

综述

doi: 10.7541/2023.2021.0393

## 动物个性和行为集: 概念、测试和分析

李思平<sup>1</sup> 张东<sup>1</sup> 段明<sup>2</sup>

(1. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

**摘要:** 行为学研究越来越受到动物科研工作者的重视, 尤其是动物个性研究。然而, 目前在个性的概念、实验设计和统计方法上仍存在不少问题, 因而规范行为学研究方法有着十分重要的意义。鉴于以上目的, 文章对动物个性和行为集概念的发展过程进行了简要回顾, 并归纳了动物个性和行为集研究的实验设计和目前最佳的数据统计分析方法。这些标准的建立, 可以帮助科研人员避免动物个性研究中常见的错误, 使个性研究的设计更加缜密、实验结果更加可靠, 从而推动行为生态学的蓬勃发展。

**关键词:** 个性; 行为集; 标准流程; 测试要素; 统计方法

中图分类号: Q178.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2022)06-0922-11



一个学科的发展, 方法和理论同样重要。要了解动物个性研究发展史, 必须循着动物个性研究和行为生态学理论发展两条线。有关动物个性研究发展史, Whitham 和 Washburn<sup>[1]</sup> 已做了比较详细的回顾, 国内也有简要综述<sup>[2]</sup>。动物个性研究史大致可分为五个期:

(1) 萌芽期: 19世纪末, 人类个性研究刚刚起步, 此时尚无动物个性的实验研究, 但对动物有生物学意义的个体差异有了初步的认识。比较心理学家的早期研究主体倾向于个体, 而不是物种的行为规范。虽然尚未明确动物的个性(Personality)概念, 然而有关动物的性格(Temperament)、行为倾向和性格特征的描述性语言显示了动物个性研究的萌芽。

(2) 启蒙期: 诺贝尔奖获得者, 俄国生理学家巴甫洛夫(Pavlov Ivan Petrovich, 1849—1936)可能是第一个将动物个性融入动物研究的科学家。巴甫洛夫在研究狗的消化和条件反射过程中, 发现了狗的个性特征<sup>[3]</sup>。虽然他并未正式地采用“性格”“类型(Type)”“体质差异(Constitutional difference)”等后来用于个性研究的名词, 但他基于神经系统并

借鉴人类性格对狗性格的非正式分类<sup>[4]</sup>, 为动物个性研究提供了基础框架, 是20世纪少见的动物个性研究的重要成果。

(3) 起步期: 此阶段以4个先驱性探究工作为标志。第1个杰出贡献是Crawford Meredith<sup>[5]</sup> 1938年发表的《幼年黑猩猩行为等级量表》(A Behavior Rating Scale for Young Chimpanzees), 这是第一篇动物个性的探索性文章。遵循巴甫洛夫的动物个性研究理论, Crawford对观察个体的行为差异进行了实证调查, 并对研究对象的行为进行了连续的22个等级划分, 归纳出行为等级量表, 该量表是动物个性研究的第一个量化指标。第2个杰出贡献是Billingslea<sup>[6]</sup> 1941年对不同品系小白鼠(*Mus musculus*)的个性差异进行了短期研究。当时动物个性研究几乎空白, 其成果堪称卓越。第3个杰出贡献是Hebb<sup>[7]</sup> 1949年的“黑猩猩的性格(Temperament in Chimpanzees)”。Hebb<sup>[7]</sup> 似乎发现了动物个性的核心内容: 一个可靠的、能够衡量整个生命周期(至少相当长的一段时间)、稳定的物种内个体差异指标。但之后很长一段时间, “动物个性”研究几

收稿日期: 2021-12-22; 修订日期: 2022-04-12

基金项目: 中国水产科学研究院东海水产研究所基本业务费(L32202128470); 中国水产科学研究院基本科研业务费创新团队项目(2020TD53和2017HYZD0401); 国家自然科学基金(32172955)资助 [Supported by the Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, East China Sea Fisheries Research Institute (L32202128470); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, Chinese Academy of Fishery Sciences (2020TD53 and 2017HYZD0401); National Natural Science Foundation of China (32172955)]

作者简介: 李思平(1989—), 女, 博士; 研究方向为行为生态学。E-mail: lisiping@ecsf.ac.cn

通信作者: 张东(1963—), 男, 研究员; 研究方向为行为生态学。E-mail: zdfit63@163.com

乎销声匿迹。

随后, 20世纪70年代, Buirski Peter、Plutchik Robert和Kellerman Henry<sup>[8-11]</sup>三位科学家合作开发并改编了一个适用于人类(*Homo sapiens*)、橄榄狒狒(*Papio anubis*)、黑猩猩(*Pan troglodytes*)和海豚(*Delphinidae*)的个性评定量表。该量表使用情绪特征指数(Emotions profile index, EPI), 成功地突破了动物个性研究的物种界限。

(4)发展期: 20世纪70年代后期, Stevenson-Hinde等<sup>[12-14]</sup>发表了一系列具有里程碑意义的动物个性研究成果。她发展了现在仍在使用的马丁利问卷(Madingley questionnaire), 通过对个体每个成分的总体平均值进行标准化分析, 使研究者能够通过个体偏差得到个性特征。因为这种新颖且重要的方法, Stevenson-Hinde被视为该领域的先驱<sup>[15]</sup>。20世纪90年代, 借鉴人类个性等级量化方法, 黑猩猩的个性研究又发展出了“五因素模型+优势度”(Five factor model+dominance)方法。

(5)相对成熟期: 20世纪90年代后, 动物个性研究快速发展, 并在越来越多的学科, 包括心理学、基因组学、行为生态学、定量遗传学、神经内分泌学等领域取得了巨大进展, 衍生出很多研究思路, 并在交叉学科中起到重要桥梁作用。

从上述历史回顾可以看出, 动物个性研究方法基本遵循人类个性研究。然而, 作为行为生态学的研究范畴, 动物个性理论是随着行为生态学理论的发展而不断进步。本文正文将对理论概念和相应的研究方法做比较系统地介绍。

行为生态学的核心概念是适应性, Krebs和Davies等<sup>[16, 17]</sup>提出行为生态学应该更加聚焦于行为本身, 以适应性作为核心概念框架, 并提出了一个精确的先验预期: 行为进化应该是为了将个体适合度(Fitness)最大化。直到20世纪90年代初, 行为生态学领域的共识仍认同最优模型, 该模型可以很好地解释决定行为进化的基本收益、利弊权衡及限制, 简单且准确性很高<sup>[18]</sup>。依据最优模型理论可导出一种假设, 即动物行为要么围绕着一个单一的适应性最适值而变化, 要么行为变化是集中在两个或两个以上共存的保守性进化策略上的<sup>[19]</sup>。然而, 行为生态学的最新研究挑战了这一观点, 并提出了一个可以阐释行为(包括解释次优行为倾向)变化的新概念, 即动物个性<sup>[20]</sup>。随着20世纪70年代行为生态学家对个体差异的重要性进行了深入探究, 如三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)面对捕食者时的御敌行为和侵略性呈正比<sup>[21]</sup>, 大批行为生态学科研工作者证实了动物个性的差异, 并开始探究个性在生物进

化、种群动态和群体分工等问题中的重要作用。

经过近20年的研究, 动物个性已成为行为生态学的前沿及核心内容, 研究对象广泛涉及哺乳类、啮齿类、鸟类、两栖类、鱼类、甲壳动物及软体动物等<sup>[22]</sup>。虽然动物个性研究在概念和研究方法上都取得了显著发展<sup>[20, 23-26]</sup>, 但仍有一些混淆需要厘清。如不同时期的动物个性概念存在较多含义且易混淆<sup>[27]</sup>, 尽管这些概念和定义在字面仅有细微差别, 但不同领域的科研工作者在定义上存在分歧。鉴于动物个性研究始于多学科交叉复杂的发展史, 动物个性的测试方法在不同时期、不同研究对象中也存在较大差异<sup>[20, 28]</sup>。此外, 行为数据庞大复杂且多样, 分析也是挑战性很高的工作。因此, 有必要对动物个性中涉及的概念、测试和分析方法进行梳理, 否则, 这些混淆可能会导致错误地标记特征, 并且错误地阐释结果, 不利于动物个性理论的发展。在此, 我们综述了动物个性的定义和研究方法中存在的问题, 并总结了成功应用的研究方法, 以提高未来动物个性研究方法的标准化程度。

## 1 概念

个性(Personality)和性格(Temperament)皆源于人类个性研究。由于人类个性的复杂性, 个性心理学家对个性的定义长久未达到统一; 性格被认为是一种与个性密切相关的结构, 在某些情况下, 使用“性格”似乎纯粹是为了避免使用“个性”一词。早期动物个性研究对象皆为哺乳类, 因而很自然地借鉴了人类个性研究的概念、理论和方法<sup>[7, 29]</sup>。因此, 动物个性也长期没有严格的定义<sup>[30]</sup>。此外, 应对方式(Coping style)<sup>[31]</sup>和行为集(Behavioral syndrome)<sup>[23]</sup>也用于表示动物个性。虽然这些概念有一些差异, 但有关行为的核心内容皆统一于“个性(Personality)”定义<sup>[32]</sup>。

针对“动物个性”的不同表述, Stamps和Groothuis<sup>[32]</sup>进行了系统总结, 并给出了比较严谨的定义: 随着时间的推移, 动物在不同情境下所表现出的持续一致的行为个体差异, 即在不同环境中, 个体在不同生活史阶段的行为表现具有一致性。对不同物种的研究发现, “个性”具有三个关键特征: (1)差异性(Difference), 即个体在行为上存在差异; (2)持续一致性(Consistency), 即个体的行为差异在不同时间和情境下保持稳定; (3)相关性(Correlation), 即某些行为特征(例如, 大胆、攻击和探索行为)间存在关联性<sup>[24, 33]</sup>。其中“差异性”指的是个体间的行为为差异; “持续一致性”指的是个体行为的可重复性<sup>[20, 34]</sup>; 而“相关性”指某些行为特征(如大胆、侵略性

和探索性)往往在个体之间存在关联,与行为集(相关联的协变行为的集合)<sup>[20,31]</sup>概念一致。根据定义,个性研究不能仅仅以在某个时间点某种情境下的行为数据作为依据,应该涵括对不同时间点下同一个体相同行为的重复性(Repeatability),这样才能更加准确地对个体的行为进行分析和评估<sup>[35]</sup>。

“个性”概念和“行为集”一致,但反之却有差异。行为集关注点在于不同环境和不同活动状态(如:摄食、交配、反捕食、亲代抚育、竞争和扩散)下各种行为特征的相关性(即将各相关行为作为一个整体进行研究),侧重于生态和进化<sup>[23]</sup>,为整合生态、生理、遗传和进化手段在行为研究中的应用搭建了有效的桥梁。行为集涵盖以下三种情况下行为特征的相关性:(1)相同环境下不同活动的行为特征(例如:在相同生态条件下摄食活动和交配活动的行为特征);(2)在不同环境下同一活动的行为特征(例如:在捕食者存在和不存在条件下摄食活动的行为特征);(3)在不同环境下不同活动的行为特征(例如:在捕食者存在条件下摄食活动和同类争斗的行为特征)。

个体在面对压力时表现出一致的行为差异<sup>[36,37]</sup>。因此,Koolhaas等<sup>[38]</sup>用“应对方式”来表述“随着时间和情境的推移,个体表现出的一组连贯的行为和生理应激反应,是某一特定类群的特征”。“应对方式”依据个体在不利环境和压力下的行为和生理应激反应将个体分为三大类群:积极应对(Proactive)、消极应对(Reactive)和中间型(Intermediate)<sup>[39]</sup>。而“性格”则更关注于个体特征本身,是个体在不同条件下由于其神经系统的生物学差异而导致的行为类型的不同,是“个性”的基本组成部分<sup>[2,40,41]</sup>。

就各定义研究的侧重点而言,“个性”定义强调了某一行为的一致性,常应用于心理学领域(尤其是早期用于哺乳动物的个性研究);“行为集”则偏重于不同行为之间的相关性,多在行为生态学领域广泛使用;“应对方式”则突出了行为和生理的联系,还包括神经内分泌<sup>[17]</sup>,在生物医学研究和农业科学研究中应用较多<sup>[39]</sup>。

个体间的行为差异通常以非随机的方式沿特定的轴分布<sup>[42,43]</sup>,即所谓的行为轴(Behavior-axis)。行为集包括五个动物个性轴:(1)害羞-大胆(Shyness-boldness);(2)探索-回避(Exploration-avoidance);(3)活跃性(Activity);(4)攻击性(Aggressiveness);(5)社交性(Sociability)。其中最重要的是害羞-大胆轴,其他四个特性都与此有关。例如,食蚊鱼(*Gambusia affinis*)的大胆个体具有较强的探索能力,且更活跃<sup>[44]</sup>;褐鲟(*Salmo trutta*)的探索性与攻击性呈正

相关<sup>[45]</sup>。然而,实际研究不能仅限于此五个行为轴,应该关注可能出现的新的行为特征及其关联性<sup>[43]</sup>。

在量化行为集时,至少需要对个体的两种行为进行观测(最好是在不同活动状态或不同情形下)。根据观测数据,可以量化一个行为集的两个不同方面:个体本身行为和个体间行为的一致性。个体本身行为一致性指任何一个特定的个体倾向于在不同观测中表现出一致的行为(例如个体的攻击性)。个体间行为一致性是指个体间行为差异的一致性(例如攻击性等级顺序的一致性),在统计学上表现为行为相关性。如果在相同活动状态和相同环境下重复观测同一个行为类型,行为一致性称为重复性<sup>[46]</sup>。此外,为了更好地分析动物的行为集特征,最好一并测量相关的特征(例如形态学和神经内分泌特征)和表现(例如摄食率、交配成功率和存活率)。很多行为在不同状态或环境下具有相关性,鉴于动物一生中的活动状态和面临的环境的多样性,通过综合分析行为集数据,可有助于我们理解不同行为的相关性对总体适合度的益处,使我们对动物一生的行为有更全面的认知。

## 2 个性测试

### 2.1 个性测试需要考虑的要素

测试个性,首先要考虑采用何种测试方法。目前个性测试方法有3种:主观个性评估法(Subjective personality ratings)、行为编码法(Behavioral coding)和实验法<sup>[47-51]</sup>。主观评估法采用多项评分,例如在观察基础上对包含多个个性轴维度进行定性描述,此法借鉴于人类个性研究,多用于高等动物(如灵长类)研究中;行为编码是根据预定的行为谱(Ethogram)记录特定个体的行为<sup>[48,52]</sup>;实验评估是记录个体在实验条件下的行为类型,以评估有限数量个性轴的变异性,如大胆性、攻击性或社交性<sup>[24,53]</sup>。

主观评估法需要观察者提供量化的、动物习性主观评价报告。应该多人观察,且测试需要在多个时间点进行。如恒河猴(*Macaca mulatta*)的“活跃性”<sup>[54]</sup>,通过对其行为的开放评价整理出25个形容词。主观评估法主要揭示了研究对象具有心理学意义的行为,是一种快速有效的研究个体行为的手段。事实上,主观评估法信度很高,主观性并不很高<sup>[55]</sup>。

在设计行为编码法实验时,则需要预判研究对象可能发生的行为反应,并进行量化。同时,需要在相同条件下进行多次重复观察。如Mather和Jennifer等<sup>[56]</sup>在研究不同情境下章鱼(*Octopus rubescens*)的活跃性时,通过行为编码法对章鱼预期的行为对

活跃性进打分: 在喂食条件下, 章鱼喷射协助扑向猎物, 活跃性记为2; 如使用吸盘触手缓慢移向猎物, 活跃性记为1; 而当章鱼经过猎物时才发生捕食, 此时活跃性记为0。White等<sup>[57]</sup>对野外环境下黄雀鲷(*Pomacentrus moluccensis*)的大胆性进行测试时, 对黄雀鲷在铅笔猛刺下的行为进行了量化: “0”表示受到惊吓后即发生躲藏, 较少出现; “1”表示受到惊吓后撤到底护所, 超过5s后才出现, 并尝试摄食; “2”表示受到惊吓时不躲藏, 而是继续探索或摄食。此外, Li等<sup>[58]</sup>对中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)的打斗激烈程度进行了评分, 以判断其攻击性。此类方法要求测试的行为表象显著, 且要具有重复性, 能够揭示行为和环境之间关系<sup>[59]</sup>。

实验法则针对研究对象特定的个性设计实验进行测定。如雄性地毯岩蜥蜴(*Iberolacerta cyreni*)的活跃性和冒险性分别通过其在新环境中移动的总距离和进入新环境的潜伏时间作为行为参数<sup>[60]</sup>。鱼类个性的研究多使用实验法, 如通过对新物体的反应和摄食行为分析吻海马(*Hippocampus reidi*)的大胆性<sup>[61]</sup>; 通过捕捞刺激和网隔中的反应筛选不同个性的牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)<sup>[62]</sup>; 新物体测试下虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)接近新物体的反应时间区分大胆和害羞性个体等<sup>[63]</sup>。李武新等<sup>[64]</sup>总结了鱼类的探索性研究的标准流程: 记录实验鱼进入新环境中一段时间内的包括潜伏时间、游泳速度、游动时间、游动路程等可量化的行为参数, 当该鱼的潜伏时间越短、游泳速度越快、游动的时间和路程越长则表明该个体的探索性越强。研究人员不同程度地组合这些方法开展个性研究。行为生态学家常在实验过程中对自然状态下的行为进行编码, 结合实验观测的行为对个性进行评估<sup>[49,50]</sup>。虽然每种方法各有优、缺点<sup>[51]</sup>, 但综合利用这些研究手段能够帮助研究人员得到更可靠的结果<sup>[49]</sup>, 起码在聚合效度(Convergent validity)的测试中是如此<sup>[65]</sup>。

个性测试时第二个要考虑的是情境强度(Situational strength)<sup>[50]</sup>。行为生态学的情境是指测试条件(例如, 温度或可利用资源)。情境强度是指被测个体的行为受情境影响的程度<sup>[50]</sup>。较强的情境可能会导致个体间行为差异很小, 而较弱的情境可能会让更多的个体差异显现出来<sup>[66,67]</sup>。因此, 考虑到由于下限、上限效应(即地板、天花板效应), 个体之间可能存在微小的差异, 强情境(例如生存温度的上限或下限)可能不适合行为测试<sup>[50]</sup>。此外, 由于上限效应, 在达到上限前某个时间点切断数据可能会导致对个性的评估产生偏差<sup>[68]</sup>。例如, 鱼类的探索性测试是根据鱼类探索新物体所需的反应时

间来确定的, 测试的时间点将决定探索性评估的可靠性。Castanheira等<sup>[69]</sup>在网隔中测试鱼的行为反应以区分金头鲷(*Sparus aurata*)个性时, 金头鲷在第1分钟内的行为得分与前3分钟的行为得分显著正相关, 如此, 网隔中第1分钟的行为即能可靠地代表金头鲷的个性特征。

最后, 在行为测试中, 要考虑个体和情境的相互作用。在行为生态学中, 行为反应范式(Behavioural reaction norm, 是指个体在给定的系列环境中产生的一组行为表型<sup>[70]</sup>)为理解动物和情境之间的相互作用提供一个有用的理论概念框架, 其中个体对不同情境的反应使用随机回归建模进行分析<sup>[71,72]</sup>。

## 2.2 实验设计需要考虑的核心问题

根据以上概念, 动物个性研究需要对行为进行重复测量, 才能算是严谨的实验方案<sup>[73]</sup>, 这是设计个性测试实验时需要考虑的核心问题。而对个体行为进行单一测量时, 如果研究人员仅强调他们的结论是为了反映个体实际行为的平均值(或“个性”), 这种研究仍然可以与动物的个性研究相关联<sup>[74]</sup>。然而, 这种假设在大多数情况下不太可能成立, 因为行为的重复性(行为学领域的重复性和持续一致性类似, 是指随时间的推移, 由个体间差异而导致的行变化的一部分,  $r = s_A^2 / s^2 + s_A^2$ ,  $s_A^2$ 是个体间的方差,  $s^2$ 是个体内方差<sup>[75]</sup>)只有0.4左右<sup>[76,77]</sup>, 说明对行为进行单次测量在很大程度上只反映了个体本身的行为差异(60%)而不是个体间的行为差异(40%)<sup>[78]</sup>。有些研究人员可能会认为, “前人实验已证实某种行为具有重复性了, 接下来的研究中我们对每个个体的该行为进行单次测量即可代表个性”, 这种观点不合理也不符合逻辑, 因为对个体进行单次测量在很大程度上反映了个体表型中不可重复的部分。因此, 在开展此类研究时需要谨慎。例如, 3个月后再次测试蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)在捕食者存在时的探索性和活跃性时, 其离开庇护所的反应时间和在接近捕食者区域的停留时间具有重复性, 而其活跃时间和监视捕食者的时间无显著的重复性<sup>[79]</sup>。因此, 对于重复性低的指标而言, 环境复杂性导致偏差效应的可能性极高, 许多动物个性的行为研究中也会存在类似的问题。

有些研究常将动物的个性定义为一种特定类型的行为, 无重复测量, 仅仅引用Réale等<sup>[20]</sup>的文章以示理论支撑, 此类研究显然不合适。例如, 应对人工圈养条件或新环境下的行为、冒险、大胆或攻击行为被认为是个性特征。这种方法很难纳入行为生态学范畴, 因其不涉及针对行为中可重复的个体变化(即“个性”)来解释适应性意义<sup>[80]</sup>。此外,

有些研究将“个性特征”定义为“可重复的行为特征”，此定义也存疑，这只是将一个标签(行为)替换为另一个标签(个性)。只要累积足够多的数据，所有的行为都是可重复的<sup>[81]</sup>。将“动物个性”变异定义为“重复观察下平均行为的个体差异”，这种表述更加直观，能够避免概念的混淆。

上述的很多观点也适用于行为集<sup>[73]</sup>。简而言之，行为集是多个行为在重复测量中均表现出的相关性<sup>[74]</sup>。它本质上代表了个体多个特征均值之间的相关性。因此，需要对每个行为进行重复测量<sup>[82]</sup>。此外，还需要在不同的分析中测量不同的行为。否则，这种相关性可能仅仅反映了在同一观察中出现的相互涵括或者排斥的行为类型。据上所述，当行为只测量一次时，两种行为之间的相关性可能主要反映了个体自身的行为变化，而不是个体间的协方差<sup>[83, 84]</sup>。如果个体间和个体自身的相关性均没有差异，对行为进行单次测量就没有问题<sup>[82, 85]</sup>。但是，元分析(Meta analysis)表明，这一假设并不成立<sup>[74, 86]</sup>。同样，如果假设成立，每个个体的每种行为的单一测量对行为集研究可能也有用。

### 2.3 个性测试步骤

完善的动物个性研究方法应该包括多重特征测试、可靠性测试和验证测试<sup>[19, 50, 87]</sup>，并在研究开始时确定研究问题和假设。动物个性研究的方法目标建议如下：

#### (1) 确定测试方法

a. 采用哪种方法(主观个性评估法、行为编码法或实验法)。

b. 是否真正测量了测试对象的目标特征？也就是说，测试是否具有情境关联性？

c. 情境强度和上限、下限效应(地板和天花板效应)。刺激是否过强？在弱情境下，是否存在影响个性的刺激临界点？

#### (2) 多重测试

对一个特征进行多重测试是建立该特征和测试的可靠性和有效性所必需的。对研究问题要调查的每个特征，建议考虑以下因素：

a. 测试是否具有表面效度(Face validity，指研究者拟就的问题从表面上看跟其研究目的是否相关)？

b. 针对这种特征的测试以前是否用过？以前的研究结果是否表明这些测试也适用于本研究？

c. 确定一个主测试方法，并至少还有一个其他的方法，确保每个都可以用来测试聚合效度(Convergent validity，指运用不同测量方法测定同一特征时所得结果的相似程度，不同测试间具有相关性)或区分效度(Discriminant validity，指在应用不同

方法测量同一特征时，观测值之间的区别程度，两个测试之间缺乏相关性)<sup>[25]</sup>。

d. 如果测量的是目标性状，则应该对所选各测试之间的相关性进行明确预测，即在采集数据之前考虑建构效度(Construct validity，即聚合和区分效度)。

#### (3) 验证测试

验证应包括：

a. 可靠性：是指任何人在不同情境下测得的同一特征的结果具有一致性。其不同于效度，因为测试可能可靠但却无效。

b. 生态效度(Ecological validity，指实验室观测的行为是否能反映自然行为<sup>[20]</sup>)。需要说明的是，“生态效度”借鉴于心理学，较适用于高等动物或野外研究比较容易的物种，水生动物由于野外观测难度大，生态效度验证难度高。

c. 聚合效度。

d. 每个测试的区分效度。

为了避免测试每个测量值与所有其他测量值冲突所致的I型误差(拒绝了正确零假设)<sup>[55]</sup>，可以使用结构方程建模法(Structural equation modelling, SEM)<sup>[34, 89]</sup>来检测哪些测量值与其他测量值共同加载。必须强调，两个测试之间的相关性可能是通过测量同一行为特征而建立，或者测量的特征通过一个潜在的行为集而关联，这取决于是以个性特征验证还是以行为集识别为解读重心。在这种情况下，即使是研究行为集，仔细选择验证测试也是必不可少的。或者，因子分析法可能有助于整合相关联的特征，如大胆-攻击因子。然后，我们可以就有关测试进行自我提问<sup>[90]</sup>：

a. 这些测试测量的是不同称谓的同一个特征，还是不同的特征？

b. 测试特征重叠度。例如，虽然可以用在开阔区域中移动的距离来表示探索性，但这个指标可以同时测量活跃性，当用它来测量探索性时，是否应该控制活跃性？

c. 针对所测动物个性特征的所有测试是否都必要？如果测试未现预期的结果或关联，则考虑所做的假设是否合乎逻辑。

## 3 统计分析和结果报告

常见的表达动物个性的参数有距离、时间、频率、比例等。其中距离数据、时间数据的理论分布类型为正态分布，频率数据为泊松分布，比率数据为二项分布。最重要的是，动物个性和行为集研究应该包含行为的重复性<sup>[82]</sup>和变异系数<sup>[91]</sup>。选择合适的行为集数据分析方法，从统计学上更加精

准的阐释个性, 探究、诠释行为变异的交互影响因子等有着至关重要的作用。

当不满足分布假设时(如非正态分布), 常选择非参数分析统计方法。但非参数分析方法忽略了与进化论密切相关的关键参数(例如, 重复性、遗传性和皮尔森相关性)<sup>[92]</sup>, 研究价值因而会大打折扣<sup>[83]</sup>。折中的方案是使用参数分析(如混合效应模型Mixed-effects models), 其与固定效应模型(Fix-effects model)相比, 优势在于引入了随机因子, 对于动物个性研究而言, 可以将实验开展时间等因素作为随机因子加以控制, 从而得到更加可靠的结果或随机化程序来推导零分布。最新研究表明, 混合效应模型对分析不符合分布假设的数据极为有效<sup>[93]</sup>。

混合效应模型包括线性混合模型(Linear mixed model, LMM)、广义线性混合模型(Generalized linear mixed model, GLMM)、广义可加混合模型(Generalized additive mixed model, GAMM)。这三种模型的核心差异在于所处理的数据类型不同: 一般线性模型适用于正态分布的数据; 广义线性模型适用的数据服从指数分布, 例如频率数据和比率数据; 可加模型本质是多段回归曲线的组合<sup>[94]</sup>。一元混合效应模型(Univariate mixed-effects model)包含固定效应和随机效应的参数值及其不确定性(例如, 95%可信区间), 有助于理解结果并进行后续的元分析, 同时还有助于解释每个成分的方差并估算(调整后的)重复性<sup>[96, 97]</sup>。迄今为止, 研究行为集最佳的方法是利用广义线性混合模型, 其能够对多个重复测得的数据指标进行拟合<sup>[35]</sup>。当使用这种分析方法时, 需要在文中展示个体自身和个体之间的方差、协方差和相关性, 从而能够对整个矩阵结构进行元分析<sup>[35, 98]</sup>, 并在生物层面进行比较<sup>[72, 99]</sup>。如上所述, 由于个体间的相关性涵括了试验中的额外方差(偏方差)和协方差, 因此个体间的相关性最能代表行为集<sup>[100, 101]</sup>。研究者有时也会使用其他的统计方法来分析行为集, 但由于这些分析方法会使结果发生偏差, 在实际研究中并不太适用<sup>[100]</sup>。然而, 广义线性混合模型需要足够多的数据量, 它只适用于大数据集的分析。

在动物个性研究中, 常常以多个指标衡量某一个个性特征, 由此产生了多变量分析的问题, 这是混合效应模型所解决不了的, 由此引出多元统计分析方法, 而其中最常用的是主成分分析(Principal component analysis, PCA)<sup>[102, 103]</sup>。PCA可以将同一观察期间或测试分析的多项行为指标汇总为单个指标或潜在变量, 以此代表个体的主要行为。然而, PCA方法不适用于对重复测量的数据集进行分析<sup>[104]</sup>,

当然也不能分析成分间的关系。因此, 在采用这种数据降维方法时必须极为谨慎。一种比较适用的方法是通过对相同试验中(个体自身和个体之间)的行为进行重复测量, 分析不同行为的相关性矩阵, 然后提出一个具代表性、呈正态分布且与PCA主成分或者潜在变量协相关性最强(如负荷量)的行为指标<sup>[105, 106]</sup>。总而言之, 无论采取何种方式, 只有对行为进行重复测量或多种试验时, PCA才能用来表示“行为集”或“动物个性”。除PCA分析方法之外, 多元分析还包括探索性因子分析(Exploratory factor analysis, EFA)、验证性因子分析(Confirmatory factor analysis, CFA)、主坐标分析(Principal coordinate analysis, PCoA)、非度量多维标度分析(Nonmetric multidimensional scaling analysis, NMDS)等降维方法<sup>[103]</sup>, 虽然这些分析方法在动物个性研究中并不常见, 但并不代表其不适用于动物个性分析, 选择分析方法时还应结合行为数据特点和研究目的进行适当的选择。

行为集研究的一个重要问题就是如何处理大规模个体层面的相关性或方差-协方差矩阵。此时, 当涉及多变量的因果关系时, 更合适的统计方法是结构方程建模法<sup>[107, 108]</sup>或类似的多变量方法, 如因子分析(Factor analysis)或路径分析(Path analysis)<sup>[109]</sup>, 因为特定协方差结构(如基于文献)的特定先验假设(Priori hypotheses)可以通过测试和正式比较发现最可能的拟合<sup>[110, 111]</sup>。

另一个需要关注的问题是, 动物的个性测量值(每个个体的平均行为差异), 在统计上如何与生理、生态和进化过程相关联? 常见的方法是首先计算每个个体的平均行为, 然后通过另一个模型将其与其他生物变量、生态指标或适合度等进行统计比较。这通常包括对本质上是统计估计的数据进行统计(即stats-on-stats), 从而忽略了两组测量的误差方差。为了避免偏差或误解, 应尽量使用一元(多变量)混合模型进行评估<sup>[112, 113]</sup>。然而, 这些复杂的统计模型不适用于每种数据。因此, 对于更为复杂的数据, 上述基于频率统计的方法可能难以分析, 需要借助基于后验分布的贝叶斯等统计方法加以解决。例如, 越来越多的研究根据个体间的后验分布(而不是点估计)来确定备选SEM的相对拟合度<sup>[105]</sup>或遗传相关性矩阵<sup>[82, 114]</sup>。这种分析方法虽应用广泛, 但具有主观性, 因此最好与模拟结合使用, 以证明其对特定数据集的效用<sup>[82, 105, 115]</sup>。

本综述基于已发表的文献, 总结出了截至目前适用于动物个性研究的最佳统计分析方法。未来应该会有更好、更适用的方法出现, 可以尽量避免

分析错误。当然,我们也应该批判性地审视新方法。

#### 4 总结

随着科研工作者对动物的个性的深入研究,动物个性研究的在不同学科之间搭建概念性桥梁的巨大理论价值和动物福利及管理等方面的实际应用价值使得其自身的学术地位逐渐凸显。其中,鱼类的个性研究为人们了解其生活史策略、种群动态、物种形成及遗传变异等方面提供了进化和生态学启示。本文简要回顾了动物个性研究的发展史、探讨了动物个性概念、研究的实验设计和统计方法问题,但真正的目的是通过详细阐释其概念、分析方法的异同,从而使得研究人员从研究动物个性和行为集的进化生态学实践中获得更前沿和准确的生物学见解。通过规范化动物个性研究,为该领域研究人员提供足够的认识,明确地将动物个性或行为集与所涉及物种的生态学和进化联系起来,不断完善行为测试方法和行为适应理论,促进行为学研究的蓬勃发展。

#### 参考文献:

- [1] Whitham W, Washburn D A. A History of Animal Personality Research [M]//Vonk J, Weiss A, Kuczaj S A (Eds.), *Personality in Nonhuman Animals*. Cham: Springer International Publishing, 2017: 3-16.
- [2] Zou Q. The study of "animal personality" and the historical development [D]. Guangzhou: South China Normal University, 2013: 10-15. [邹倩. "动物个性"研究及其历史发展 [D]. 广州: 华南师范大学, 2013: 10-15.]
- [3] Pavlov I P. The scientific investigation of the psychical faculties or processes in the higher animals [J]. *Science*, 1906, **24**(620): 613-619.
- [4] Pavlov I P. The inhibitory type of nervous systems in the dog [M]//Pavlov I P, Gantt W H (Eds.), *Lectures on Conditioned Reflexes: Twenty-Five Years of Objective Study of the Higher Nervous Activity (Behaviour) of Animals*. New York: Liverwright Publishing Corporation, 1928: 363-369.
- [5] Crawford M P. A behavior rating scale for young chimpanzees [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 1938, **26**(1): 79-92.
- [6] Billingslea F Y. The relationship between emotionality and various other salients of behavior in the rat [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 1941, **31**(1): 69-77.
- [7] Hebb D O. Temperament in chimpanzees: method of analysis [J]. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1949, **42**(3): 192-206.
- [8] Buirski P, Kellerman H, Plutchik R, et al. A field study of emotions, dominance, and social behavior in a group of baboons (*Papio anubis*) [J]. *Primates*, 1973, **14**(1): 67-78.
- [9] Buirski P, Plutchik R, Kellerman H. Sex differences, dominance, and personality in the chimpanzee [J]. *Animal Behaviour*, 1978, **26**: 123-129.
- [10] Kellerman H. The emotional behavior of dolphins, *Tursiops truncatus*: Implications for psychoanalysis [J]. *International Mental Health Research Newsletter*, 1966, **8**(1): 3-7.
- [11] Robert P, Henry K. Emotions Profile Index [M]. 1st Edition. CA: Western Psychological Services, 1964: 1-33.
- [12] Stevenson-Hinde J, Stillwell-Barnes R, Zunz M. Individual differences in young rhesus monkeys: consistency and change [J]. *Primates*, 1980, **21**(4): 498-509.
- [13] Stevenson-Hinde J, Zunz M, Stillwell-Barnes R. Behaviour of one-year-old rhesus monkeys in a strange situation [J]. *Animal Behaviour*, 1980, **21**(1): 0-277.
- [14] Stevenson-Hinde J, Zunz M. Subjective assessment of individual rhesus monkeys [J]. *Primates*, 1978, **19**(3): 473-482.
- [15] King J E, Figueredo A J. The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality [J]. *Journal of Research in Personality*, 1997, **31**(2): 257-271.
- [16] Krebs E, Davies N B, Parr D. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1997, **52**(2): 603-610.
- [17] Krebs J R, Davies N B. An Introduction to Behavioural Ecology [M]. 1st Edition. Sunderland: Sinauer Associates, 1981: 292.
- [18] Parker G A, Smith J M. Optimality theory in evolutionary biology [J]. *Nature*, 1990, **348**(6296): 27-33.
- [19] Weiss A, Adams M J. Differential behavioral ecology [M]//Carere C, Maestripieri D, Adams M J, et al. (Eds.), *In Animal Personalities: Behavior, Physiology and Evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2013: 96-123.
- [20] Réale D, Reader S M, Sol D, et al. Integrating animal temperament within ecology and evolution [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2007, **82**(2): 291-318.
- [21] Huntingford F A. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* [J]. *Animal Behaviour*, 1976, **24**(2): 245-260.
- [22] Gosling S D. Personality in non-human animals [J]. *Social and Personality Psychology Compass*, 2008, **2**(2): 985-1001.
- [23] Sih A, Bell A, Johnson J C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, **19**(7): 372-378.
- [24] Sih A, Bell A M, Johnson J C, et al. Behavioral syndromes: an integrative overview [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 2004, **79**(3): 241-277.

- [25] Carter A J, Feeney W E, Marshall H H, *et al.* Animal personality: What are behavioural ecologists measuring [J]? *Biological Reviews*, 2013, **88**(2): 465-475.
- [26] Dingemanse N J, Wright J. Criteria for acceptable studies of animal personality and behavioural syndromes [J]. *Ethology*, 2020, **126**(9): 865-869.
- [27] Zhang Q, Fu S J, Xia J G. Recent progress on the personality of fish [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(12): 3623-3628. [张婧, 付世建, 夏继刚. 鱼类“个性”行为及其研究进展 [J]. 生态学杂志, 2017, **36**(12): 3623-3628.]
- [28] Toms C N, Echevarria D J, Jouandot D J. A methodological review of personality-related studies in fish: focus on the shy-bold axis of behavior [J]. *International Journal of Comparative Psychology*, 2010(23): 1-25.
- [29] Chamove A S, Eysenck H J, Harlow H F. Personality in monkeys: factor analyses of rhesus social behaviour [J]. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1972, **24**: 496-504.
- [30] Gosling S D. From mice to men: what can we learn about personality from animal research [J]? *Psychological Bulletin*, 2001, **127**(1): 45-86.
- [31] Koolhaas J M, Korte S M, de Boer S F, *et al.* Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology [J]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 1999, **23**(7): 925-935.
- [32] Stamps J, Groothuis T G G. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2010, **85**(2): 301-325.
- [33] Wilson D S, Coleman K, Clark A B, *et al.* Shy-bold Continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 1993, **107**(3): 250-260.
- [34] Dingemanse N J, Dochtermann N, Wright J. A method for exploring the structure of behavioural syndromes to allow formal comparison within and between data sets [J]. *Animal Behaviour*, 2010, **79**(2): 439-450.
- [35] Dingemanse N J, Dochtermann N A. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches [J]. *The Journal of Animal Ecology*, 2013, **82**(1): 39-54.
- [36] Øverli Ø, Sørensen C, Pulman K G T, *et al.* Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates [J]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 2007, **31**(3): 396-412.
- [37] Réale D, Dingemanse N J, Kazem A J N, *et al.* Evolutionary and ecological approaches to the study of personality [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, **365**(1560): 3937-3946.
- [38] Koolhaas J M, de Boer S F, Buwalda B, van Reenen K. Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms [J]. *Brain Behavior and Evolution*, 2007, **70**(4): 218-26.
- [39] Castanheira M F, Conceição L E C, Millot S, *et al.* Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture [J]. *Reviews in Aquaculture*, 2017, **9**(1): 23-41.
- [40] Box H O, Gibson K R. Temperament and Socially Mediated Learning Among Primates [M]//Noble J (Eds.), *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999: 1323.
- [41] Budaev S V, Mikheev V N, Pavlov D S. Individual differences in behavior and mechanisms of ecological differentiation on the example of fish [J]. *Biology Bulletin Reviews*, 2015, **5**(5): 462-479.
- [42] Conrad J L, Weinersmith K L, Brodin T, *et al.* Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management [J]. *Journal of Fish Biology*, 2011, **78**(2): 395-435.
- [43] Koski S E. Broader horizons for animal personality research [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2014(2): 70.
- [44] Cote J, Fogarty S, Weinersmith K, *et al.* Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*) [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, **277**(1687): 1571-1579.
- [45] Sundström L F, Petersson E, Höjesjö J, *et al.* Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout (*Salmo trutta*): implications for dominance [J]. *Behavioral Ecology*, 2004, **15**(2): 192-198.
- [46] Beilharz R G. Quantitative genetic studies of behavioral evolution [J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 1996, **46**(3): 271-273.
- [47] Jones A C, Gosling S D. Temperament and personality in dogs (*Canis familiaris*): a review and evaluation of past research [J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2005, **95**(1/2): 1-53.
- [48] Vazire S, Gosling S D, Dickey A S, *et al.* Measuring Personality in Nonhuman Animals [M]//Oliver P J, Richard W R, Pervin L A (Eds.), *Handbook of Research Methods in Personality Psychology*. New York: The Guilford Press, 2007: 190-206.
- [49] Uher J, Asendorpf J B. Personality assessment in the Great Apes: Comparing ecologically valid behavior measures, behavior ratings, and adjective ratings [J]. *Journal of Research in Personality*, 2008, **42**(4): 821-838.
- [50] Uher J. Individual behavioral phenotypes: an integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogs of “personality” [J]. *Developmental Psychobiology*, 2011, **53**(6): 521-548.
- [51] Koski S E. How to Measure Animal Personality and Why Does it Matter? Integrating the Psychological and



- Biological Approaches to Animal Personality [M]//Inoue-Murayama M, Kawamura S, Weiss A (Eds.), From Genes to Animal Behavior. Tokyo: Springer Japan, 2011: 115-136.
- [52] Fernández-Bolaños M, Delval I, de Oliveira R S, Izar P. Assessing the personality structure of wild capuchin monkeys (*Sapajus xanthosternos*) using trait rating and behavioral coding [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 2020, **134**(3): 349-360.
- [53] Nettle D, Penke L. Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, **365**(1560): 4043-4050.
- [54] Stevenson-Hinde J, Stillwell-Barnes R, Zunz M. Subjective assessment of rhesus monkeys over four successive years [J]. *Primates*, 1980, **21**(1): 66-82.
- [55] Robins R W, Fraley R C, Krueger R F. Handbook of Research Methods in Personality Psychology [M]. New York: The Guilford Press, 2007: 1-737.
- [56] Mather J A, Anderson R C. Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*) [J]. *Journal of Comparative Psychology*, 1993, **107**(3): 336-340.
- [57] White J R, Meekan M G, McCormick M I, et al. A comparison of measures of boldness and their relationships to survival in young fish [J]. *PLoS One*, 2013, **8**(7): e68900.
- [58] Li Y, Jiang Q, Fan S, et al. Aggressive behavior variation and experience effects in three families of juvenile Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. *Behavioural Processes*, 2019, **165**: 44-50.
- [59] Robert R C, Paul T C Jr. The Five-Factor Theory of Personality [M]//Oliver P J, Richard W R, Pervin L A (Eds.), Handbook of Personality: Theory and Research. 3rd Edition. New York: The Guilford Press, 2008: 159-182.
- [60] Horváth G, Jiménez-Robles O, Martín J, et al. Linking behavioral thermoregulation, boldness, and individual state in male Carpetan rock lizards [J]. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(18): 10230-10241.
- [61] Freret-Meurer N V, Alves M A S. Personality in the longsnout seahorse, *Hippocampus reidi* Ginsburg, 1933: are males shyer than females [J]? *Behavioural Processes*, 2018, **157**: 106-110.
- [62] Zou H F, He F, Lan Z H, et al. The personality of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) and gene expression related with osmoregulatory capacity in the gills [J]. *Aquaculture*, 2019, **500**: 221-227.
- [63] Thomson J S, Watts P C, Pottinger T G, et al. Plasticity of boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: do hunger and predation influence risk-taking behaviour [J]? *Hormones and Behavior*, 2012, **61**(5): 750-757.
- [64] Li W X, Sun C Y, Zeng L Q. A review on methodology for the measurement of personality in fish [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, **40**(2): 544-558. [李武新, 孙春艳, 曾令清. 鱼类个性测定方法研究进展 [J]. 生态学杂志, 2021, **40**(2): 544-558.]
- [65] Campbell D T, Fiske D W. Convergent and discriminant validation by the multitrait-multimethod matrix [J]. *Psychological Bulletin*, 1959, **56**(2): 81-105.
- [66] Mischel W. The Interaction of Person and Situation [M]//Magnusson B D S, Endler N S (Eds.), Personality at the Crossroads: Current Issues in Interactional Psychology. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, 1977: 333-352.
- [67] Mischel W. Toward a cognitive social learning reconceptualization of personality [J]. *Psychological Review*, 1973, **80**(4): 252-283.
- [68] Carter A J, Marshall H H, Heinsohn R, et al. Evaluating animal personalities: do observer assessments and experimental tests measure the same thing [J]? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2012, **66**(1): 153-160.
- [69] Castanheira M F, Cerqueira M, Millot S, et al. Are personality traits consistent in fish?—The influence of social context [J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2016, **178**: 96-101.
- [70] Smiseth P T, Wright J, Kölliker M. Parent-offspring conflict and co-adaptation: behavioural ecology meets quantitative genetics [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2008, **275**(1645): 1823-1830.
- [71] Nussey D H, Wilson A J, Brommer J E. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2007, **20**(3): 831-844.
- [72] van de Pol M, Wright J. A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models [J]. *Animal Behaviour*, 2009, **77**(3): 753-758.
- [73] Niemelä P T, Dingemanse N J. Meta-analysis reveals weak associations between intrinsic state and personality [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2018, **285**(1873): 20172823.
- [74] Niemelä P T, Dingemanse N J. On the usage of single measurements in behavioural ecology research on individual differences [J]. *Animal Behaviour*, 2018, **145**: 99-105.
- [75] Hayes J P, Jenkins S H. Individual variation in mammals [J]. *Journal of Mammalogy*, 1997, **78**(2): 274-293.
- [76] Bell A M, Hankison S J, Laskowski K L. The repeatability of behaviour: a meta-analysis [J]. *Animal Behaviour*, 2009, **77**(4): 771-783.
- [77] Holtmann B, Lagisz M, Nakagawa S. Metabolic rates, and not hormone levels, are a likely mediator of between-individual differences in behaviour: a meta-analysis [J]. *Functional Ecology*, 2017, **31**(3): 685-696.
- [78] Dingemanse N J, Bouwman K M, van de Pol M, et al. Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major* [J]. *The*

- Journal of Animal Ecology*, 2012, **81**(1): 116-126.
- [79] Wilson A D M, Godin J G J. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* [J]. *Behavioral Ecology*, 2009, **20**(2): 231-237.
- [80] Dall S R X, Houston A I, McNamara J M. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective [J]. *Ecology Letters*, 2004, **7**(8): 734-739.
- [81] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to Quantitative Genetics [M]. 4th Edition, New York: Trends in Genetics, 1996, **12**(7): 280.
- [82] Dochtermann N A, Dingemanse N J. Behavioral syndromes as evolutionary constraints [J]. *Behavioral Ecology*, 2013, **24**(4): 806-811.
- [83] Dingemanse N J, Dochtermann N A, Nakagawa S. Defining behavioural syndromes and the role of “syndrome deviation” in understanding their evolution [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2012, **66**(11): 1543-1548.
- [84] Brommer J E. On between-individual and residual (co) variances in the study of animal personality: are you willing to take the “individual gambit” [J]? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2013, **67**(6): 1027-1032.
- [85] Brommer J E, Class B. Phenotypic correlations capture between-individual correlations underlying behavioral syndromes [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2017, **71**(3): 1-8.
- [86] Dochtermann N A. Testing cheverud's conjecture for behavioral correlations and behavioral syndromes [J]. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2011, **65**(6): 1814-1820.
- [87] Cronbach L J, Meehl P E. Construct validity in psychological tests psychological [J]. *Psychological Bulletin*, 1955, **52**(4): 281-302.
- [88] Dochtermann N A. Behavioral syndromes: carryover effects, false discovery rates, and a priori hypotheses [J]. *Behavioral Ecology*, 2010, **21**(3): 437-439.
- [89] Loehlin J C. Latent Variable Models: An Introduction to Factor, Path, and Structural Analysis [M]. 4th Edition. New York: Psychology Press, 2003: 1-30.
- [90] Winter D G, John O P, Stewart A J, *et al.* Traits and motives: toward an integration of two traditions in personality research [J]. *Psychological Review*, 1998, **105**(2): 230-250.
- [91] Dochtermann N A, Royauté R. The mean matters: going beyond repeatability to interpret behavioural variation [J]. *Animal Behaviour*, 2019(153): 147-150.
- [92] Dochtermann N A, Roff D A. Applying a quantitative genetics framework to behavioural syndrome research [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2010, **365**(1560): 4013-4020.
- [93] Schielzeth H, Dingemanse N J, Nakagawa S, *et al.* Robustness of linear mixed-effects models to violations of distributional assumptions [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2020, **11**(9): 1141-1152.
- [94] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, **7**(5): 573-579.
- [95] Harrison X A, Donaldson L, Correa-Cano M E, *et al.* A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology [J]. *Peer J*, 2018(6): e4794.
- [96] Nakagawa S, Schielzeth H. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2010, **85**(4): 935-956.
- [97] Nakagawa S, Schielzeth H. A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, **4**(2): 133-142.
- [98] Royauté R, Hedrick A, Dochtermann N A. Behavioural syndromes shape evolutionary trajectories via conserved genetic architecture [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, **287**(1927): 20200183.
- [99] Berdal M A, Dochtermann N A. Adaptive alignment of plasticity with genetic variation and selection [J]. *Journal of Heredity*, 2019, **110**(4): 514-521.
- [100] Downs C J, Dochtermann N A. Testing hypotheses in ecoimmunology using mixed models: disentangling hierarchical correlations [J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2014, **54**(3): 407-418.
- [101] Careau V, Wilson R S. Of uberfleas and krakens: detecting trade-offs using mixed models [J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2017, **57**(2): 362-371.
- [102] Jürgen W E, Heinz W Z, Sabine G. Multivariate Data Analysis [M]//Einax J W, Zwanziger H W, Gei S (Eds.), *Chemometrics in Environmental Analysis*. Wiley, 1997: 139-203.
- [103] Spencer N H. Essentials of Multivariate Data Analysis [M]. New York: CRC Press, 2013: 73.
- [104] Budaev S V. Using principal components and factor analysis in animal behaviour research: caveats and guidelines [J]. *Ethology*, 2010, **116**(5): 472-480.
- [105] Araya-Ajoy Y G, Dingemanse N J. Characterizing behavioural “characters”: an evolutionary framework [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2014, **281**(1776): 20132645.
- [106] Dochtermann N A, Nelson A B. Multiple facets of exploratory behavior in house crickets (*Acheta domesticus*): split personalities or simply different behaviors [J]? *Ethology*, 2014, **120**(11): 1110-1117.
- [107] Grace J B. Structural Equation Modeling and Natural Systems [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2006: 1-32.
- [108] Grace J B, Scheiner S M, Schoolmaster Jr D R. Structu-

- ral Equation Modeling: Building and Evaluating Causal Models, *Ecological Statistics: Contemporary Theory and Application* [M]/Nakagawa S (Eds.), *Ecological Statistics: Contemporary Theory and Application*. Oxford: Oxford University Press, 2015: 168-199.
- [109] Martin J S, Massen J J M, Šlipogor V, *et al.* The EGA + GNM framework: an integrative approach to modelling behavioural syndromes [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2019, **10**(2): 245-257.
- [110] Dingemanse N J, Kazem A J N, Réale D, *et al.* Behavioural reaction norms: Animal personality meets individual plasticity [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, **25**(2): 81-89.
- [111] Dochtermann N A, Jenkins S H. Behavioural syndromes in Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*): a test of competing hypotheses [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2007, **274**(1623): 2343-2349.
- [112] Hadfield J D, Wilson A J, Garant D, *et al.* The misuse of BLUP in ecology and evolution [J]. *The American Naturalist*, 2010, **175**(1): 116-125.
- [113] Houslay T M, Wilson A J. Avoiding the misuse of BLUP in behavioural ecology [J]. *Behavioral Ecology*, 2017, **28**(4): 948-952.
- [114] Dingemanse N J, Barber I, Dochtermann N A. Non-consumptive effects of predation: does perceived risk strengthen the genetic integration of behaviour and morphology in stickleback [J]? *Ecology Letters*, 2020, **23**(1): 107-118.
- [115] Araya-Ajoy Y G, Dingemanse N J. Repeatability, heritability, and age-dependence of seasonal plasticity in aggressiveness in a wild passerine bird [J]. *The Journal of Animal Ecology*, 2017, **86**(2): 227-238.

## ANIMAL PERSONALITIES AND BEHAVIORAL SYNDROMES: CONCEPTION, MEASUREMENTS AND ANALYSIS

LI Si-Ping<sup>1</sup>, ZHANG Dong<sup>1</sup> and DUAN Ming<sup>2</sup>

(1. East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China;

2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

**Abstract:** Since behavioral ecology has emphasized its importance in ecological and evolutionary bases, more and more studies involving animal personalities and behavioral syndromes are being carried out, to reveal how animals behave when faced with diverse intrinsic and extrinsic environments. However, the field is fraught with conceptual and methodological difficulties. It is therefore necessary to create acceptable criteria guiding studies in this field. We review the current agreement of definitions and methods used in animal personality and behavioral syndrome studies, and we are here to provide a brief summary of some key issues regarding of the conception, experimental protocol and well-cited statistical methodology involved in behavioral studies. Our aim here is to assist and to guide authors in avoiding common problems and help them to produce robust data, which could further link the personality researches with ecology and evolution to promote the vigorous development in future behavioral studies.

**Key words:** Personality; Behavioral syndromes; Criteria guidance; Test concerns; Statistical methodology

## “水生动物行为”专辑责编简介



段明，男，1981年4月生，博士，研究员。中国科学院首批特聘研究骨干。研究方向为水生动物行为、渔业与水生态装备研制。中国水产学会水产动物行为专委会副主任委员，中国动物学会动物行为学分会理事，曾任国家自然科学基金委员会生命科学部项目主任。

研究领域主要涉及渔业与水生态应用基础研究及渔业设施装备的交叉研究。包括：(1) 水生动物行为机制与功能；(2) 渔业工程生态与现代渔业养殖模式；(3) 涉水工程影响评价与环保措施效果评估；(4) 渔业与水生态智能装备研制与多场景应用。

### 近年研究成果：

(1) 搭建了国际领先的水生动物行为学与装备研究平台，建立了一整套鱼类生态习性 & 动物福利研究方法，包括个性、摄食、竞争、反捕食、游泳、社交、繁殖、洄游等行为在声、光、电、水流、信息素、微塑料等自然和养殖环境下的测定技术，为水生动物行为表型特征的高通量量化测定、行为学与其他学科的交叉融合研究提供了技术与平台支撑；

(2) 建立了鱼类形态步态量化标准，构建了 100 余种鱼类多模态数据库；利用人工智能、双目摄像、降噪增强技术，搭载北斗导航，研制出第一代鱼类种类识别与分析水下探测器，识别率 85% 以上，支撑了过鱼设施、水域牧场、江河湖海的智能化监测平台建设；

(3) 构建了一整套基于鱼类过坝行为的过鱼设施效果评价技术、生境营造技术，综合分析了流域气候变化趋势、过鱼设施对大渡河河流连通性的影响，支撑了过鱼设施设计、建设、运行、评估、优化的全过程管理；

(4) 揭示了山区生态渔业、渔农复合种养、池塘清洁养殖、工厂化集约养殖、渔光一体新能源养殖的生物操纵及工程生态原理，研发了少人化、无人化和智能化的渔农综合体作业技术，开创了云贵高原贫困山区现代渔业扶贫发展模式，使贫困户年均增收 4455 元，成功帮扶 2000 余户渔（农）民脱贫。

主持包括科技部国家重点研发计划“蓝色粮仓”重点专项课题和子课题，国家自然科学基金、中科院科研仪器装备研制项目在内的各类国家级、省部级以及企业委托项目课题 30 余项。发表高质量学术论文 50 余篇，国内外专利 40 余件（授权发明专利 10 件、国际专利 1 件、软件著作权 12 件），参编专著 3 部，获省部级奖励 3 项，2020 年中央电视台《朝闻天下》专题采访并报道了相关研究成果。



图 1 实验室水生动物行为学研究平台





图2 研发的鱼类多模态识别系统、APP与装置



图3 部分学术成果及采访报道

