

# 동물 성격의 정의 및 올바른 측정법과 분석법

한창석<sup>1\*</sup>

요약: 동물 개체군 내에서 개체마다 어떤 행동이 뚜렷하게 다를 때, 그 행동을 성격 형질이라고 한다. 동물 성격 연구는 행동뿐만 아니라 생리, 형태 및 생활사 형질에 대한 연구와 통합적으로 이루어질 수 있다는 점에서 오늘날 행동생태학 및 진화생물학 연구를 선도하고 있는 연구 주제이다. 지난 10년간 동물 성격에 대한 증거가 여러 분류군에서 축적되었고 동물 성격을 증명하기 위한 분석법도 크게 발전했다. 동물 성격을 연구하기 위해서는 기본적으로 많은 개체를 대상으로 충분한 간격을 두고 개체의 행동을 반복 측정해야 한다. 그렇게 얻어진 행동 데이터를 혼합효과모델(mixed-effects model)을 통해 행동의 (공)분산을 여러 요소로 나누고 동물 성격과 관련된 여러 지표를 계산할 수 있다. 하지만 아직도 꽤 많은 연구들이 성격 형질을 증명할 때 분석적 오류를 범하고 있다. 본 논문에서는 행동 타입, 행동 가소성, 행동 신드롬 등 동물 성격 연구에서 사용되는 용어들을 정의하고, 성격 형질을 증명하기 위한 올바른 행동 측정 방법과 분석 방법에 대해 알리고자 한다.

키워드: 성격, 행동가소성, 행동신드롬, 행동타입

<sup>1</sup> 서울 동대문구 경희대로 26 경희대학교 이과대학 생물학과

\*Corresponding author: hcspol@gmail.com

## 서론

행동생태학에서는 같은 종의 동물 개체군 내에서 개체마다 어떤 행동이 뚜렷하게 다를 때, 그 행동을 성격(personality) 형질이라고 부른다 (Dall and Griffith, 2014; Dingemanse et al., 2010b). 동물 성격에 대한 연구는 비교적 이해하기 쉬운 개념과 간단한 측정 방식 때문에 지난 10년간 행동생태학 분야에서 그 비중이 폭발적으로 증가해 왔다. 그리고 실험실과 야생에서 진행된 여러 연구를 통해서 거의 모든 동물 분류군에서 성격 형질이 존재한다는 사실이 밝혀졌다 (Carere and Maestripieri, 2013). 현재 동물 성격 연구는 동물의 분산 능력 (Spiegel et al., 2017), 공격성 (Briffa et al., 2015), 번식 (Class and Dingemanse, 2022; Dingemanse et al., 2021b) 등 여러 행동의 다층적 구조를 밝히면서 행동의 진화를 예측하는 것뿐만 아니라, 포식자-먹이 관계 (Belgrad and Griffen, 2016; Kalinkat, 2014) 등 군집 수준에서 나타나는 다양한 생태적 양상에도 적용되고 있다. 또한 동물 성격 연구는 기초 연구 뿐만 아니라 인간의 활동이 동물에게 미치는 영향, 침입종 관리, 멸종위기 종 관리 등 동물 보전 및 복지도 응용되고 있다 (MacKinlay and Shaw, 2022; Merrick and Koprowski, 2017).

지금도 다양한 맥락에서 동물 성격에 대한 실험 연구 결과가 발표되며 동물 성격의 증거가 보고되고 있지만, 성격 형질을 증명할 때 아직도 꽤 많은 연구에서는 과거의 연구처럼 분석적 오류를 범하고 있다 (Dingemanse and Wright, 2020; Hertel et al., 2020; Niemelä and Dingemanse, 2018b; Sánchez-Tójar et al., 2022). 행동은 같은 개체 내에서도 시간과 상황에 따라 다르게 발현되며 이리

한 개체 내 발현 차이가 다른 형질에 비해 비교적 크기 때문에, 행동의 개체성을 판별하고 그 행동을 성격 형질이라고 규정하기 위해서는 올바른 행동 측정법과 분석법을 사용해야한다. 본 논문에서는 동물 성격 연구의 역사를 살펴보고, 동물 성격 연구에서 사용되는 용어들을 정의하고, 성격 형질을 정의하기 위한 올바른 행동 측정 방법과 분석 방법에 대해 알리고자 한다.

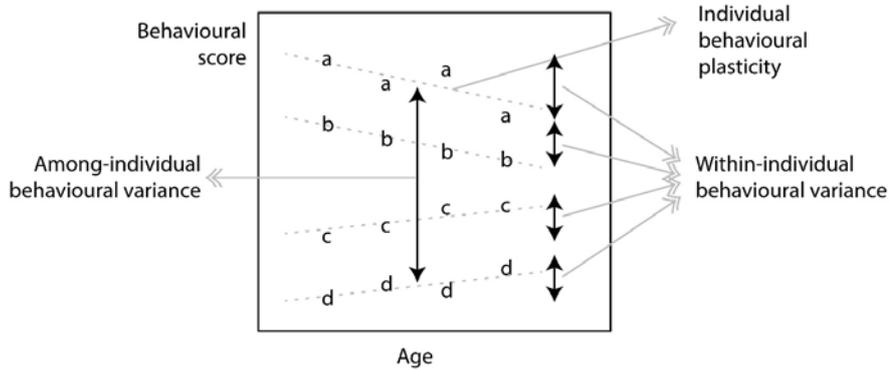
## 동물 성격 연구의 역사

동물 성격에 대한 초기 연구는 행동생태학이 아닌 심리학을 기반으로 20세기 중반부터 활발하게 이루어졌다 (Gosling, 2001). 진화생물학자들은 형질의 개체 간 차이가 자연선택을 통한 진화의 재료가 되기 때문에 개체 수준의 변이를 중요하게 여겼지만, 행동 측면에서는 그렇지 않았다. 행동생태학에서는 최적화 이론(optimality theory)을 따라 개체가 적합도(fitness) 손익을 통해 자연선택으로 다져진 최적의 행동을 나타낸다고 주장했고, 행동의 개체 차이는 측정 오류처럼 우연하게 발생하거나 최적의 행동 범위에서 벗어난 비적응적(nonadaptive)인 것으로 생각했다 (Dall et al., 2004). 또한 초기의 동물 성격 연구에서는 “personality”라는 단어가 지닌 의인화적 속성 때문에 “animal personality”라는 용어 대신 “temperament”나 “copying style”과 같은 용어를 사용하기도 했다 (Gosling, 2001).

그리고 2000년대 중반부터 사람뿐만 아니라 동물에서도 서로 다른 행동 형질 간에 연관성이 보일 수 있다는 사실을 기반으로 동물 성격의 존재를 주장하는 행동생태학 분야의 연구가 다수 등장하기 시작한다 (Dall et al., 2004; Dingemanse and Réale, 2005; Gosling, 2008; Réale et al., 2007; Sih et al., 2004a; Sih et al., 2004b; Sih and Bell, 2008). 예를 들어, 같은 개체군 내에서 더욱 활동적으로 행동하는 개체는 다른 개체에게 더욱 공격적으로 행동하거나, 포식압이 높은 환경에서 더욱 용감하게 행동하는 성향을 보일 수 있다. 이러한 행동 간의 연관성은 ‘행동신드롬(behavioural syndrome)’이라고 불리며 (Sih et al., 2004a; Sih et al., 2004b), 2010년대 초반까지는 행동신드롬을 단순히 표현형 수준에서의 서로 다른 행동 형질 간의 연관성으로 계산하고 정의했다. 즉, 각 개체의 행동을 한 번씩 측정하여 개체를 대표하는 행동 값을 지정하고, 여러 행동 간의 연관성을 단순히 피어슨 상관계수(Pearson correlation coefficient) 또는 스피어만 상관계수(Spearman's rank correlation coefficient)를 이용하여 계산하고 통계적으로 검증했다.

2010년대 초반에는 몇몇 리뷰 논문에서 행동의 개체성에 대한 개념적이고 방법론적인 고찰이 시도 있게 이루어졌다 (Dingemanse and Dochtermann, 2013; Nakagawa and Schielzeth, 2010; van de Pol and Wright, 2009). 특히 2013년에 *Journal of Animal Ecology*에 발표된 Dingemanse and Dochtermann (2013) 연구에서는 각 개체의 여러 행동을 단순히 한 번 씩만 측정해서 계산된 행동 간 연관성은 개체 간 행동 연관(행동신드롬)을 정확히 표현할 수 없다고 지적했다. 예를 들어, 곤충은 외골격을 지니기 때문에 성체로 탈피한 뒤에 대부분의 형태 형질의 크기가 변하지 않지만, 각 개체의 행동 형질은 시간과 장소에 따라 다르게 발현된다. 이처럼 개체 내에서 나타나는 행동의 가소성(within-individual behavioural plasticity) 때문에, 어떤 개체의 행동을 대표하는 값은 그 개체의 행동을 여러 번 반복해서 측정한 뒤 그 값들의 평균으로 나타내야 한다. 따라서 여러 개체를 대상으로 어떤 행동을 개체 마다 반복적으로 측정하면, 개체군 내에서 나타나는 행동의 전체 변이는 양적유전학

(quantitative genetics)<sup>1</sup>에서 사용되는 분산구분법(variance partitioning approach)<sup>2</sup>을 이용하여 (1) 각 개체의 평균 행동 값 차이를 통해 나타나는 변이, (2) 개체 내에서 나타나는 행동 변이로 구분할 수 있다 (그림1). 전자는 개체 간 변이(among-individual variance), 후자는 개체 내 변이(within-individual variance)라고 말한다. 현재 행동생태학에서는 어떤 행동에서의 개체 간 변이가 통계적으로 유의미하게 양의 값일 때, 그 행동을 성격 형질이라고 말한다.



**그림 1.** 개체 간 행동 차이(among-individual behavioural variance)는 개체 마다 평균 행동 값이 차이를 의미하고, 개체 내 행동 차이(within-individual behavioural variance)는 개체 내에서 환경 구배 또는 나이에 따라 나타나는 행동 차이를 의미한다. 그리고 각 개체내의 행동 변화를 기울기로 나타낸 것을 개체 행동 감소성(individual behavioural plasticity)이라고 한다. 각 알파벳은 서로 다른 개체를 나타낸다.

이와 같은 분산구분법을 이용하여 2010년대 중반부터 지금까지 실험실과 야생에서 진행된 여러 실험 연구를 통해 많은 동물 분류군에서 활동성, 모험성, 공격성, 대담성, 사회성 등 다양한 행동 양식에 개체 차이가 있다는 사실이 밝혀졌다 (Réale et al., 2007). 활동성(activity)은 동물이 익숙한 공간에서 얼마나 긴 거리를 움직였는지를 통해 측정하곤 한다. 또한 활동성은 새로운 공간에서의 움직임을 의미하는 모험성(exploration)과 구분된다. 동종(그리고 주로 동성)의 개체를 위협하거나 싸움을 거는 행동을 의미하는 공격성(aggression)의 경우, 두 개체간 실제 싸움 시간으로 공격성을 측정하거나 한 개체가 다른 개체를 쫓아가며 공격하는 행동 등을 통해 공격성을 측정한다. 또 흔하게 보고되는 성격 형질 중 하나는 대담성 또는 용감성(boldness)이다. 대담성은 주로 포식자에 대한 반응 또는 포식 환경에서의 행동, 새로운 물체에 대한 반응 등을 통해 측정한다. 은신처에 숨어서 포식자를 피하는 동물의 경우, 은신처에 숨어있다가 바깥으로 나오기까지의 시간, 포식자가 점차적으로 다가올 때 도망가기 시작하는 거리 등을 통해 대담성을 측정하는 경우가 많다. 사회성(sociality)은 동종의 다른 개체에 대한 친밀한 반응을 의미하며, 네트워크 분석(social network analysis)을 이용하거나 단순히 다른 개체와의 거리를 통해 측정하기도 한다 (Gartland et al., 2022).

### 동물 성격 연구에서 사용되는 주요 용어와 분석 방법

어떤 동물의 행동이 성격 형질인지 여부를 판별하려면 여러 개체를 대상으로 개체의 행동을 반

<sup>1</sup> 연속적으로 분포하는 형질의 변이에 미치는 유전적 또는 환경적 영향을 계산하는 학문

<sup>2</sup> 형질의 전체 표현형 수준 변이(phenotypic variance) 중 특정 요소에 의해 설명되는 부분을 계산하는 통계법

복 측정해서 얻은 데이터를 바탕으로 검증을 해야 한다. 개체의 행동을 반복 측정했을 때, 각 개체는 평균 행동 값이 서로 다를 수 있고(행동 타입 behavioural type), 시간 및 환경에 따른 행동의 변화가 서로 다를 수 있으며(개체 행동 가소성 individual behavioural plasticity), 이 개념들은 아래에서 언급할 혼합효과모델(mixed-effects model)을 통해 개체 차이의 유의성을 판단할 수 있다. 일반적으로 개체 마다 행동 타입이 뚜렷하게 다를 때, 그 행동을 성격 형질이라고 말한다. 그리고 행동 타입이 뚜렷한 두 행동이 개체 수준에서 서로 연관될 수도 있다 (행동신드롬 behavioural syndrome).

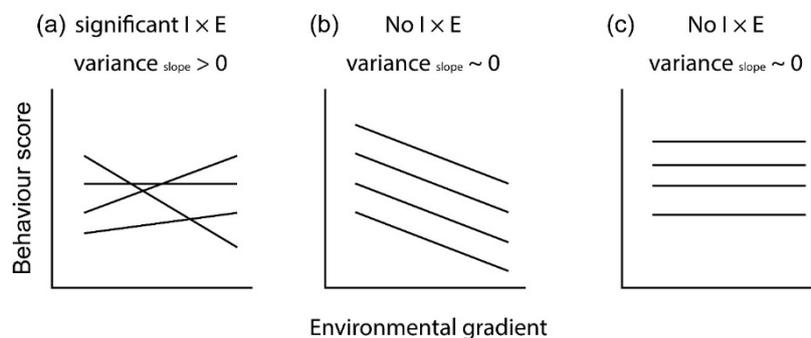
**행동 타입.** 동물 성격 연구가 개념과 분석 측면에서 한층 다듬어질 수 있었던 가장 큰 이유는 행동 생태학에서 혼합효과모델이 보편적으로 사용되었기 때문이다 (Bolker et al., 2009; Martin et al., 2011; Nakagawa and Schielzeth, 2010; Nakagawa and Schielzeth, 2013). 혼합효과모델을 이용한 분산구분법으로 행동의 전체 표현형적 변이를 개체 간/내 변이로 나누며 성격 형질을 증명할 수 있다. 혼합효과모델은 선형 모델(linear model)의 특성과 함께 종속변수의 평균에 영향을 주는 요소(고정효과, fixed effect)와 고정효과에 의해 설명되지 않는 형질의 분산(variance)에 영향을 주는 요소(임의효과, random effect)를 함께 다룰 수 있는 통계 모델이다 (Zuur et al., 2009). 따라서 혼합효과모델을 사용하면 분산구분법을 통해서 전체 형질 변이(total phenotypic variance) 중에서 임의효과가 설명하는 형질의 변이 정도를 구할 수 있기 때문에, 통계 모델에 행위자의 신원(identity, 이하 ID)을 임의효과로 넣어서 개체 간 행동 변이를 구할 수 있다. 즉, 여러 개체의 반복적인 행동 발현에서 나타나는 전체 행동 변이를 각 개체의 ID가 설명하는 변이(개체 간 행동 변이)와 개체의 ID가 설명하지 못하는 변이(개체 내 행동 변이)로 나눌 수 있다. 그리고 통계적으로 개체 간 행동 변이가 유의미하게 양(positive)의 값을 나타낼 때 그 행동을 성격 형질이라고 말하며, 각 개체는 “행동 타입(behavioural type)”을 보인다고 이야기한다. 예를 들어, 쌍별귀뚜라미(*Gryllus bimaculatus*)는 활동성, 공격성, 수컷의 구애 강도, 암컷의 교미 시작 속도 등의 행동에서 ID가 전체 행동 변이 중 일부를 유의미하게 설명한다 (Han and Dingemanse, 2017). 즉, 쌍별귀뚜라미의 각 행동은 개체 차이가 뚜렷하고, 행동 타입이 존재한다는 것이다.

또 성격 연구에서는 행동의 개체 간 변이가 전체 행동 변이에서 차지하는 부분을 구하기 위해서 반복성(repeatability)이라는 개념을 사용하기도 한다. 과거 연구에서 반복성은 연구자가 형질을 측정할 때 측정 오류 정도를 설명하기 위해 주로 사용되었다. 그리고 오늘날 성격 연구에서의 반복성은 전체 행동 변이에서 개체 간 변이에 해당하는 부분의 비율을 나타낸다. 따라서 어떤 행동의 성격 여부를 판별할 때는 행동의 반복성 또는 개체 간 차이가 통계적으로 유의미하게 양의 값을 갖는지를 살펴보고, 둘 중 어느 값을 사용해도 통계적 유의성은 동일하다. 또한 어떤 행동의 반복성 값은 그 행동의 유전도(narrow-sense heritability)의 최대값이라는 점에서 중요하다 (Falconer and Mackay, 1996). 즉, 개체 간 행동 차이가 크다는 것은 행동에 유전적 변이가 클 가능성이 높다는 것을 의미한다. 따라서, 행동의 개체 간 차이의 정도를 통해 그 행동이 갖는 진화가능성을 짐작할 수 있고, 어떤 행동에 개체 간 차이가 크다면 세대에 따라 그 행동에 적응 진화가 일어날 수 있는 가능성이 크다는 것을 의미한다. 하지만 행동 형질에서의 반복성과 유전도는 완벽하게 비례하는 관계가 아니며, 반복성이 유의미하게 양의 값을 띄어도 유전도는 그렇지 않은 경우도 있다. 따라서, 반복성을 토대로 행동 형질의 유전도의 유의성 또는 크기를 추측하는 것은 지양해야 한다 (Brommer, 2013; Dochtermann et al., 2015)).

**개체 행동 가소성.** 동물 성격 연구가 진화생태학과 행동생태학 연구에 가장 크게 기여한 부분은

행동의 개체 간 차이가 측정 오류나 우연에 의한 것이 아니라는 점을 증명한 것이다. 더 나아가서, 개체 관점의 행동 생태학 연구는 행동의 개체 간 차이를 밝힐 뿐만 아니라, 행동의 개체 내 차이가 갖는 중요성도 부각시킨다 (Westneat et al., 2015). 개체 내 행동 차이가 크다는 것은 개체 내의 행동 가소성이 환경 적응에 중요한 역할을 했을 가능성을 시사한다. 또, 개체 내에서의 행동 변화는 개체마다 다를 수도 있다. 즉, 개체마다 행동 노화 패턴이나 환경에 따른 행동 반응이 다를 수 있다. 나이 또는 환경에 따라 형질 발현이 다르게 나타나는 것은 반응 양식(reaction norm) 또는 가소성(plasticity)이라고 불리며, 행동이 나이 및 환경에 따라 다르게 발현되는 것은 행동 반응 양식(behavioural reaction norm) 또는 행동가소성(behavioural plasticity)이라고 불린다 (그림1).

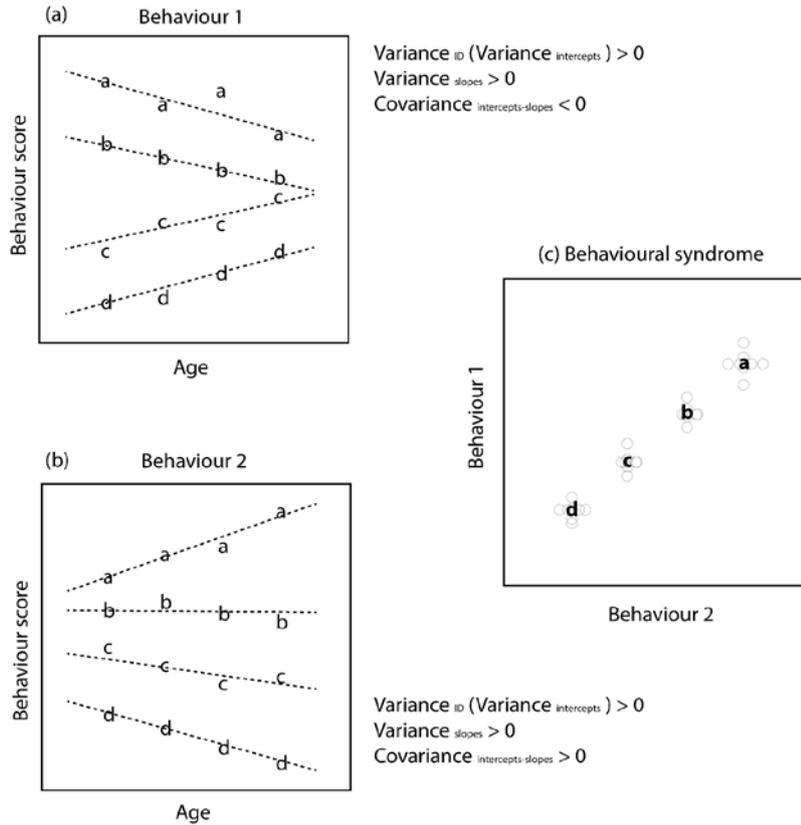
그렇다면 개체 내에서 나타나는 행동 가소성의 개체 차이를 어떻게 계산할까? 위에서 언급한 혼합효과모델을 이용하면, 각 개체의 ID를 임의의 효과로 넣어서 전체 행동 변이에 대한 행동의 개체 간 변이를 구할 수 있을 뿐만 아니라, 나이 또는 환경 구배에 따라 각 개체의 ID가 어떻게 반응하는지를 임의의 효과로 넣어서 행동의 변화 정도(기울기, slope)에 대한 개체 변이를 구할 수도 있다. 전자, 후자와 같은 구성의 혼합효과모델을 구분하기 위해, 전자를 “임의 절편 모델(random intercept model)”, 그리고 후자를 “임의 기울기 모델 (random slope model 또는 random regression model)”이라고 부른다 (Martin et al., 2011; van de Pol, 2012). 환경 구배에 따른 행동 변화(slope)에 개체 변이가 있을 때, “행동 가소성에 개체 변이가 있다”라고 이야기하지만, “개체와 환경 간의 교호작용 효과(individual-by-environment interaction effect, I×E)가 존재한다”라고도 말할 수 있다 (그림2, Nussey et al., 2007). I×E가 유전자와 환경 간의 교호 작용 효과(gene-by-environment interaction effect, G×E)와 어떤 관계에 있고 어떻게 다른지에 대해서는 Nussey et al (2007) 논문을 참고하자.



**그림 2.** 개체 행동 가소성 패턴에 따른 개체와 환경 간의 교호 작용(individual-by-environment interaction, I×E) 효과. (a) I×E가 존재하면, 환경 구배에 따른 행동 가소성 기울기에 개체 차이가 뚜렷한 경우이다. (b,c) I×E가 존재하지 않는다면, 환경 구배에 따른 행동 가소성 기울기에 개체 차이가 없는 경우이다.

개체 수준에서의 임의 기울기 모델에서는 기울기의 개체 차이 뿐만 아니라 절편과 기울기 간에 어떤 연관성이 있는지도 살펴볼 수 있다 (Nussey et al., 2007). 이를 검증하기 위해서, 절편과 기울기 간의 교호 작용을 임의의 효과로 추가하여 유의성을 살펴볼 수 있다. 이 공분산(covariation)의 유의성을 통해서 개체의 기울기가 환경 구배에 따라 퍼져 나가는 모양인지 (그림3b), 또는 수렴하는 모양인지를 판별할 수 있다 (그림3a). 만약 절편의 증가에 따라 기울기가 감소하여 절편과 기울기의 공분산이 유의미하게 음의 값을 띤다면 각 개체의 행동에 대한 slope는 수렴하는 모습을 띄며, 개체의 행동 차이는 환경 구배에 따라 줄어드는 모습을 보인다 (그림3a). 반면에 절편 증가에 따라 slope도 증가

하며 공분산이 유의하게 양의 값을 띤다면, 각 개체의 행동에 대한 slope는 퍼져 나가는 모습을 띠며, 개체의 행동 차이는 환경 구배에 따라 증가하는 모습을 보인다 (그림3b). 즉, 이러한 분석을 통해서 평균적으로 어떤 행동을 활발하게 발현하는 개체가 그렇지 않은 개체에 비해 어떤 행동 가소성을 보이는지를 예측할 수 있다. 또한 환경 구배에 따라 행동의 개체 간 차이가 어떻게 달라지는지를 알 수 있다.



**그림 3.** 행동신드롬. 두 행동(1,2) 모두 개체 차이가 뚜렷하고 ( $\text{Variance}_{\text{ID}} > 0$ ), 행동1이 높게 발현되는 개체일수록 행동2도 높게 발현된다면, 두 행동 간에는 유의미한 개체 간 행동 연관 (among-individual behavioural correlation)이 있다고 말하며, 이는 (c) 행동신드롬 (behavioural syndrome)을 의미한다. 또한 (a) 행동1은 개체 행동 가소성 기울기가 수렴하는 모습을 보이기 때문에 intercept와 slope간의 공분산( $\text{Covariance}_{\text{intercepts-slopes}}$ )이 음의 값을 띤다. 반면, (b) 행동2는 개체 행동 가소성 기울기가 퍼져나가는 모습을 보이기 때문에 절편과 기울기 간의 공분산이 양의 값을 띤다. 각 소문자 알파벳은 서로 다른 개체를 나타낸다.

예를 들어, 암컷 박새 (*Parus major*)를 대상으로 나이에 따른 공격성 변화를 살펴 본 연구에서, 암컷의 공격성은 개체마다 달랐고 ( $\text{ID}_{\text{intercept}}$  effect), 공격성은 나이가 들면서 집단 수준에서 감소했을 뿐만 아니라 감소하는 기울기에 개체 차이도 있었다 ( $\text{ID}_{\text{slope}}$  effect, Table 4 in Thys et al., 2021). 또한 개체의 공격성 차이 (intercept)와 나이에 따른 기울기 (slope)간의 연관성을 살펴보았을 때, 그 값은 유의하게 음의 값을 띠었다 ( $\text{COV}_{\text{intercepts-slopes}}$ , Table 4 in Thys et al., 2021). 즉, 어렸을 때 더욱 공격적이었던 개체는 나이가 들면서 공격성의 감소폭이 더욱 컸다는 것이다.

**행동신드롬.** 전체 행동 변이를 개체 간/내 변이로 구분하는 것처럼, 표현형 수준에서의 행동 간 연관성도 개체 간 연관성(among-individual correlation)과 개체 내 연관성(within-individual correlation)으로 나눌 수 있다. 이 중에서, 개체 간 행동 연관성을 진정한 행동 신드롬이라고 말한다(그림3c). 만약 각 개체의 행동을 한 번 씩만 측정해서 여러 행동 간의 연관성을 구한다면, 행동의 개체 내 차이 때문에 그 연관성 값은 행동의 개체 간 연관을 정확히 반영할 수 없다. 따라서 두 행동 각각의 개체 간 변이(분산)와 두 행동 간의 개체 간 공분산을 이용하여 행동 간 개체 간 연관성을 구할 수 있고, 이 값이 진정한 의미의 행동신드롬이 된다(Dingemanse et al., 2010a; Dingemanse et al., 2012). 예를 들어, 우리나라 전역의 계곡에 서식하는 등빨간소금쟁이(*Gerris gracilicornis*)에서는 활동성과 대담성 간의 뚜렷한 행동신드롬이 나타났다(Han and Jablonski, 2019). 즉, 더 활발하게 움직이는 수컷일수록 어두운 곳을 벗어나 밝은 곳으로 적극적으로 나오는 대담한 성향을 보였다.

다음은 두 행동  $x$ 와  $y$ 간의 행동신드롬( $r_{IND}$ )을 계산하는 방정식(1)과 두 행동  $x$ 와  $y$ 간의 표현형 수준의 연관( $r_p$ )이 행동신드롬의 의미하는 개체 간 연관성( $r_{IND}$ )과 개체 내 연관성( $r_E$ )으로 어떻게 구성되는지를 보여주는 방정식(2)이다.

$$r_{IND} = \frac{COV_{INDx,INDy}}{\sqrt{V_{INDx} V_{INDy}}} \quad (1)$$

$$r_p = r_{IND} \sqrt{\frac{V_{INDx} V_{INDy}}{V_{Px} V_{Py}}} + r_E \sqrt{\frac{V_{Ex} V_{Ey}}{V_{Px} V_{Py}}} \quad (2)$$

방정식(1)과 (2)에서,  $V_p$ 는 행동의 전체 표현형 수준 변이,  $V_{IND}$ 는 행동의 개체 간 변이,  $V_E$ 는 행동의 개체 내 변이,  $COV_{IND}$ 는 개체 수준에서의 두 행동 간의 공분산을 의미한다. 방정식(2)에서 알 수 있듯이, 행동의 개체 간 연관성( $r_{IND}$ , 행동신드롬)이 행동의 표현형 수준의 연관성에 기여하는 정도는, 두 행동 각각의 반복성( $\frac{V_{IND}}{V_p}$ )의 기하평균(geometric mean)에 의해 달려있다. 즉, 두 행동의 개체 간 차이가 뚜렷해서 반복성 값이 높다면, 두 행동 간의 개체 간 연관성 값이 표현형 수준의 연관성 값과 비슷해 진다.

행동신드롬 계산법은 행동 간 연관성 이외에도 개체 내에서 변화가 많은 생리 및 형태적 형질과의 연관성 분석에도 응용될 수 있다. 곤충의 경우, 부속지의 길이나 두께는 성체로 탈피를 한 뒤에 크기가 더 이상 변하지 않지만 몸무게와 같은 형태적 형질은 시간에 따라 계속 달라진다. 또 대사율이나 정자 수와 같은 생리적 형질은 행동 형질만큼이나 개체 내에서 변화가 큰 형질이기도 하다. 따라서 이러한 생리 및 형태적 형질과 관련된 연관성을 계산할 때에도 연관성의 다층적 구조를 고려해야 한다. 예를 들어, 쌍별귀뚜라미(*Gryllus bimaculatus*)를 대상으로 한 연구에서 수컷 귀뚜라미의 몸무게와 정자 수 간의 연관성을 계산했을 때, 개체 수준에서 두 형질은 양의 방향으로 매우 강한 연관성을 보였다( $r_{IND}(SE) = 0.43 (0.17)$ , Tuni et al., 2018). 즉, 몸무게가 많이 나가는 수컷일 수록 더 많은 정자를 만들어내는 수컷이었다. 하지만 두 형질 간의 개체 내 연관성은 유의미하지 않았다( $r_E(SE) = -0.02 (0.04)$ , Tuni et al., 2018). 즉, 개체가 몸무게가 많이 나간 날에 정자 수가 많거나 혹은 적은 경향성을 보이지 않았다는 것이다. 따라서 개체 간 연관성은 매우 뚜렷했지만 개체 내 연관성이 통계적으로 유의미하지 않았기 때문에, 표현형 수준에서의 몸무게와 정자 수간의 연관성은 통계적으로 유의미하지만 표현형 수준의 연관성은 개체 수준의 연관성에 비해 더욱 약했다( $r_p(SE) = 0.08 (0.04)$ , Tuni et al., 2018).

또한 변화가 많은 형질과 고정된 형질 간의 개체 간 연관성을 구할 때에도 변화가 많은 형질은

반복 측정을 통해 개체 간, 개체 내 변이를 구분한 뒤에 연관성을 계산해야 한다. 특히 행동 형질은 생활사 형질(수명, 번식성공도 등)과 개체 수준에서 연관되며, 생활사 속도(pace-of-life)에 따라 다른 행동이 나타날 수 있다 (생활사 속도 신드롬, pace-of-life syndrome, Dammhahn et al., 2018; Réale et al., 2010; Ricklefs and Wikelski, 2002). 이러한 생활사 속도 신드롬을 구하고자 한다면, 개체마다 반복 측정된 행동 형질과 개체마다 한 번씩 측정된 생활사 형질 간의 연관성을 계산해야 한다. 만약 행동에서의 개체 간, 개체 내 차이를 구분하지 않고 행동-생활사 형질의 연관성을 계산한다면, 그 연관성은 단순히 표현형 수준의 연관(phenotypic correlation)으로써 개체 간 연관성과 구분하여 해석해야 한다. 예를 들어, 톱다리개미허리노린재 암컷을 대상으로 한 연구에서 개체 수준에서 반복 측정된 행동(활동성) 형질과 한 번 측정된 생활사(평생 낳은 알 수)형질 간의 연관성을 살펴보았을 때, 표현형 수준의 연관성은  $-0.08$  ( $SE=0.07$ )이었으며, 개체 간 연관성은  $-0.06$  ( $SE=0.10$ )으로 약간의 차이가 있었다 (Han and Yang, 2021). 따라서 행동에 대한 자연선택의 강도를 구하는 경우에도, 행동의 변이를 개체 간/내 수준으로 구분하여 분석을 진행할 필요가 있다 (Dingemanse et al., 2021a).

### 동물 성격 형질 검증을 위한 측정법

그렇다면 행동 타입, 개체 행동 가소성, 행동신드롬을 연구하기 위해서는 어떤 실험 디자인으로 동물 행동을 측정해야 할까? 우선, 여러 개체를 대상으로 개체마다 행동을 반복해서 측정해야 한다. 하지만 반복 측정을 통해서 어떤 행동이 성격 형질로 정의되었다 하더라도, 후속 연구에서 그 행동을 개체마다 한 번씩 측정하여 그 행동을 성격 형질이라고 지칭하거나 다른 행동과의 연관성을 구하는 것은 그릇된 방법이다. 메타 분석을 통한 연구 결과, 전체 행동 변이에서 개체 간 행동 차이는 40%, 개체 내 행동 차이는 60%였다는 점에서 (Bell et al., 2009), 어느 행동에 개체 간 차이가 뚜렷하더라도 그 행동을 한 번만 측정했을 때는 어떤 개체가 나타내는 그 행동의 대표값을 제대로 반영하지 못할 가능성이 매우 높다. 따라서 어떤 행동이 성격 형질인지 여부가 검증되었더라도, 그 뒤에 다른 실험을 통해 그 행동과 다른 형질과의 개체 간 연관성을 구하는 등의 성격과 연관된 후속 연구를 진행한다면, 기존에 성격 형질이라고 밝혀진 행동들도 다시 반복 측정을 통해 변이를 다층적으로 구분하며 분석을 진행해야 한다.

그렇다면 얼마나 많은 개체를 대상으로, 몇 번 반복해서 측정해야 할까? 이에 대해서는 Dingemanse and Dochtermann (2013)에서 제시한 검정력 분석(power analysis)을 참고하면 좋다. 당연히 많은 개체를 대상으로 행동의 반복 측정 횟수를 늘릴 수록 행동의 개체 간, 개체 내 변이의 정확성은 더욱 커진다. 하지만 여러 행동 중에서 공격 행동, 번식 행동과 같은 행동 유형은 상대방의 영향 때문에 행동의 개체 내 차이가 상대적으로 크고, 개체 간 차이가 상대적으로 작다. 이처럼 사회적 상호작용을 통해 나타나는 행동에 비해 상대방과 무관하게 발현되는 활동성, 대담성 등의 행동 유형은 개체 내 차이가 상대적으로 작고, 개체 간 차이가 상대적으로 크다. 따라서 어떤 행동에 대한 성격 연구를 진행할 때, 개체 간 차이가 작을 것으로 예상되는 행동 유형의 경우는 개체 간 차이가 클 것으로 예상되는 행동에 비해 더 많은 개체를 대상으로 행동을 더 많이 반복 측정해야 한다. 또한 많은 개체를 대상으로 행동을 측정하기 어려운 경우에는 적은 수의 개체를 대상으로 행동의 반복 측정 수를 더 많이 늘려야 한다 (Dingemanse and Dochtermann, 2013). 반대로 많은 개체를 대상으로 행동을 측정할 수 있다면 반복 측정 수를 조금 더 줄여도 같은 검정력으로 행동의 분산 요소를 측정할 수 있다.

또한 행동을 개체 수준에서 반복 측정할 때, 얼마나 긴 간격으로 행동을 반복 측정해야 할까? 일반적으로 측정 간격이 길어지면 행동의 반복성 값은 낮아진다 (Bell et al., 2009; Fanson and Biro, 2019). 나이가 들면서 개체 내 상태가 변하거나 다른 외부 환경을 경험할 가능성이 높기 때문이다. 만약 종의 수명에 비해서 개체의 행동을 너무 짧은 시간 단위에서 측정하면 개체 내에서의 행동 차이가 적게 측정될 가능성이 높고, 결과적으로 행동의 개체 간 차이와 반복성이 너무 크게 측정될 위험이 있다 (Mitchell et al., 2020). 즉, 동일 행동을 반복 측정할 때 측정 간격이 너무 짧으면, 개체 내의 생리 변화(또는 외부 환경의 변화)를 반영할 수 없고, 비슷한 개체 내 상태에서 행동을 반복 측정하게 되며, 결과적으로 행동의 개체 간 차이가 크게 기록된다. 행동의 개체 간 차이가 잘못 측정되면 그 행동과 다른 행동과의 개체 간 연관성 등도 잘못 측정 될 수 있다. 따라서 이러한 오류 발생을 방지하기 위해서는 개체 내에서 행동을 반복 측정할 때 측정 간격을 너무 짧게 하지 않고, 측정 순서도 통계적으로 처리해야 한다. 또 서로 다른 시간 간격으로 행동을 반복 측정했을 때 행동의 개체 간 차이나 반복성이 어떻게 달라지는지도 살펴봐야한다. 더 나아가, 야생 환경에서 동물을 대상으로 행동의 개체 간 차이를 구하고자 한다면, 행동 측정 간 시간 간격 뿐만 아니라 행동이 발현되는 환경도 중요하다. 만약 다양한 외부 환경을 경험하며 살아가는 동물 종이 있다면, 그 종의 어떤 행동의 개체 간 차이를 구하기 위해서는 특정 환경이 아닌 그 종이 경험할 수 있는 여러 환경에서의 행동을 살펴 보면서 다양한 환경이 행동의 개체 내 차이에 미치는 영향을 통계적으로 처리해야 한다. 따라서 종의 생태를 고려하여 여러 환경 또는 긴 시간 간격을 두고 개체의 행동을 반복 측정해야 하며, 이러한 측정 방법을 통해 행동의 개체 간 차이를 더욱 명확하게 계산할 수 있다.

위와 같은 방법을 통해 얻어진 행동 데이터는 여러 R 패키지(*lme4*, *MCMCglmm*) 및 ASReml 등의 프로그램을 이용해서 혼합 효과 모형을 통해 분석할 수 있다. ASReml은 다변량 모델에서 형질의 분산 및 형질 간 공분산을 계산하고 유의성을 통계적으로 구하는데 매우 편리하다. 또 ASReml은 서로 다른 (공)분산값의 동일 여부를 통계적으로 판단하는데 매우 유용하다. 이처럼 ASReml은 REML(Restricted maximum likelihood) 방법을 이용해서 계산을 빠르게 진행할 수 있지만, 잔차(residual) 변이가 정규분포를 이루지 않는 형질에 대해서는 이용이 제한적이라는 단점이 있다. 따라서 이 경우에는, MCMC(Markov chain Monte Carlo)와 같은 베이지안 알고리즘(Bayesian algorithm)을 기반으로 하는 R 패키지인 *MCMCglmm* (Hadfield, 2010)을 이용하기도 한다. MCMC는 REML 방법보다 결과가 느리게 도출되지만, MCMC를 통해 계산된 사후분포(posterior distribution)는 추후 분석에서 형질 값의 불확실성(uncertainty)을 고려하는데 매우 유용하게 사용된다. 하지만 *MCMCglmm*을 적용시킬 때 프라이어(prior)를 적절하게 선택해야 하며, 이에 따라 결과값이 매우 달라질 수 있다는 부분은 단점이다.

## 결론

동물 성격 연구는 행동뿐만 아니라 생리, 형태 및 생활사 형질에 대한 연구와 통합적으로 이루어질 수 있다는 점에서 오늘날 행동생태학 및 진화생물학 연구를 선도하고 있는 연구 주제이다. 2010년 중반에 동물 성격에 대한 여러 개념을 측정하기 위한 통계적인 방법론이 정립되었지만, 아직도 많은 연구는 동물 성격 연구에서 사용하는 몇몇 개념을 오해하고 잘못된 방법을 통해 동물 성격을 측정하고 있다. 위의 내용을 요약해보면, 동물 성격을 연구하기 위해서는 기본적으로 개체 수준에서 행동이 반복 측정되어야 한다. 많은 개체를 대상으로 충분한 간격을 두고 개체의 행동을 반복 측정한다면,

그렇게 얻어진 행동 데이터를 혼합 효과 모형을 통해 행동의 (공)분산을 여러 요소로 나누고 동물 성격과 관련된 여러 지표를 계산하며, 그 진화 및 생태적 의미를 살펴볼 수 있다.

본 논문에서는 다루지 않았지만, 동물 성격의 진화 원인에 대해 궁금하다면 Biro and Stamps (2008), Dall et al. (2004), Dingemanse and Wolf (2010), Sih et al. (2015), Wolf and Weissing (2010) 등의 논문을 읽어 보기를 추천한다. 또한 Dingemanse and Wright (2020), Niemelä and Dingemanse (2017, 2018a) 논문은 동물 성격 연구에서 범하기 쉬운 오류를 본 논문보다 더욱 상세하게 설명하고 있다. 그리고 최근 발표된 Hertel et al. (2020) 논문에서는 야생 개체군을 대상으로 성격 연구를 어떻게 진행하고 분석할 수 있는지에 대해 자세히 다루고 있다. 최근에도 반복성의 측정법 (Araya-Ajoy et al., 2015; Nakagawa et al., 2017; Stoffel et al., 2017) 등 동물 성격 연구의 통계 분석법에 대한 개선이 지속적으로 이루어지고 있다. 또한 동물 성격 연구의 개념과 분산 구분법은 assortative mating에 대한 분석 (Class and Dingemanse, 2022), indirect genetic effect에 대한 분석 (Dingemanse and Araya-Ajoy, 2015; Han et al., 2020; Santostefano et al., 2017), pace-of-life syndrome 연구 (Dammhahn et al., 2018; Dingemanse, 2021) 등 행동생태학 및 진화생물학 분야의 다른 연구에 적용되고 있다. 이와 더불어, 본 논문은 우리나라에서는 아직 활발하게 연구되고 있지 않는 동물 성격 연구를 올바른 실험디자인과 분석 방법을 통해 살펴볼 수 있는 길잡이로서 여러 연구자들에게 도움이 될 수 있을 것이다.

## 감사의 글

본 연구는 한국연구재단 신진연구지원사업의 우수신진연구(NRF-2022R1C1C1004303)의 지원으로 수행되었다.

## 참고문헌

- Araya-Ajoy YG, Mathot KJ, Dingemanse NJ, 2015. An approach to estimate short-term, long-term and reaction norm repeatability. *Methods Ecol Evol* 6:1462-1473.
- Belgrad BA, Griffen BD, 2016. Predator-prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. *Proc R Soc Lond B* 283:20160408.
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL, 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim Behav* 77:771-783.
- Biro PA, Stamps JA, 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends Ecol Evol* 23:361-368.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White J-SS, 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127-135.
- Briffa M, Sneddon LU, Wilson AJ, 2015. Animal personality as a cause and consequence of contest behaviour. *Biol Lett* 11:20141007.
- Brommer JE, 2013. On between-individual and residual (co) variances in the study of animal personality: are you willing to take the "individual gambit"? *Behav Ecol Sociobiol* 67:1027-1032.
- Carere C, Maestripieri D, 2013. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*: University of Chicago Press.
- Class B, Dingemanse NJ, 2022. A variance partitioning perspective of assortative mating: Proximate mechanisms and evolutionary implications. *J Evol Biol* 35:483-490.
- Dall SR, Griffith SC, 2014. An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. *Front Ecol Evol* 2:3.
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM, 2004. The behavioural ecology of personality: consistent

- individual differences from an adaptive perspective. *Ecol Lett* 7:734–739.
- Dammhahn M, Dingemanse NJ, Niemelä PT, Réale D, 2018. Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behav Ecol Sociobiol* 72:62.
- Dingemanse N, Dochtermann N, Wright J, 2010a. A method for exploring the structure of behavioural syndromes to allow formal comparison within and between data sets. *Anim Behav* 79:439–450.
- Dingemanse NJ, 2021. Personality and pace-of-life: Ecological lessons learnt from free-ranging lemon sharks. *J Anim Ecol* 90:314–316.
- Dingemanse NJ, Araya-Ajoy YG, 2015. Interacting personalities: behavioural ecology meets quantitative genetics. *Trends Ecol Evol* 30:88–97.
- Dingemanse NJ, Araya-Ajoy YG, Westneat DF, 2021a. Most published selection gradients are underestimated: Why this is and how to fix it. *Evolution* 75:806–818.
- Dingemanse NJ, Class B, Holtmann B, 2021b. Nonrandom mating for behavior in the wild? *Trends Ecol Evol* 36:177–179.
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA, 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J Anim Ecol* 82:39–54.
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA, Nakagawa S, 2012. Defining behavioural syndromes and the role of ‘syndrome deviation’ in understanding their evolution. *Behav Ecol Sociobiol* 66:1543–1548.
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J, 2010b. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol Evol* 25:81–89.
- Dingemanse NJ, Réale D, 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142 9:1159–1184.
- Dingemanse NJ, Wolf M, 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. *Phil Trans R Soc B* 365:3947–3958.
- Dingemanse NJ, Wright J, 2020. Criteria for acceptable studies of animal personality and behavioural syndromes. *Ethology* 126:865–869.
- Dochtermann NA, Schwab T, Sih A, 2015. The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proc R Soc Lond B* 282:20142201.
- Falconer DS, Mackay TFC, 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4 ed. London: Prentice Hall.
- Fanson KV, Biro PA, 2019. Meta-analytic insights into factors influencing the repeatability of hormone levels in agricultural, ecological, and medical fields. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 316:R101–R109.
- Gartland LA, Firth JA, Laskowski KL, Jeanson R, Ioannou CC, 2022. Sociability as a personality trait in animals: methods, causes and consequences. *Biol Rev* 97:802–816.
- Gosling SD, 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol Bull* 127:45–86.
- Gosling SD, 2008. Personality in non-human animals. *Soc Personal Psychol Compass* 2:985–1001.
- Hadfield JD, 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *J Stat Softw* 33:1–22.
- Han CS, Brooks RC, Dingemanse NJ, 2020. Condition-dependent mutual mate preference and intersexual genetic correlations for mating activity. *Am Nat* 195:997–1008.
- Han CS, Dingemanse NJ, 2017. You are what you eat: diet shapes body component, personality and behavioural stability. *BMC Evol Biol* 17:8.
- Han CS, Jablonski PG, 2019. Alternative reproductive tactics shape within-species variation in behavioral syndromes. *Behav Ecol* 30:1234–1241.
- Han CS, Yang G, 2021. Reproductive aging and pace-of-life syndromes: more active females age faster. *Behav Ecol* 32:926–931.
- Hertel AG, Niemelä PT, Dingemanse NJ, Mueller T, 2020. A guide for studying among-individual behavioral variation from movement data in the wild. *Mov Ecol* 8:1–18.
- Kalinkat G, 2014. Bringing animal personality research into the food web arena. *J Anim Ecol* 83:1245–1247.

- MacKinlay RD, Shaw RC, 2022. A systematic review of animal personality in conservation science. *Conserv Biol.* in press
- Martin JG, Nussey DH, Wilson AJ, Reale D, 2011. Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: a power analysis of random regression models. *Methods Ecol Evol* 2:362–374.
- Merrick MJ, Koprowski JL, 2017. Should we consider individual behavior differences in applied wildlife conservation studies? *Biol Conserv* 209:34–44.
- Mitchell DJ, Dujon AM, Beckmann C, Biro PA, 2020. Temporal autocorrelation: a neglected factor in the study of behavioral repeatability and plasticity. *Behav Ecol* 31:222–231.
- Nakagawa S, Johnson PC, Schielzeth H, 2017. The coefficient of determination  $R^2$  and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *J R Soc Interface* 14:20170213.
- Nakagawa S, Schielzeth H, 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev* 85:935–956.
- Nakagawa S, Schielzeth H, 2013. A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133–142.
- Niemelä PT, Dingemanse NJ, 2017. Individual versus pseudo-repeatability in behaviour: Lessons from translocation experiments in a wild insect. *J Anim Ecol* 86:1033–1043.
- Niemelä PT, Dingemanse NJ, 2018a. Meta-analysis reveals weak associations between intrinsic state and personality. *Proc R Soc B* 285:20172823.
- Niemelä PT, Dingemanse NJ, 2018b. On the usage of single measurements in behavioural ecology research on individual differences. *Anim Behav* 145:99–105.
- Nussey D, Wilson A, Brommer J, 2007. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *J Evol Biol* 20:831–844.
- Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio P-O, 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Phil Trans R Soc B* 365:4051–4063.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ, 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291–318.
- Ricklefs RE, Wikelski M, 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17:462–468.
- Sánchez-Tójar A, Moiron M, Niemelä PT, 2022. Terminology use in animal personality research: a self-report questionnaire and a systematic review. *Proc R Soc Lond B* 289:20212259.
- Santostefano F, Wilson AJ, Niemelä PT, Dingemanse NJ, 2017. Indirect genetic effects: a key component of the genetic architecture of behaviour. *Sci rep* 7:10235.
- Sih A, Bell A, Johnson J, 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19:372–378.
- Sih A, Bell A, Johnson J, Ziemba R, 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79:241–277.
- Sih A, Bell AM, 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior* 38:227–281.
- Sih A, Mathot KJ, Moirón M, Montiglio P-O, Wolf M, Dingemanse NJ, 2015. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends Ecol Evol* 30:50–60.
- Spiegel O, Leu ST, Bull CM, Sih A, 2017. What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecol Lett* 20:3–18.
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H, 2017. rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 8:1639–1644.
- Thys B, Pinxten R, Eens M, 2021. Long-term repeatability and age-related plasticity of female behaviour in a free-living passerine. *Anim Behav* 172:45–54.
- Tuni C, Han CS, Dingemanse NJ, 2018. Multiple biological mechanisms result in correlations between pre- and post-mating traits that differ among versus within individuals and genotypes. *Proc R Soc Lond B* 285:20180951. doi: 10.1098/rspb.2018.0951.
- van de Pol M, 2012. Quantifying individual variation in reaction norms: how study design affects

- the accuracy, precision and power of random regression models. *Methods Ecol Evol* 3:268–280.
- van de Pol M, Wright J, 2009. A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models. *Anim Behav* 77:753–758.
- Westneat DF, Wright J, Dingemanse NJ, 2015. The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biol Rev* 90:729–743.
- Wolf M, Weissing FJ, 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences. *Phil Trans R Soc B* 365:3959–3968.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM, 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*: Springer.

### 영문초록

**Title:** An empirical guide for studying animal personality: concepts and statistical methods

**Abstract:** Personality trait is defined when individuals differ in their average behaviour. During the past decade, personality evidence has been accumulating in many animal taxa. Statistical methods for animal personality have also been constantly developed. Basically, animal personality research involves individual-level repeated measures of behaviour with a relatively long inter-test interval. Mixed-effects models based on repeated measures data can partition phenotypic-level behavioural (co)variation into multiple hierarchical levels, allowing the calculation of key concepts in animal personality. However, there are nevertheless a number of personality studies based on inappropriate study designs and statistical analyses. Thus, I provide an empirical guide to quantify key elements in animal personality such as behavioural types, individual behavioural plasticity or behavioural syndromes. I hope that this review helps researchers avoid using inappropriate study designs and statistical analyses when addressing questions concerning animal personality.

**Authors:** Chang S. Han <sup>1\*</sup>

**Affiliation:** <sup>1</sup> Department of Biology, Kyung Hee University, Seoul, Korea

**Corresponding author:** hcspol@gmail.com