans notre population.

La survie des juvéniles est principalement dictée par la densité de la population qui est elle-même plus élevée lorsque l'abondance en ressources alimentaires est grande (Bergeron *et al.*, 2011a). Au site 1, la survie des juvéniles est plus élevée à forte densité de la population, ce qui peut découler d'un meilleur accès aux ressources alimentaires stockables. Aux sites 2, 3 et 4, la relation est inverse et la survie est plus basse à forte densité de la population. Sur ces sites, seulement deux années de données sont disponibles pour les juvéniles et en 2012, l'année où la densité de la population était la plus élevée, les ressources alimentaires étaient exceptionnellement basses, ce qui peut expliquer une forte mortalité des juvéniles. Aussi, l'effet fort de la densité de la population sur la survie peut avoir masqué une possible sélection de viabilité faible pour la docilité des juvéniles, mais il est aussi possible que les différences dans l'expression de la docilité entre les juvéniles et les adultes font en sorte que la docilité

des juvéniles ne soit pas un critère de sélection, mais qu'elle le devienne à l'âge adulte. Enfin, les juvéniles mâles des sites 2, 3 et 4 ont une survie plus faible que les femelles. Cet effet peut être expliqué en partie par le fait que l'estimé de survie peut être confondu avec la recapture des individus et que les mâles ont tendance à disperser plus loin que les femelles. En effet, la superficie des sites 2, 3 et 4 est plus petite qu'au site 1, ce qui peut faire en sorte qu'une plus grande proportion des mâles aient dispersés en dehors de la grille et qui aurait eu pour effet de biaiser leur estimé de survie de façon négative (Dubuc-Messier *et al.*, 2012).

3.2 Limitations du projet

Une des limitations principales provient de la faible puissance statistique aux sites 2, 3 et 4 pour les analyses de capture-marquage-recapture. En effet, le nombre d'occasions de capture et d'individus présents à chacune de celles-ci est insuffisant pour établir des modèles complexes et il y a un manque de précision lors de l'estimation des paramètres de survie et de recapture. Ce manque de précision au niveau des valeurs estimées pour ces modèles indiquent que ces résultats sont à prendre avec précaution et leur interprétation a été limitée (Lebreton *et al.*, 1992; Cooch et White, 2014). Pour augmenter la puissance statistique, il est nécessaire d'ajouter à ces analyses plusieurs occasions de captures supplémentaires et d'augmenter le nombre général d'individus disponibles. La continuation du suivi par capture-marquage-recapture permettra donc l'obtention de résultats plus précis pour les sites étudiés depuis 2012.

La seconde limitation à ce projet de recherche provient du manque d'information génétique sur les individus des sites 2, 3 et 4. L'analyse future des échantillons d'ADN récoltés sur le terrain permettra de faire des assignations parentales et ainsi d'élaborer un pedigree. Il est toutefois nécessaire d'augmenter la taille de l'effectif et le nombre de générations présentes dans le futur pedigree. Une des limitations actuelles au niveau de l'élaboration d'un pedigree

pour ces sites est le nombre limité d'individus par génération en comparaison avec l'information qui était disponible au site 1. Une façon de pallier à ce nombre limité d'individus est d'améliorer le nombre de loci microsattellites servant à l'élaboration du génotype, permettant ainsi d'avoir une information plus précise et d'élaborer des liens d'apparentements précis. Récemment, le nombre de loci microsattellites développés est passé de 11 à 25, ce qui devrait permettre d'élaborer le pedigree recherché et même d'améliorer le pedigree pour le site 1.

De façon générale, la répétabilité et les déterminants de la docilité semblent très semblables entre les différents sites étudiés, ce qui justifie l'intérêt d'élaborer un pedigree en ajoutant plus d'individus afin d'estimer l'héritabilité de la docilité et d'autres traits sur les sites 2, 3 et 4. De plus, l'augmentation de la taille de l'échantillon et du nombre d'occasions de capture permettra d'avoir une meilleure idée des forces de sélection de viabilité sur la docilité, servant ainsi à dresser un meilleur portrait global des forces évolutives impliquées dans le maintien de la variabilité phénotypique chez le *Tamias rayé*.

3.3 Perspectives futures

Dresser un portrait juste des forces de sélection naturelles dans une population nécessite l'utilisation d'une approche multivariée, surtout dans un contexte où l'on cherche à prédire la réponse à la sélection pour un trait (Lande et Arnold, 1983). En effet, la prédiction de la réponse à la sélection n'est précise que si tous les traits phénotypiques sont pris en compte en faisant le calcul des gradients de sélection (Lande et Arnold, 1983). Cette contrainte découle entre autres du fait que la plupart des traits phénotypiques peuvent être corrélés phénotypiquement et génétiquement entre eux et que ces corrélations découlent généralement d'une coévolution entre les traits (Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2010). Des suites de traits

comportementaux, morphologiques et physiologiques corrélés sont souvent décrites comme étant des syndromes de rythmes de vie et peuvent être le résultat d'adaptations en fonction de différentes stratégies d'histoire de vie (Réale *et al.*, 2010). Dans ce contexte, si on considère l'existence de corrélations entre la docilité et d'autres traits comme l'exploration et la production de cortisol chez le *Tamia rayé*, il serait pertinent de faire des analyses de sélection corrélationnelles en incluant la docilité et d'autres traits comportementaux et physiologiques (Martin et Réale, 2008a; Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015).

De plus, plusieurs études montrent des compromis au niveau des traits d'aptitude phénotypique en nature. Par exemple, des individus à courte longévité ont souvent un plus grand succès reproducteur annuel que les individus à grande longévité (Wolf *et al.*, 2007). Ce type de compromis existe chez le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) où les jeunes mâles plus dociles ont un succès reproducteur bas, mais qui augmente plus tard dans la vie (Réale *et al.*, 2009). Dans ce contexte, il est possible que, chez le *Tamia rayé*, des individus ayant des probabilités de survie plus élevées soient moins avantagés au niveau de leur succès reproducteur, contribuant ainsi au maintien d'une variabilité phénotypique des traits sélectionnés pour ces différents traits d'aptitude phénotypique en fonction de différentes stratégies d'histoire de vie. Pour tester cette hypothèse, il est nécessaire d'étudier les patrons de sélection de la docilité au niveau de leur succès reproducteur. Toutefois cette approche nécessite une bonne connaissance des relations parentales entre les individus, connaissance qui reste à améliorer, surtout pour les nouveaux sites étudiés depuis 2012. Le développement de nouveaux marqueurs génétiques et la continuation du suivi par capture-marquage-recapture pourront contribuer à améliorer ces connaissances.

3.4 Conclusion

Cette étude contribue à l'accumulation d'information sur les déterminants de la personnalité animale et sur les forces évolutives impliquées dans le maintien de leur variabilité phénotypique. Grâce à un suivi sur 10 ans d'une population sauvage de tamias rayés, il a été possible d'estimer une constance significative dans l'expression individuelle d'un trait comportemental, la docilité, et de confirmer des différences persistantes entre les individus dans l'expression de leur docilité. Ces caractéristiques confirment la définition de la docilité en tant que trait de personnalité et confirment un potentiel d'action de la sélection naturelle sur ce trait. Une partie de la variabilité de ce trait est d'origine génétique et ce trait est héritable. La docilité est aussi influencée par plusieurs facteurs liés aux manipulations, aux caractéristiques individuelles et à l'environnement. Enfin, ce trait est sous sélection diversifiante chez les adultes, mais pas chez les juvéniles. Les adultes plus ou moins dociles que la moyenne sont donc avantagés au niveau de leur probabilité de survie. Dans son ensemble, ce projet de recherche a contribué à l'avancement des connaissances fondamentales du domaine de l'écologie et de l'évolution.

BIBLIOGRAPHIE

Andrew, R.L., Ostevik, K.L., Ebert, D.P. and Rieseberg, L.H. (2012). Adaptation with gene flow across the landscape in a dune sunflower. *Mol. Ecol.* *21*, 2078–2091.

Bell, A.M., Hankison, S.J. and Laskowski, K.L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim. Behav.* *77*, 771–783.

Bell, G. (2010). Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* *365*, 87–97.

Bergeron, P., Montiglio, P.-O., Réale, D., Humphries, M.M., Gimenez, O. and Garant, D. (2013). Disruptive viability selection on adult exploratory behaviour in eastern chipmunks. *J. Evol. Biol.* *26*, 766–774.

Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. and Garant, D. (2011a). Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. *Ecology* *92*, 2027–2034.

Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. and Garant, D. (2011b). Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *J. Evol. Biol.* *24*, 1685–1694.

Boake, C.R.B. (1989). Repeatability: Its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evol. Ecol.* *3*, 173–182.

Brodie III, E.D., Moore, A.J. and Janzen, F.J. (1995). Visualizing and quantifying natural selection. *Trends Ecol. Evol.* *10*, 313–318.

Cain, A.J. and Sheppard, P.M. (1954). The theory of adaptive polymorphism. *Am. Nat.* *88*, 321–326.

Calsbeek, R. and Irschick, D.J. (2007). The quick and the dead: Correlational selection on morphology, performance, and habitat use in island lizards. *Evolution* *61*, 2493–2503.

Calsbeek, R. and Smith, T.B. (2008). Experimentally replicated disruptive selection on performance traits in a Caribbean lizard. *Evolution* *62*, 478–484.

Careau, V., Montiglio, P.-O., Garant, D., Pelletier, F., Speakman, J.R., Humphries, M.M. and Réale, D. (2015). Energy expenditure and personality in wild chipmunks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *69*, 653–661.

Careau, V., Thomas, D., Humphries, M.M. and Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos* 117, 641–653.

Careau, V., Thomas, D.W. and Humphries, M.M. (2010). Energetic cost of bot fly parasitism in free-ranging eastern chipmunks. *Oecologia* 162, 303–312.

Cooch, E.G. and White, G.C. (2014). Program Mark: a gentle introduction (Fort Collins: Cooch, E.G. and White, G.C.).

Dingemanse, N. and Réale, D. (2005). Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142, 1159–1184.

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.T., van Oers, K. and van Noordwijk, A.J. (2002). Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim. Behav.* 64, 929–938.

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J. and Tinbergen, J.M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. Biol. Sci.* 271, 847–852.

Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D. and Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 25, 81–89.

Dobzhansky, T. and Levene, H. (1948). Operation of natural selection in wild populations. *Genetics* 33, 537–547.

Dochtermann, N.A., Schwab, T. and Sih, A. (2014). The contribution of additive genetic variation to personality variation : heritability of personality. *Proc. R. Soc. B* 282, 1–5.

Dubuc-Messier, G., Garant, D., Bergeron, P. and Réale, D. (2012). Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Mol. Ecol.* 21, 5363–5373.

Elliott, L. (1978). Social behavior and foraging ecology of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*) in the Adirondack mountains (Washington: Smithsonian institution press).

Endler, J.A. (1986). Natural selection in the wild (Princeton: Princeton University Press).

Falconer, D.S. and Mackay, T.F. (1996). Introduction to quantitative genetics (Harlow: Longman).

Garamszegi, L.Z., Markó, G., Szász, E., Zsebők, S., Azcárate, M., Herczeg, G. and Török, J. (2015). Among-year variation in the repeatability, within- and between-individual, and phenotypic correlations of behaviors in a natural population. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69,

2005–2017.

Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H. and Sheldon, B.C. (2007). The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. *Evolution* 61, 1546–1559.

Garant, D., Kruuk, L.E.B., Wilkin, T.A., McCleery, R.H. and Sheldon, B.C. (2005). Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* 433, 60–65.

Gosden, T.P. and Svensson, E.I. (2008). Spatial and temporal dynamics in a sexual selection mosaic. *Evolution* 62, 845–856.

Grant, P.R. and Grant, B.R. (2002). Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296, 707–711.

Hendry, A.P., Huber, S.K., De León, L.F., Herrel, A. and Podos, J. (2009). Disruptive selection in a bimodal population of Darwin's finches. *Proc. Biol. Sci.* 276, 753–759.

Hereford, J. (2009). A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *Am. Nat.* 173, 579–588.

Humphries, M.M., Thomas, D.W., Hall, C.L., Speakman, J.R. and Kramer, D.L. (2002). The energetics of autumn mast hoarding in eastern chipmunks. *Oecologia* 133, 30–37.

Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P. and Beerli, P. (2001). The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157, 245–261.

Kingsolver, J.G. and Pfennig, D.W. (2007). Patterns and power of phenotypic selection in nature. *Bioscience* 57, 561–572.

Korpela, K., Sundell, J. and Ylönen, H. (2011). Does personality in small rodents vary depending on population density? *Oecologia* 165, 67–77.

Krebs, J.R. and Davies, N.B. (1993). *An introduction to behavioural ecology* (New York: John Wiley and sons).

Lande, R. and Arnold, S.J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210–1226.

Landry-Cuerrier, M., Munro, D., Thomas, D.W. and Humphries, M.M. (2008). Climate and resource determinants of fundamental and realized metabolic niches of hibernating chipmunks. *Ecology* 89, 3306–3316.

- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. and Anderson, D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. monogr.* *62*, 67-118.
- Lessells, C.M. and Boag, P.T. (1987). Unrepeatable repeatabilities : a common mistake. *Auk* *104*, 116–121.
- Loew, S.S. (1999). Sex-biased dispersal in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Evol. Ecol.* *13*, 557–577.
- Lush, J.L. (1937). *Animal Breeding Plans* (Ames, Iowa, USA: Iowa State College Press).
- Mares, M.A., Willig, M.R. and Bitar, N.A. (1980). Home range size in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, as a function of number of captures : statistical biases of inadequate sampling. *J. Mammology* *61*, 661–669.
- Martin, J.G.A. and Réale, D. (2008a). Animal temperament and human disturbance: implications for the response of wildlife to tourism. *Behav. Processes* *77*, 66–72.
- Martin, J.G.A. and Réale, D. (2008b). Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* *75*, 309–318.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Bergeron, P., Messier, G.D. and Réale, D. (2014). Pulsed resources and the coupling between life-history strategies and exploration patterns in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *J. Anim. Ecol.* *83*, 720–728.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Pelletier, F. and Réale, D. (2012). Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* *84*, 1071–1079.
- Montiglio, P.-O., Garant, D., Thomas, D. and Réale, D. (2010). Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Anim. Behav.* *80*, 905–912.
- Morrissey, M.B. and Hadfield, J.D. (2012). Directional selection in temporally replicated studies is remarkably consistent. *Evolution* *66*, 435–442.
- Munro, D., Thomas, D.W. and Humphries, M.M. (2008). Extreme suppression of aboveground activity by a food-storing hibernator, the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Can. J. Zool.* *86*, 364–370.
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* *85*, 935–956.
- van Oers, K., de Jong, G., van Noordwijk, A.J., Kempenaers, B. and Drent, P.J. (2005a).

Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* 142, 1185–1206.

van Oers, K., Klunder, M. and Drent, P.J. (2005b). Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behav. Ecol.* 16, 716–723.

Petelle, M.B., Martin, J.G.A. and Blumstein, D.T. (2015). Heritability and genetic correlations of personality traits in a wild population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *J. Evol. Biol.* 28, 1840–1848.

Piovesan, G. and Adams, J.M. (2001). Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79, 1039–1047.

Prescott, J. and Richard, P. (2013). *Mammifères du Québec et de l'Est du Canada* (Waterloo: Michel Quintin).

Réale, D. and Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Anim. Behav.* 65, 463–470.

Réale, D., Gallant, B., Leblanc, M. and Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Behav.* 60, 589–597.

Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. and Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365, 4051–4063.

Réale, D., Martin, J., Coltman, D.W., Poissant, J. and Festa-Bianchet, M. (2009). Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *J. Evol. Biol.* 22, 1599–1607.

Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. and Dingemanse, N.J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, 291–318.

Rieseberg, L.H., Widmer, A., Arntz, A.M. and Burke, J.M. (2002). Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification. *Evolution* 99, 12242–12245.

Roff, D. (1997). *Evolutionary quantitative genetics* (US: Springer).

Sasaki, A. and Ellner, S. (1997). Quantitative genetic variance maintained by fluctuating selection with overlapping generations : variance components and covariances. *Evolution* 51, 682–696.

Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323, 737–

741.

Schuett, W. and Dall, S.R.X. (2009). Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* *77*, 1041–1050.

Siepielski, A.M., DiBattista, J.D. and Carlson, S.M. (2009). It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecol. Lett.* *12*, 1261–1276.

Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. and Carlson, S.M. (2013). The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecol. Lett.* *16*, 1382–1392.

Sih, A., Bell, A. and Johnson, J.C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* *19*, 372–378.

Sinervo, B. and Svensson, E. (2002). Correlational selection and the evolution of genomic architecture. *Heredity* *89*, 329–338.

Smith, B.R. and Blumstein, D.T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav. Ecol.* *19*, 448–455.

Snyder, D.P. (1982). *Tamias striatus*. *Mamm. Species* *1*, 1–8.

Stamps, J. and Groothuis, T.G.G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol. Rev.* *85*, 301–325.

Taylor, R.W., Boon, A.K., Dantzer, B., Réale, D., Humphries, M.M., Boutin, S., Gorrell, J.C., Coltman, D.W. and McAdam, A.G. (2012). Low heritabilities, but genetic and maternal correlations between red squirrel behaviours. *J. Evol. Biol.* *25*, 614–624.

Taylor, R.W., Boutin, S., Humphries, M.M. and McAdam, A.G. (2014). Selection on female behaviour fluctuates with offspring environment. *J. Evol. Biol.* *27*, 2308–2321.

Wilson, A.J., Réale, D., Clements, M.N., Morrissey, M.M., Postma, E., Walling, C.A., Kruuk, L.E.B. and Nussey, D.H. (2010). An ecologist's guide to the animal model. *J. Anim. Ecol.* *79*, 13–26.

Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K. and Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol.* *9*, 442–446.

Wolf, M., van Doorn, G.S., Leimar, O. and Weissing, F.J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* *447*, 581–584.

