

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Utilisation de l'information sociale, ses effets sur le choix du partenaire et le
maintien des couples chez les oiseaux monogames :
le cas du diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Par
Dominique Drullion

Département des Sciences Biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de philosophiae Doctor (Ph. D.)
en sciences biologiques
option Écologie Comportementale

24 Octobre 2008

Copyright, Dominique Drullion, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Utilisation de l'information sociale, ses effets sur le choix du partenaire et le
maintien des couples chez les oiseaux monogames : le cas du diamant mandarin
(*Taeniopygia guttata*)

présentée par :

Dominique Drullion

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Bernard Angers
président-rapporteur

Frédérique Dubois
Directrice de recherche

André Desrochers
Membre du jury

Jean-Guy Godin
Examineur externe

Aude Dufresne
Représentante du doyen de la FES

RÉSUMÉ

De plus en plus de preuves laissent penser que l'utilisation d'information sociale chez les animaux est chose commune. Dans un contexte de choix de partenaire, le nombre d'études sur l'utilisation d'information sociale chez les espèces monogames est encore faible et les résultats contradictoires. Il semblait donc primordial d'étudier les conditions dans lesquelles les espèces monogames devraient avoir recours à ce type d'information lors du choix de partenaire, ainsi que ses effets sur ce choix et sur le maintien des couples.

Deux approches, une théorique et l'autre empirique, ont été utilisées. Cette thèse aborde dans un premier chapitre l'étude de l'importance relative de l'information personnelle et publique sur le maintien des couples. Pour cela, le succès reproducteur de couples de diamants mandarins a été manipulé. Les résultats montrent que les femelles utilisent les deux types d'informations pour estimer leur chance d'obtenir un partenaire de meilleure qualité. Cependant, suite à un échec de reproduction, seules celles dont les voisins se sont reproduits avec succès changent significativement de préférence, en faveur du mâle voisin. L'étude ne nous permet pas, en revanche, de savoir si les femelles auraient également changé de préférence en faveur d'un inconnu. En effet, pour estimer la qualité d'un inconnu, elles doivent acquérir, socialement, une préférence pour un trait présent chez les mâles s'étant reproduit avec succès et généraliser cette préférence à n'importe quel mâle possédant ce trait. Or, ce mécanisme de généralisation, très peu étudié de façon expérimentale n'a encore jamais été abordé de façon théorique.

Ainsi, le second chapitre présente un modèle de théorie des jeux qui prédit dans quelles conditions les femelles monogames devraient utiliser la stratégie d'imitation, via le mécanisme de généralisation des préférences. Contrairement aux modèles actuels, le modèle prédit que même lorsque la stratégie sélective devient trop coûteuse, l'utilisation d'information sociale peut être désavantageuse. Les coûts associés à l'utilisation d'information sociale, notamment celui de ne pas se reproduire, limiteraient l'occurrence de cette stratégie chez les espèces monogames.

C'est pourquoi, dans un troisième chapitre, l'effet des coûts liés à l'utilisation d'information sociale, dans un contexte de généralisation des préférences, a été indirectement testé. La cohérence de l'information sociale a ainsi été manipulée et des vidéos de mâles ont été utilisées pour s'assurer que le seul trait variable était la couleur des bagues portées par ces derniers. Les résultats révèlent que l'imitation dépend effectivement du contexte et que selon la cohérence de l'information sociale les femelles ne lui donnent pas la même importance.

Les résultats présentés dans cette thèse représentent donc une contribution importante aux études sur l'information sociale. D'une part, ils apportent un support empirique considérable aux rares évidences d'imitation chez les espèces monogames. D'autre part, ils soulignent l'importance de tenir compte des coûts liés à l'utilisation d'information sociale. Enfin, ils suggèrent de nouvelles perspectives de recherche dans le domaine de la sélection sexuelle et choix du partenaire.

Mots clés : Cohérence de l'information, diamant mandarin, divorce, espèce monogame, imitation du choix de partenaire, information sociale, plasticité comportementale, sélection sexuelle, succès reproducteur, *Taeniopygia guttata*.

ABSTRACT

Increasing evidence suggests that animals commonly use social information in diverse contexts. The number of studies addressing the role of social information in mate choice among monogamous species is small and their results conflict. It seemed therefore of fundamental importance to study the conditions in which monogamous species have to rely on social information during mate choice, as well as the effects of this information on the choice of mate and the maintenance of a pair.

This thesis combines theoretical and empirical approaches. The first chapter addresses the relative importance of personal and public information for pair maintenance. The reproductive success of zebra finch pairs in neighbouring cages was manipulated. Results show that females use both types of information to estimate their chances of obtaining a future partner of better quality. However, of the females that had experienced a breeding failure, only those whose neighbours had reproduced successfully changed their preferences in favour of the neighbouring male. This study did not investigate whether females would also have changed their preferences in favour of an unknown male, however. To adequately estimate the quality of an unknown male, females would have to socially acquire a preference for a trait exhibited by successful males and generalise such a preference to any male bearing that particular trait. Up to now, such a mechanism of preference generalisation has received very little empirical support and has never been theoretically addressed.

Thus, the second chapter presents a game theoretical model that predicts the conditions in which monogamous females should use mate choice copying through the mechanism of preference generalisation. In contrast to the results of other models, our model predicts that even when the strategy of choosing a mate based on personal information becomes too costly, the use of social information may not be beneficial. Indeed, costs associated with social information use, such as remaining unmated, should limit the occurrence of the copying strategy in monogamous species.

The effect of costs associated with the use of social information in the context of, preference generalisation was investigated in the third chapter. The consistency of

social information provided by different females was manipulated. Videos of males were used as stimuli rather than live males, to ensure that the only trait varying between males was the colour of the leg bands worn. Results revealed that mate choice copying was context dependent. The extent to which females relied on social information for choosing a mate depended on the consistency of the social information provided.

The results presented in this thesis represent an important contribution to our current understanding of social information use, as they add significant empirical support to the currently scarce evidence of mate choice copying in monogamous species. In addition, this thesis underlines the importance of taking the costs associated with social information use into consideration. Finally, it suggests new research avenues in the field of sexual selection and mate choice.

Keywords: Behavioural plasticity, divorce, information consistency, mate choice copying, monogamous species, reproductive success, sexual selection, social information, *Taeniopygia guttata*, zebra finch.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Abstract.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	xi
Liste des figures.....	xii
Liste des sigles et abréviations.....	xv
Remerciements.....	xvii
Dédicace.....	xix

Introduction générale

1) Sélection sexuelle et choix du partenaire chez les espèces monogames	2
a- La sélection sexuelle	2
b- Évolution des préférences des femelles pour des traits portés par les mâles.....	6
c- Choix du partenaire chez les espèces monogames.....	8
2) L'information sociale dans le contexte de choix du partenaire	10
a- Le concept d'information sociale en écologie comportementale.....	10
b- États des connaissances sur l'information sociale et le mécanisme d'imitation dans un contexte de choix du partenaire	13
i. Acquisition sociale d'une préférence	15
ii. Généralisation des préférences socialement acquises.....	17
c- Importance de la prise en compte des coûts associés à l'information sociale	19
3) Modèle biologique, objectifs et hypothèses de recherche	21
a- Modèle biologique utilisé : le diamant mandarin (<i>taeniopygia guttata</i>)	21
b- Objectifs et hypothèses de recherche.....	22

Chapitre 1. Neighbours' breeding success and the sex ratio of their offspring affect the mate preferences of female zebra finches.

Résumé.....	35
Abstract.....	36

Introduction.....	37
Methods.....	39
<i>Subjects</i>	39
<i>Apparatus and experimental procedure</i>	39
<i>Measurement of mate preferences</i>	41
<i>Statistical analyses</i>	42
Results.....	42
<i>Changes in female preferences in relation to breeding performance</i>	42
<i>Adjustment of sex-ratio: causes and consequences</i>	43
Discussion.....	45
Acknowledgements.....	48
References.....	48

Chapitre 2. *Female preferences for generalized traits through mate-choice copying: a game theoretic model.*

Résumé.....	55
Abstract.....	56
Introduction.....	57
The model.....	59
Predictions.....	64
<i>Risk of assessment error and availability of high-quality males</i>	64
<i>Population density, difference in male quality and sample size</i>	66
Discussion.....	67
Acknowledgements.....	70
References.....	70

Chapitre 3. *Mate choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information.*

Résumé.....	75
Abstract.....	76

Introduction.....	77
Methods.....	79
<i>Subjects</i>	79
<i>Test apparatus</i>	80
<i>Procedure and treatments</i>	81
<i>Video stimuli</i>	84
<i>Recording</i>	84
<i>Editing</i>	85
<i>Statistical analyses</i>	86
Results.....	87
Discussion.....	89
Acknowledgements.....	92
References.....	92
1) Conclusions.....	98
a- Utilisation de l'information sociale, par le mécanisme d'imitation, chez les espèces monogames	98
b- Quels que soient les faits détectables, l'information sociale renseigne sur la qualité de la ressource convoitée.....	99
c- Contrairement aux espèces polygames, chez les monogames l'information sociale n'est pas toujours avantageuse.....	100
2) Perspectives de recherche	102
a- Variabilité des réponses comportementales de femelles soumises à une même condition.....	102
b- Hypothèse de la manipulation de la quantité d'androgène déposée dans les oeufs par les femelles.....	104
c- Stimuli utilisés suite à un échec de reproduction pour choisir un nouveau partenaire.....	105
d- Les femelles ont-elles besoin de connaître la qualité du futur partenaire pour divorcer ?.....	106

e- Vers une culture animale	107
f- Effet de l'imitation sur la sélection sexuelle.....	109
3) Implication évolutive	110

LISTE DES TABLEAUX**Introduction.****Chapitre 1.**

Neighbours' breeding success and the sex ratio of their offspring affect the mate preferences of female zebra finches

Chapitre 2.

Female preferences for generalized traits through mate-choice copying: a game theoretic model.

Table I. Definition of the parameters used in the model.....60

Chapitre 3.

Mate choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information.

Conclusion.

LISTE DES FIGURES

Introduction.

Figure 1. Relation entre le succès d'appariement et la fécondité.....5

Figure 2. Schéma général des différentes informations utilisées par les animaux.....11

Chapitre 1.

Neighbours' breeding success and the sex ratio of their offspring affect the mate preferences of female zebra finches

Figure 1. Plan view of the mate choice apparatus.....40

Figure 2. Configuration of the cages in the housing room.....42

Figure 3. Mean preference of females for their breeding partner versus the neighbouring male, for the three different configurations.....44

Figure 4. Difference between the percent of time spent by unsuccessful females in front of their breeding partner versus the neighbouring male before and after reproduction, in relation to the neighbour's fledgling sex ratio.....45

Chapitre 2.

Females' preferences for generalized traits through mate-Choice copying: a game theoretic model.

Figure 1. Expected proportion of selective females in relation to the probability of assessment error (ϵ) when the initial proportion of high-quality males is $x_0=0.1$ or $x_0=0.5$65

Figure 2. Expected proportion of selective females in relation to the breeding success of females paired with a high-quality male (W) when the density of individuals is $d=0.2$ or $d=0.3$66

Figure 3. Expected proportion of selective females in relation to the maximum number of males sampled (T) when the cost of mate assessment is $C_A=0.1$ or $C_A=1$67

Chapitre 3.

Mate choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information.

Figure 1. Plan view of the mate choice apparatus.....81

Figure 2. Experimental procedure used in the experiment.....82

Figure 3. View of the eight videos used to create the ten sequences used to edit sixteen scenes which will in turn be used to edit our final video clips.....84

Figure 4. View of the ten sequences used to create sixteen scenes which will in turn be used to edit final video clips.....85

Figure 5. View of the sixteen scenes used to edit our final video clips.....	85
Figure 6. Examples of video clips used for each step of the experiment.....	87
Figure 7. Change in percentage of time ($\pm 95\%$ CI) observer females spent with the initially non-preferred male according to the type of social information (SI) provided (consistent or inconsistent information).....	88

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

Symboles	Signification
♀	Femelle
♂	Mâle
SI	Information sociale
ISI	Information sociale inadvertante
EPC	Copulation hors-couple
ESS	Stratégie évolutivement stable
°C	Degré Celsius
S	Couple ayant réussi leur reproduction
U	Couple ayant échoué dans leur reproduction
min	Minutes
h	Heures
X	Moyenne
SE	Erreur standard
SEM	Erreur standard de la moyenne
CI	Intervalle de confiance
n	Nombre de femelles testées
N	Nombre de mâles et de femelles : total par sexe
p	Proportion de femelles sélectives
$1-p$	Proportion de femelles copieuses
T	Nombre maximum de partenaires potentiels échantillonnés par les femelles sélectives durant une saison de reproduction
x_t	Proportion de mâles de bonne qualité disponible au temps t
$1-x_t$	Proportion de mâles de mauvaise qualité disponible au temps t
ϵ	Risque d'erreur d'échantillonnage
W	Succès reproducteur moyen d'une femelle associée à un mâle de bonne qualité
w	Succès reproducteur moyen d'une femelle associée à un mâle de mauvaise qualité

C_A	Côut d'échantillonnage
$S_U(t)$	Nombre de femelles sélectives toujours seules au temps t
$S_H(t)$	Nombre de femelles sélectives en couple avec un male de bonne qualité au temps t
$S_L(t)$	Nombre de femelles sélectives en couple avec un male de mauvaise qualité au temps t
$M_U(t)$	Nombre de males encore seuls au temps t
y	Proportion de femelles sélectives en couple avec un male de bonne qualité
C_H	Nombre de femelles copieuses en couple avec un male de bonne qualité
C_L	Nombre de femelles copieuses en couple avec un male de mauvaise qualité
d	Densité des individus
I_S	Succès reproducteur moyen d'une femelle sélective
I_C	Succès reproducteur moyen d'une femelle copieuse
OW	Traitement information incohérente : une femelle modèle choisit un mâle bagué en orange alors que l'autre choisit un mâle bagué en blanc
OO	Traitement information cohérente : les deux femelles modèles choisissent chacune un mâle bagué en orange
WW	Traitement information cohérente : les deux femelles modèles choisissent chacune un mâle bagué en blanc

REMERCIEMENTS

C'est une page particulièrement importante qui se tourne ici, la fin d'un cursus débuté à l'âge de 2 ans et partagé depuis entre Bordeaux, Billère, Luanda, Orthez, Aberdeen, Muret, Toulouse, Pau, Montpellier et finalement Montréal. Dans le grand livre de la vie, au chapitre Université sous la section études de troisième cycle, de nombreuses personnes sont à remercier.

Merci à :

Frédérique Dubois, ma directrice de recherche, pour m'avoir choisi comme première étudiante dans un laboratoire de recherche alors tout juste en gestation. Participer activement à la naissance d'un laboratoire aura été pour moi une expérience particulièrement enrichissante, tant au niveau personnel que scientifique. Merci pour ta présence et ton soutien, particulièrement dans la dernière ligne droite de ce projet. Merci aussi pour m'avoir soutenu financièrement pendant trois ans. Je voudrais également remercier le fond de Bourses en Sciences Biologiques (FBSB) du département des sciences biologiques de l'Université de Montréal, ainsi que la Faculté des études supérieures et postdoctorale (FESP) pour m'avoir octroyé respectivement une bourse de rédaction et une bourse pour étudiante au doctorat en congé de maternité.

Angèle St-Pierre, merci d'être venue rompre la solitude du laboratoire en décidant de mener à bien un projet de maîtrise. Merci pour ta présence et ton soutien dans les moments particulièrement difficiles de ce doctorat, merci pour nos fous rires, nos pleurs, et nos discussions interminables. Merci aux autres membres du laboratoire qui ont suivi, Marie-Claire Desjardins et Karine Larose, mes collègues de bureau, qui auront animés les pauses du midi de ma dernière année de doctorat. Un merci tout particulier à Sophie St-Cyr, stagiaire d'été à l'époque, pour son aide lors de la collecte des données de ma première expérience en laboratoire. Merci donc à toutes pour ces heures partagées au sous-sol, premier puis deuxième étage du pavillon Marie-Victorin.

L'école de Taekwon Do de Valérie Forget et tous ces élèves, pour avoir été mon exutoire trois soirs par semaine pendant toute la durée de ce doctorat. J'ai pu ainsi appliquer une partie du credo du Taekwon Do à ce doctorat parfois difficile moralement : Courtoisie, Intégrité, Persévérance, Contrôle de soi, Courage. Merci à Mèl, ma partenaire d'entraînement, pour m'avoir fait découvrir Juliette et Chocolat et pour avoir su écouter mes

maux. Un merci tout particulier à Fad et son Doumak, pour son support moral inconditionnel. Comme tu le sais déjà, je crois en l'écrivain... celui qui s'essayait.

Tout mon cercle social montréalais sans qui la vie ici n'aurait ni le même goût, ni la même couleur, je ne pourrais pas tous vous citer mais merci à Olivier, Jeff (le king de Val d'or), Guillaume, J-F (Ouellet), Émilie pour m'avoir donné peut être même sans le savoir un peu plus confiance en moi et pour m'avoir fait continuer quand l'envie de tout laisser tomber devenait trop importante. Merci aussi à Julie et sa famille pour les moments de détente dans le Nord et les merveilleux petits repas sur la rue Sauvé.

Un grand merci tout particulier à ma famille (mes parents et mes trois soeurs Kris, Claire et Laura), merci de m'avoir portée et soutenue pendant toute la durée de ce projet. Merci d'être vous, « on choisit pas ses parents on choisit pas sa famille » mais promis juré si j'avais eu le choix je n'aurais choisit nul autre que vous. Merci pour toutes vos discussions, vos encouragements et votre temps. Je vous aime tous très fort. Merci pour les valeurs que vous m'avez inculquées et qui maintenant me façonnent. Les filles, merci pour tout.

Finalement, merci à la personne la plus importante pour moi et sans qui ce travail n'aurait peut être jamais vu le jour, Rom ma plus belle rencontre, ma force, mon pilier...ma vitamine. Merci d'avoir toujours cru en moi, de n'avoir jamais douté de mes capacités et de m'avoir toujours défendue et encouragée dans mes choix. Un nouveau chapitre nous attend maintenant et je suis particulièrement fière de l'écrire avec toi.

*A la p'tite puce
actuellement artiste d'un certain profil
sous mon nombril
Merci d'avoir patienté jusqu'au dépôt
Nous t'attendons avec impatience maintenant...*

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cette thèse a pour but d'apporter une contribution à un domaine de recherche émergeant en écologie comportementale, celui de l'utilisation de l'information sociale. Il s'agit d'un sujet très vaste qui devrait devenir un des pivots de la recherche en écologie comportementale puisqu'il touche tous les axes de cette discipline, à savoir: l'approvisionnement social, le choix d'un opposant, le choix d'un habitat et également le choix d'un partenaire de reproduction. Ainsi, j'ai choisi dans le cadre de mon doctorat d'étudier l'information sociale dans le contexte particulier du choix de partenaire. Plus précisément j'ai voulu évaluer les effets que pouvait avoir cette information sur le choix d'un partenaire reproducteur et sur le maintien des couples chez les oiseaux monogames (Encart 1).

Avant de présenter les trois chapitres sous forme d'article qui constituent mon doctorat, il me semblait primordial d'aborder à la fois les notions de sélection sexuelle, de choix du partenaire et d'information sociale.

1) Sélection sexuelle et choix du partenaire chez les espèces monogames

a- La sélection sexuelle

Darwin (1871) fut le premier à proposer l'existence d'un processus complémentaire à la sélection naturelle, la sélection sexuelle, pour expliquer l'évolution de certains traits phénotypiques coûteux et donc *a priori* désavantageux pour les mâles comme la queue du paon (*Pavo cristatus*). Pourtant ce n'est qu'au cours du XX^{ème} siècle que la sélection sexuelle est acceptée comme mécanisme à part entière, notamment grâce aux travaux de Fisher (1930) qui applique des méthodes statistiques à la génétique des populations et ceux de Trivers dans les années 1970 sur l'investissement parental. La sélection intra et inter-sexuelle sont les deux composantes, non exclusives, du processus de sélection sexuelle.

ENCART 1: La monogamie

La monogamie n'est pas le régime de reproduction le plus fréquent à l'échelle du règne animal. Cependant, chez les oiseaux 92% des espèces utilisent ce régime d'appariement (Lack, 1968).

Dans les années 1980, grâce à la biologie moléculaire, l'existence de copulations hors-couple chez les oiseaux monogames est mise en évidence (voir Birkhead et Møller, 1992 pour une synthèse). Cette découverte a permis de redéfinir la monogamie en séparant monogamie sexuelle et monogamie sociale. La monogamie sexuelle, ou monogamie stricte, implique que tous les jeunes produits sont les descendants génétiques des deux membres du couple. Elle implique donc une relation exclusive entre deux partenaires. On parle en revanche de monogamie sociale lorsque les deux partenaires forment une association pour élever les jeunes. De façon plus globale, Cézilly et Nager (1995) définissent la monogamie avienne comme un continuum allant d'espèces formant des couples de longue durée avec des relations exclusives à des espèces présentant de forts taux de divorce et un niveau élevé de fertilisation hors-couple (EPF). Le terme « divorce » est utilisé lorsque, dans un couple, au moins un des deux partenaires quitte l'autre pour un partenaire différent alors que les deux membres du couple sont encore vivants et présents dans la population (Choudhury, 1995 ; Ens et al. 1993).

Pour accéder à un ou plusieurs partenaires, les individus du même sexe entrent en compétition. Il s'agit le plus souvent d'une compétition entre mâles aboutissant à l'élaboration de caractères sexuels secondaires. On parle alors de sélection intra-sexuelle. La sélection inter-sexuelle correspond, quant à elle, au choix des individus pour un partenaire de sexe opposé ayant les attributs les plus attrayants (physiques ou comportementaux). Les deux sexes peuvent être sélectifs ; cependant, le plus souvent ce sont les femelles qui choisissent les mâles. Les différents objectifs de mon doctorat s'articuleront donc autour du choix des femelles.

Un des phénomènes à l'origine de la sélection sexuelle est l'anisogamie. Pour une même quantité de ressources, les femelles vont produire beaucoup moins de gamètes que les mâles. De ce fait, la production limitée d'ovules contraint les femelles à être généralement plus sélectives que les mâles dans leur choix de partenaires. Les mâles, eux, n'étant pas limités par la quantité de leurs gamètes, cherchent à maximiser le nombre de partenaires pour augmenter leur succès reproducteur. Dans un tel contexte, n'importe quel attribut devrait être avantageux du moment qu'il permet d'augmenter l'accès à un partenaire. Or, la sélection sexuelle est le processus qui favorise l'évolution de traits conférant un avantage à la reproduction (Darwin, 1871).

Selon le principe de Bateman (1948), la force de la sélection sexuelle dépend de la relation entre le succès d'appariement et la production de jeunes. Suite à une expérience menée chez les drosophiles (*Drosophila melanogaster*), Bateman (1948) montre que cette relation est en général plus importante chez les mâles (Figure 1). Deux concepts peuvent expliquer que la sélection sexuelle soit plus prononcée chez les mâles que chez les femelles : celui de l'investissement parental de Trivers (1972) et celui de la sex-ratio opérationnelle de Emlen et Oring (1977). En effet, le parent qui investit le plus dans les jeunes devrait voir son habileté à investir ultérieurement dans d'autres descendants diminuer (Trivers, 1972). Ceci expliquerait que la sélection sexuelle soit alors plus forte dans le sexe qui investit le moins, en général les mâles. Cependant, ce concept n'explique pas la variation d'intensité de la sélection sexuelle observée entre mâles et femelles parmi les espèces pour lesquelles les soins parentaux

sont uniquement assurés par les mâles. Par exemple, chez les épinoches, bien que les soins soient uniquement prodigués par les mâles, ces derniers ont un potentiel reproducteur plus élevé que les femelles. Ceci peut alors biaiser la sex-ratio opérationnelle (ratio mâles sur femelles parmi les individus en âge de se reproduire) en faveur des mâles. Il en découle une augmentation de la compétition intra-sexuelle chez les mâles et, consécutivement une intensification de la sélection sexuelle parmi ce sexe (Emlen & Oring, 1977).

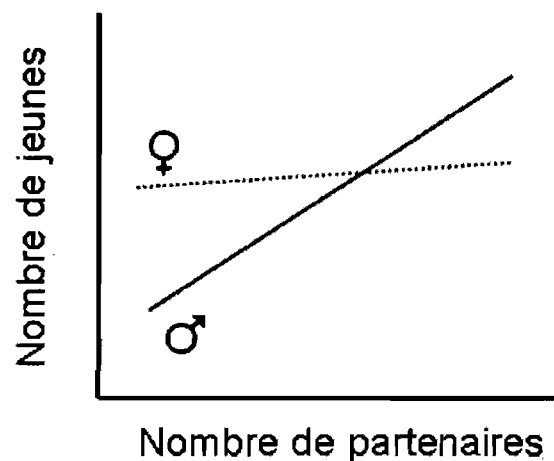


Figure 1 : Relation entre le succès d'appariement et la fécondité. Schéma adapté du gradient de sélection sexuelle obtenu par Bateman (1948) sur les drosophiles. La ligne pleine représente le degré de sélection des mâles et la ligne en pointillés représente le degré de sélection des femelles.

Ainsi, la sélection sexuelle va favoriser, chez les mâles, l'élaboration de caractères sexuels secondaires, qu'ils soient utilisés lors de rencontres agressives entre deux individus de même sexe (sélection intra-sexuelle) ou employés dans un comportement de cour pour attirer les femelles (sélection inter-sexuelle) (Kodric-Brown & Brown, 1987). Les femelles, elles, vont utiliser ces caractères pour choisir leur partenaire potentiel.

b- Évolution des préférences des femelles pour des traits portés par les mâles

C'est la préférence des femelles pour certains caractères sexuels secondaires qui va guider leur choix de partenaire. Les préférences procurent aux femelles des bénéfices directs ou indirects mais peuvent également ne leur procurer aucun bénéfice. (Andersson & Iwasa, 1996).

En nature les caractères sexuels secondaires des mâles reflètent bien souvent leur habileté à fournir des avantages matériels tels que : des territoires de bonne qualité, de la nourriture, des soins parentaux, ou encore une protection contre des intrus ou des prédateurs (Simmons, 1990; Ivy et al., 1999; Heller et al., 2000; Møller & Jennions, 2001). Ainsi les préférences des femelles pour ces ornements peuvent avoir un effet direct sur leur fécondité et la survie de leurs jeunes. Les préférences peuvent également avoir un effet indirect sur la fécondité des femelles en jouant plutôt sur la fécondité de leurs descendances (Bon gènes, Hypothèse du fils sexy). Enfin, il peut également arriver que la préférence des femelles précède l'existence de traits secondaires chez les mâles, ne leur procurant alors aucun avantage particulier. Cette préférence peut évoluer grâce au processus de la sélection naturelle pour d'autres raisons que le choix d'un partenaire. Ainsi, les femelles peuvent être prédisposées à préférer certains stimuli en rapport avec l'approvisionnement, la qualité de l'habitat, la détection de prédateurs ou encore la migration (Ryan, 1997). Les mâles qui développent les traits exploitant ce biais, sont alors favorisés lors du choix de partenaire et possèdent un meilleur succès que les autres. C'est ce que l'on appelle l'exploitation sensorielle (Endler & Basolo, 1998; Andersson & Simmons, 2006).

Deux modèles peuvent expliquer l'évolution de telles préférences : le modèle d'emballage Fisherien (Fisher, 1930; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982) et celui des bons gènes (Zahavi, 1975; Hamilton & Zuk, 1982; Harvey & Bradbury, 1991; Maynard-Smith, 1991). Le modèle du processus d'emballage Fisherien suppose

que la variance, à la fois des préférences des femelles et des traits portés par les mâles, repose sur une composante génétique. Ainsi, une femelle qui choisit un mâle possédant un trait particulier, produit des filles et des fils porteurs, à la fois d'allèles codant pour la préférence et d'allèles codant pour le trait porté par le père. L'existence d'un déséquilibre de liaison fait en sorte que les préférences vont évoluer en réponse à l'évolution des caractères. S'en suit alors un processus d'emballement (Lande, 1981; Pomiankowski, 1988). Cet emballement s'arrête quand le coût pour produire des caractères de plus en plus exagérés pour les mâles est supérieur aux bénéfices d'être choisi par une femelle. Au départ, les préférences peuvent conférer ou non un avantage aux femelles en termes de fécondité (Fisher, 1930).

L'hypothèse des bons gènes suppose quant à elle, que des signaux phénotypiques ou comportementaux comme la qualité du plumage ou les parades sont un reflet honnête de la qualité génétique des mâles (Williams, 1966; Zahavi, 1975; Zahavi, 1977; Hamilton & Zuk, 1982; Johnstone, 1995). Le développement de ces ornements affecte la survie des mâles et on suppose alors que leur aptitude à survivre est un caractère héritable (Principe du handicap : Zahavi, 1975 et hypothèse de Hamilton et Zuk, 1982). Ainsi, selon l'hypothèse des bons gènes, seuls les mâles de bonne qualité peuvent exhiber de tels caractères, et les femelles se basent alors sur la taille des ornements pour faire leur choix (Andersson & Simmons, 2006). Pour que l'hypothèse fonctionne, il faut également une corrélation génétique entre la préférence des femelles et les bons gènes des mâles.

Quels que soient les bénéfices que les femelles en retirent, pour qu'une préférence aboutisse à un choix désiré, il faut que les individus aient une perception juste des différentes possibilités qui s'offrent à eux, d'où l'importance de savoir comment les femelles perçoivent leur environnement. Dans le domaine particulier du choix de partenaire les individus peuvent choisir un partenaire possédant un certain phénotype mais ils peuvent également choisir un site de reproduction ou territoire. Alatalo et al. (1986) ont montré que les femelles gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) choisissaient plutôt des sites de nidification en fonction de leurs caractéristiques plutôt qu'en fonction du phénotype des mâles. Cependant, puisqu'il

Il y a de fortes chances pour que les individus de bonnes qualités se retrouvent sur des sites de bonnes qualités et comme dans le cadre de ce doctorat les expériences sont toutes menées en laboratoire, la référence au choix de partenaire désigne essentiellement un choix fait par rapport à un partenaire d'un certain phénotype ou avec une certaine expérience de reproduction.

c- Choix du partenaire chez les espèces monogames

Afin de prendre la décision qui maximisera le mieux leur aptitude biologique individuelle, les animaux doivent estimer, le plus adéquatement possible, la qualité de différents paramètres : lieu de reproduction, parcelle de nourriture, territoire, opposants, partenaire reproducteur, etc.

Le choix du partenaire est une étape particulièrement importante. Grâce à un choix optimal, les individus, en l'occurrence les femelles, augmentent leur aptitude phénotypique ainsi que celle de leurs jeunes. Chez les espèces monogames, ce choix est d'autant plus important que les partenaires potentiels sont une ressource épuisable. Une fois choisi, l'individu en question n'est plus disponible pour le reste de la population en quête d'un partenaire reproducteur. Dans l'idéal, les individus devraient choisir leur partenaire après avoir acquis une connaissance parfaite de toutes les possibilités qui s'offrent à eux. C'est en effet le seul moyen de sélectionner le meilleur partenaire de la population (Choudhury, 1995). Cependant, choisir un partenaire de reproduction est une tâche coûteuse en termes de temps et d'énergie passés à chercher puis à échantillonner les candidats potentiels (Andersson et Iwasa, 1996). Dans la nature, du fait de la compétition entre individus de même sexe pour l'accès aux meilleurs partenaires et du fait des contraintes de temps, les individus basent leur choix sur une connaissance incomplète et un accès limité aux partenaires potentiels (Luttbeg, 2002). Ainsi, le choix qu'ils font est souvent un choix sous-optimal (Sullivan, 1994; Choudhury, 1995). Or, les individus qui font de mauvais choix se reproduisent moins bien et ont donc un fort potentiel d'amélioration de leur

statut reproducteur, soit en divorçant, soit en sollicitant des copulations hors-couple. Bien que l'occurrence des divorces puisse être expliquée par plusieurs hypothèses indépendantes du succès reproducteur des couples (Hypothèse de la perte accidentelle : Owen et al. 1988 ; Hypothèse de l'intrusion d'un troisième individu : Ens et al. 1993, Hypothèse de la fidélité au site de reproduction et Hypothèse des chaises musicales : Dhondt & Adriaensen, 1994), plusieurs auteurs suggèrent que les oiseaux monogames devraient utiliser leur performance reproductrice pour décider ou non de divorcer. En effet, un divorce est une décision optimale si l'individu qui l'initie obtient un succès reproducteur supérieur à celui qu'il aurait obtenu en conservant son précédent partenaire (voir Choudhury, 1995 pour une synthèse ; Hypothèse d'incompatibilité : Coulson, 1966 ; Hypothèse de la meilleure option : Ens et al., 1993). Les divorces devraient être plus fréquents après un échec de reproduction, cependant on retrouve des résultats contradictoires par rapport à cette prédiction (Hatchwell et al., 2000; Dubois & Cézilly, 2002; Naves et al., 2006). Une explication serait que les individus, en plus d'utiliser leur propre succès reproducteur, utiliseraient aussi celui des autres pour prendre leur décision. L'effet du succès reproducteur (individuel ainsi que celui des voisins) sur le maintien des couples fera donc l'objet de mon premier chapitre de thèse. Pour qu'un changement de partenaire soit avantageux, il est nécessaire d'avoir une connaissance complète des différentes possibilités. Ainsi, afin d'améliorer l'acquisition d'information sur les partenaires potentiels sans passer plus de temps à échantillonner, une des solutions possibles est d'utiliser l'information sociale (SI).

2) L'information sociale dans le contexte de choix du partenaire

a- Le concept d'information sociale en écologie comportementale

En écologie comportementale, l'information sociale est une information produite par d'autres individus ayant les mêmes besoins écologiques que l'observateur (Danchin et al., 2004). Cette information peut être sélectionnée pour servir de communication entre individus, on parle alors de signaux (Dall et al., 2005). Elle peut également être transmise par inadvertance sous forme d'indices, on parle alors d'information sociale inadvertante (ISI). Dans ce dernier cas, les individus qui fournissent l'information le font sans intention de la transmettre (Figure 2). Plusieurs études démontrent l'utilisation d'ISI chez un grand nombre d'espèces pour décider qui, quoi, quand manger, avec qui, quand et où se reproduire, ou encore avec qui coopérer (Galef, 1996; Galef & Giraldeau, 2001; Brown & Laland, 2003; voir Kendal et al. 2005 pour une synthèse; Bshary & Gutter, 2006).

Quel que soit le domaine, le mécanisme d'utilisation d'information sociale nécessite dans un premier temps que les individus détectent des faits, puis dans un second temps, que ces faits leur fournissent des renseignements sur la ressource convoitée. Les faits peuvent se présenter sous différentes formes: soit l'individu n'a accès qu'à la présence ou l'absence d'individus modèles; soit à l'interaction entre un individu modèle et la ressource convoitée; soit il a accès à la fois à l'interaction et à la conséquence de cette interaction. Dans les deux premiers cas on parlera d'indices indirects de performance alors que dans le troisième cas on parlera d'indices directs de performance. Par la suite, pour comprendre les décisions prises, il faut savoir quels renseignements chacun des faits détectables fournissent à l'individu focal (Encart 2).

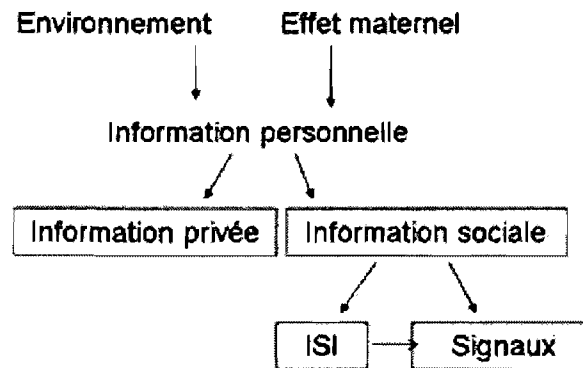


Figure 2. Schéma général des différentes informations utilisées par les animaux.

L'information personnelle, extraite de l'environnement ou issue d'effets maternels, est appelée information privée lorsqu'elle n'est pas partagée avec d'autres individus. En revanche, si elle est partagée on parle d'information sociale. ISI correspond à l'Information Sociale transmise par Inadvertance alors que les signaux sont sélectionnés et servent de véritable communication. ISI peut éventuellement se transformer en signaux par le biais de mécanismes tels que « l'indiscrétion » et la « réputation ».

Les processus de sélection opèrent toujours dans le sens des individus qui prennent les décisions les plus optimales pour leur aptitude phénotypique. Or, pour prendre une décision optimale, les individus doivent estimer au mieux les paramètres sociaux et environnementaux qui les entourent. Seule une estimation juste de la qualité des faits détectables permettra aux individus de donner la réponse comportementale nécessaire à la maximisation de leur aptitude. Tout fait détectable utilisé dans une prise de décision devrait donc informer sur la qualité de la ressource convoitée (Encart 2). En effet, bien qu'il soit logique de penser qu'un individu ait accès à une information plus complète et donc plus fiable lorsqu'il base sa décision sur des indices directs de performance, il serait faux de croire que les indices indirects de performance (comme la seule présence ou la seule interaction d'un individu modèle et de sa ressource) ne renseignent pas sur la qualité de la ressource convoitée. Prenons l'exemple du processus d'attraction sociale, basé sur la présence de congénères. Il renseigne, *a priori*, sur la présence/absence d'une ressource. Néanmoins, il pourrait indirectement renseigner sur la qualité de cette même

ressource si par exemple les premiers individus modèles qui ont attiré les autres, ont fait leur choix via un processus qui renseignait sur la qualité de cette ressource (Lotem & Winkler, 2005). Par la suite, les autres individus ont pu « supposer » que la présence de congénères proches d'une ressource plutôt que d'une autre renseignait sur sa qualité.

Les indices indirects de performance peuvent donc laisser entrevoir des performances futures et ainsi renseigner indirectement sur la qualité de la ressource. La présence d'indices directs de performance n'est donc pas indispensable pour renseigner sur la qualité d'une ressource ou pour percevoir et retransmettre une information de façon fiable. En revanche, la flexibilité des individus, leurs capacités cognitives et les facteurs environnementaux (sociaux, écologiques) le sont. La catégorisation actuelle de l'ISI, selon laquelle seule l'information publique (basée sur les performances des congénères) serait fiable et renseignerait sur la qualité de la ressource (Danchin et al., 2004; Dall et al., 2005), est donc à revoir (Encart 3). En faisant dorénavant la supposition que toute information sociale renseigne potentiellement sur la qualité d'une ressource mais à des degrés de fiabilité variables, on redonne toute son importance à la notion de fiabilité et aux facteurs susceptibles de l'influencer. Or, c'est cette fiabilité qui va déterminer les coûts associés à l'acquisition et l'utilisation d'information sociale et donc déterminer l'intérêt d'utiliser cette information comparativement à une information privée (Valone & Templeton, 2002; Danchin et al., 2004; Koops, 2004; Laland et al., 2005).

Dans le cadre précis du choix du partenaire, se baser sur les préférences des autres individus pourrait non seulement être un gain de temps pour les jeunes femelles inexpérimentées dans leur quête d'un premier partenaire reproducteur, mais cette information sociale permettrait également à des femelles expérimentées de réduire les risques de divorcer ou de solliciter des copulations hors-couple (EPC) au détriment d'un partenaire de moins bonne qualité (Dugatkin & Godin, 1992, 1993; Gibson & Höglund, 1992; Pruett-Jones, 1992; Dugatkin, 1996). L'information sociale pourrait alors soit être basée sur le succès reproducteur des autres couples de la population (Chapitre 1), soit sur la simple interaction entre un mâle et une femelle

(Chapitre 3). De plus, les femelles pourraient décider soit de choisir le même partenaire que leurs congénères (Chapitre 1), soit de choisir un partenaire possédant les mêmes caractéristiques que ceux choisis préalablement par leurs congénères (Chapitre 2 et 3).

b- États des connaissances sur l'information sociale et le mécanisme d'imitation dans un contexte de choix du partenaire

Pendant longtemps les études en sélection sexuelle ont d'abord été centrées sur le choix des femelles pour des mâles possédant des ornements coûteux. Elles supposaient que les femelles évaluaient la qualité d'un mâle dépendamment des bénéfices que le mâle était en mesure de leur apporter (voir Bateson, 1983 pour une synthèse ; Bakker, 1993; Houde, 1994; Petrie, 1994; Wilkinson & Reillo, 1994; Gray & Cade, 1999; Møller & Alatalo, 1999; Wedell & Tregenza, 1999; Brooks, 2000) et indépendamment de celui des autres femelles. Cependant, plus récemment des études ont proposé que les femelles ne choisissent pas leur mâle de façon indépendante mais que leur expérience sociale pouvait influencer leur choix, notamment grâce au mécanisme d'imitation (Gibson & Höglund, 1992; Galef & White, 2000; Westneat et al., 2000). Selon ce mécanisme, la probabilité qu'une femelle donnée choisisse un mâle donné est augmentée si cette femelle a l'opportunité d'observer ce mâle interagir avec une autre femelle (Dugatkin & Godin, 1992, 1993; Gibson & Hoglund, 1992; Dugatkin, 1998; Galef & White, 1998; Witte & Ryan, 1998, 2002; White & Galef, 2000; Witte & Noltmeier, 2002).

ENCART 2 : L'information sociale par inadvertance (ISI)

Faits détectables :

Présence/Absence d'un individu modèle (a)	Interaction entre l'individu modèle et la ressource (b)	Interaction plus conséquence du choix de l'individu modèle (c)
--	---	--

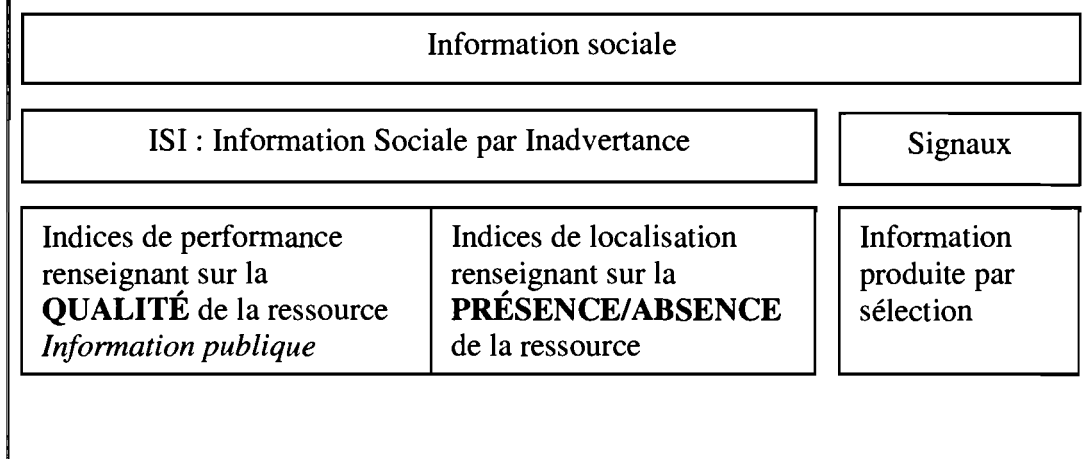
- Les faits détectables appartenant à la catégorie a et b sont considérés comme des indices indirects de performance alors que ceux appartenant à la catégorie c sont considérés comme des indices directs de performance.
- **Tous les faits renseignent sur la qualité de la ressource mais avec une fiabilité variable**

Du fait détecté au choix effectué :

- **PERCEPTION** des faits :
Elle dépend des capacités physiques des individus, des facteurs environnementaux (sociaux et écologiques) et des capacités cognitives.
- **ANALYSE & MÉMORISATION** :
Elles dépendent des capacités cognitives des individus et des facteurs environnementaux.
- **DÉCISION & CHOIX¹** :
 - Ils dépendent de la présence ou non des individus modèles lors du choix et des capacités des individus à faire selon les circonstances l'association entre le modèle et le choix.
 - Ils dépendent également des capacités des individus à faire l'association entre la conséquence et le choix. Ces capacités auront besoin d'être plus ou moins poussées selon les faits détectés, certains donnant des indices explicites sur l'association (c) alors que d'autres nécessitent une analyse et une mémorisation plus poussées (a et b).
 - Finalement, ils dépendent de la flexibilité des individus. Pour faire un choix optimal en fonction de différentes conditions, les individus doivent faire preuve d'une certaine flexibilité pour ajuster leur comportement en conséquence.

¹ : décision et choix sont un peu différents puisque deux décisions différentes peuvent mener à un même choix par erreur ou à cause de capacités physiques différentes et inversement deux décisions identiques peuvent mener à deux choix différents pour les mêmes raisons.

ENCART 3 : Information sociale telle que définie dans la littérature par Danchin et al. 2004. (adapté de Danchin et al. 2004).



i. Acquisition sociale d'une préférence

L'intérêt pour l'imitation a été en partie stimulé par des études de terrain portant sur des oiseaux et mammifères dont les mâles se regroupent en lek, ou arène de reproduction, comme chez les daims (*Dama dama*), tétra lyre (*Tetrao tetrix*) et tétras des armoises (*Centrocercus urophasianus*) (Clutton Brock et al., 1988, 1989; Gibson et al., 1991; Höglund et al., 1995). Dans les leks, les mâles parquent longtemps très proches les uns des autres sur des territoires appelés arènes de reproduction que les femelles visitent dans le seul but de trouver un partenaire. Une forte homogénéité au niveau du choix des femelles visitant une arène de reproduction est en général observée. Ainsi, l'imitation serait une hypothèse intéressante pour expliquer ces observations car cette stratégie peut effectivement générer un fort degré d'unanimité dans le choix des femelles (Gibson & Höglund, 1992).

D'un point de vue empirique, la première étude expérimentale ayant démontré de façon rigoureuse le mécanisme d'imitation du choix de partenaire est l'étude de Dugatkin sur les guppys (*Poecilia reticulata*) en 1992. En utilisant un dispositif

classique de choix de partenaire, à deux chambres, il montre que les femelles testées préfèrent les mâles préalablement observés courtisant une femelle modèle. Grâce à une série de six expériences, il montre que ces préférences sont le fruit d'une imitation directe des femelles et ne sont ni dû à des phénomènes d'attraction sociale ou d'attraction pour un site, ni à un changement de comportement de la part des mâles suite à une interaction mâle-femelle modèle. Les femelles testées sont capables de se souvenir quel mâle courtisait une femelle modèle et de faire leur choix en conséquence. Des évidences empiriques de l'imitation existent chez d'autres espèces de poissons comme par exemple le mollies voile (Witte & Ryan, 2002) et également chez des oiseaux polygames comme les tétras des armoises (*Centrocerus urophasianus*) (Gibson et al., 1991), les tétra lyre (*Tetrao tetrix*) (Höglund et al., 1995), et la caille du Japon (*Coturnix japonica*) (White & Galef, 2000).

Chez les espèces monogames en revanche, seulement deux études ont été menées concernant l'acquisition d'une préférence pour un mâle en particulier (Doucet et al., 2004; Swaddle et al., 2005). La première indique que certains aspects dans le comportement d'une femelle peuvent être influencés par l'observation d'une femelle modèle mais l'étude n'obtient pas de résultats probants quant à l'occurrence d'imitation (Doucet et al., 2004). La seconde étude démontre, lors d'une première expérience, que les femelles diamants mandarins préfèrent de façon significative les mâles observés pendant 2 semaines en présence d'une femelle modèle (Swaddle et al., 2005). Ce résultat suggère que chez les espèces monogames, l'imitation devrait être limitée au cas où les individus ne sont pas restreints par le temps. Lors des deux expériences (Doucet et al., 2004; Swaddle et al., 2005), l'utilisation d'information sociale amenait les femelles à choisir un mâle déjà associé à une femelle, reflétant ainsi le cas particulier des copulations hors couple. Or, les femelles étant inexpérimentées, il est plus probable qu'elles cherchaient alors un partenaire social et n'avaient donc pas d'intérêt économique à utiliser une telle stratégie.

D'un point de vue théorique, un seul modèle a été développé chez les espèces monogames (Dubois, 2007). Il s'agissait d'étudier les conditions écologiques pour lesquelles l'imitation du choix d'un partenaire, dans un but de solliciter des

copulations hors-couple, pouvait être avantageux pour les femelles. Le modèle prédit que malgré des coûts importants d'échantillonnage, l'imitation n'est pas toujours avantageuse.

En revanche, de nombreuses analyses théoriques de l'évolution de l'imitation ont été menées chez les espèces formant des leks pour examiner comment l'imitation pourrait évoluer et être maintenue dans une population (Losey et al., 1986; Gibson & Höglund, 1992; Pruett-Jones, 1992; Dugatkin & Höglund, 1995; Stöhr, 1998; voir Kendal et al. 2005 pour une synthèse). Contrairement à celui développé chez les monogames, tous ces modèles trouvent que quelles que soient les conditions, l'imitation et le choix indépendant de partenaire sont des stratégies mixtes, c'est-à-dire qu'elles devraient toujours coexister dans la population.

Les études développées jusqu'à présent, qu'elles soient théoriques ou empiriques, ont été menées presque uniquement sur des espèces polygames. Une des explications viendrait du fait que l'imitation du choix du partenaire chez les espèces monogames est un mécanisme dont les bénéfices sont plus difficiles à concevoir. En effet, la monogamie faisant référence à une association entre un mâle et une femelle, les femelles monogames ne peuvent partager un partenaire. Dans ces conditions le seul cas pour lequel un tel mécanisme serait utile et bénéfique est celui des copulations hors-couple (Doucet et al., 2004; Dubois, 2007). Alternativement, les femelles monogames pourraient observer le choix de leurs congénères et préférer ensuite les mâles présentant le même phénotype. Ce mécanisme d'imitation correspond à la généralisation des préférences.

ii. Généralisation des préférences socialement acquises

Une étude menée chez une espèce polygame a ouvert la voie aux études chez les espèces monogames. Godin et al. (2005) ont montré que chez les guppys de Trinidad (*Poecilia reticulata*), une femelle qui a copié le choix d'une autre femelle pour un mâle plus brillant ou plus terne peut, plus tard, si elle se retrouve en présence de

plusieurs mâles, généraliser et exprimer cette nouvelle préférence à d'autres mâles. Or, la mise en évidence de l'imitation d'une préférence pour un trait plutôt que pour un mâle en particulier est très intéressante. Elle nous permet de faire des hypothèses sur les avantages de l'utilisation d'information sociale lors du choix du partenaire chez les espèces monogames. Ce mécanisme permettrait entre autres aux femelles de choisir un partenaire de qualité sans avoir à échantillonner et sans avoir à partager les bénéfices d'un tel choix avec d'autres femelles.

Actuellement, une seule étude empirique a été menée sur cette question (Swaddle et al., 2005). Elle montre que les femelles diamants mandarins peuvent généraliser la préférence d'un trait présent chez un mâle à de nouveaux mâles (Swaddle et al., 2005). Cependant, le fait qu'il faille deux semaines d'observation pour obtenir un changement de préférence laisse supposer que ce mécanisme devrait être limité chez les monogames à des espèces dont la saison de reproduction ne constitue pas une contrainte de temps importante.

D'un point de vue théorique, aucune étude menée chez les espèces monogames ne permet de faire de prédiction sur l'évolution et le maintien du processus de généralisation d'une préférence socialement acquise. Pourtant, la généralisation des préférences est la seule stratégie qui permet aux individus de réduire les coûts liés à l'échantillonnage personnel tout en maintenant les bénéfices de s'associer à un partenaire de bonne qualité lors d'un premier choix ou suite à un changement de partenaire. Selon ce mécanisme, l'imitation pourrait être avantageuse pour de jeunes femelles inexpérimentées ou encore pour des femelles expérimentées qui désirent changer de partenaire sans risque d'échouer une nouvelle fois dans leur reproduction.

Qu'il s'agisse du mécanisme d'acquisition simple d'une préférence, de façon sociale, ou du mécanisme de généralisation d'une préférence socialement acquise, les études empiriques et théoriques ont mis en avant l'avantage de l'imitation lorsque l'acquisition d'information privée est coûteuse. Notamment, imiter serait bénéfique lorsque la qualité des partenaires potentiels est relativement semblable, rendant ainsi plus difficile la discrimination entre plusieurs possibilités (Dugatkin, 1992; Dugatkin

& Godin, 1992). Le modèle développé par Stöhr en 1998 prédit également que l'imitation n'est avantageuse que lorsque les capacités de discrimination des femelles sont différentes. Les femelles ayant le plus de difficultés à différencier entre deux qualités de mâles devraient alors attendre et copier le choix des femelles plus expérimentées. Finalement, tous les modèles s'accordent à dire que la contrainte de temps est un des facteurs déterminants dans l'utilisation d'information sociale. Ainsi, imiter le choix des autres serait avantageux à deux titres : accéder à un partenaire de meilleure qualité et diminuer les coûts liés à l'échantillonnage, notamment en termes de temps investi. Il serait donc avantageux d'utiliser l'information sociale pour réduire les coûts associés à une information privée.

c- Importance de la prise en compte des coûts associés à l'information sociale

Dans le contexte d'imitation du choix du partenaire, il n'est pas rare que l'information privée et l'information sociale soient conflictuelles. En effet, une des façons de montrer que les femelles peuvent acquérir de nouvelles préférences est de prouver qu'elles peuvent, selon les conditions, renverser leurs préférences acquises de façon privée pour une préférence acquise socialement. Les modèles d'information sociale supposent que les individus accordent la même importance aux deux types d'information (Clark & Mangel, 1984; Valone, 1989; Valone & Giraldeau, 1993). Cependant, les poids attribués à chacune devraient varier selon les conditions (van Bergen et al., 2004). Ainsi, des femelles inexpérimentées devraient accorder plus d'importance à l'information sociale qu'à leur propre information (Nordel & Valone, 1998). Le même schéma devrait être suivi dans une situation où le temps exerce une contrainte particulièrement importante. On pourrait donc s'attendre à ce que les individus ajustent leur stratégie en fonction de la fiabilité de chacune des informations disponibles. Pour cela, ils doivent avoir non seulement connaissance des coûts liés à l'acquisition et à l'utilisation d'information privée, mais également avoir

connaissance de ceux liés à l'acquisition d'information sociale. C'est alors seulement qu'ils pourraient estimer l'intérêt économique d'utiliser l'une ou l'autre des informations et pourraient choisir la plus avantageuse des deux.

Néanmoins, on note que peu d'études ont été menées sur les coûts liés à l'acquisition et l'utilisation d'information sociale. Seules certaines études menées dans un contexte d'approvisionnement et d'apprentissage de nouvelles tâches ont analysé l'effet de différents facteurs environnementaux, comme le temps, la densité ou les interactions entre individus, sur l'intérêt économique des individus à utiliser l'information sociale (Lefebvre & Giraldeau, 1994; Nicol & Pope, 1994; Galef & Allen, 1995; Galef & Whiskin, 2001; Fernandez-Juricic & Kacelnik, 2004; van Bergen et al., 2004). Dans un contexte de choix du partenaire en revanche, aucune étude à ma connaissance ne tient compte des coûts associés à l'information sociale. Pourtant, cette information peut être coûteuse, particulièrement chez les espèces monogames, puisque chaque fois qu'un partenaire reproducteur est choisi par une femelle, il n'est plus disponible pour les autres femelles de la population. Les mâles étant une ressource limitante, le plus gros coût associé à l'utilisation d'information sociale pour les femelles est alors de ne pas se reproduire; soit parce qu'il n'y a plus de mâles préférés disponibles dans la population, soit parce que la densité de la population est trop faible pour permettre à une femelle copieuse d'observer le choix d'autres femelles. Ainsi, dans le second chapitre de ma thèse, je présente un modèle de théorie des jeux développé et adapté au cas des espèces monogames qui tient compte des coûts liés à l'utilisation d'information sociale. Considérer ces coûts devrait modifier certaines prédictions des modèles théoriques actuels. Notamment, l'utilisation d'information sociale pourrait s'avérer moins avantageuse et donc moins fréquente chez les espèces monogames que chez les espèces polygames, ce qui expliquerait la difficulté à démontrer l'existence d'un tel phénomène chez les espèces monogames.

D'un point de vue empirique, un facteur qui pourrait jouer sur l'intérêt économique d'utiliser l'information sociale et qui pourrait expliquer que l'imitation soit moins fréquente chez les espèces monogames que polygames serait la cohérence

des femelles modèles dans leur choix de mâles. En effet, du fait que chez les espèces monogames, l'association entre un mâle et une femelle continue après la copulation, les femelles qui cherchent des partenaires ont souvent l'opportunité d'observer la décision de plusieurs autres femelles simultanément. La capacité d'imiter, devrait alors dépendre en partie du nombre de femelles modèles qu'elles observent et de leur niveau de cohérence dans leur choix. Or, lorsqu'il s'agit de choix de partenaire, les femelles peuvent avoir des préférences individuelles relativement différentes (Forstmeier & Birkhead, 2004). Dans ce cas, l'incohérence de l'information sociale produite pourrait rendre l'utilisation de cette information inutile. Actuellement, la question de l'ajustement des individus à l'information privée et à l'information sociale dépendamment des circonstances (van Bergen et al., 2004) n'a pas été posée dans un contexte de choix du partenaire. Ce sera donc le sujet de mon troisième chapitre de thèse.

3) Modèle biologique, objectifs et hypothèses de recherche

Le but de ce doctorat est d'étudier l'utilisation d'information sociale et ses effets sur le choix du partenaire et le maintien des couples chez les espèces monogames, en utilisant à la fois une approche théorique et une approche empirique. Ainsi, cette thèse s'articule autour d'un modèle de théorie des jeux et de deux expériences menées en laboratoire sur le diamant mandarin, une espèce socialement monogame.

a- Modèle biologique utilisé : le diamant mandarin (taeniopygia guttata)

Les diamants mandarins sont des oiseaux socialement monogames sollicitant des copulations hors couple. En nature cette espèce se reproduit de façon opportuniste après de fortes chutes de pluie, l'aspect imprévisible des conditions de reproduction ne laisse aux femelles non appariées qu'une courte période pour choisir un partenaire. L'imitation pourrait donc leur faciliter la tâche. De plus, puisqu'ils vivent en colonie de taille et densité variable et qu'ils ne défendent que l'environnement immédiat du nid, les individus pourraient facilement acquérir de l'information quant au succès de leur voisin pour décider de maintenir ou non leur couple. L'écologie de cette espèce ainsi que son régime de reproduction en font donc une espèce particulièrement bien appropriée pour remplir les objectifs de ce doctorat.

b-Objectifs et hypothèses de recherche

L'objectif du premier chapitre est de mettre en évidence l'utilisation d'un type particulier d'information sociale, l'information publique. Plus précisément, il s'agit d'étudier l'effet combiné de l'information privée et de l'information publique (en manipulant le succès reproducteur des couples) dans la décision de maintenir ou non un couple. En effet, s'il y a des preuves que les individus utilisent le succès reproducteur des autres pour choisir un site de reproduction (Boulinier & Danchin, 1997; Danchin et al., 1998; Doligez et al., 2003), cette stratégie n'a encore jamais été testée dans un contexte de choix de partenaire.

L'hypothèse à valider est que si les deux informations sont importantes, les femelles devraient alors réduire leur préférence pour leur partenaire après un échec de reproduction. Cependant, le changement de préférence devrait être plus prononcé chez les femelles ayant subi un échec et dont les voisins ont eu du succès dans leur reproduction.

Le second chapitre vise à explorer de façon théorique, l'effet de plusieurs paramètres (le coût d'échantillonnage, le risque d'erreur, le nombre de mâles échantillonnés, la quantité de bons et moins bons mâles dans la population et la

différence d'aptitude biologique entre deux mâles de type différent) sur la capacité des femelles à développer et généraliser, cette fois-ci, une préférence pour un nouveau trait, ce qui n'a encore jamais été fait. Ce modèle développé dans un contexte de choix de partenaire peut également être appliqué à d'autres ressources non divisibles. Il peut être appliqué, par exemple, à un apprentissage social dans un contexte d'approvisionnement dès lors que cet apprentissage se fait par transmission horizontale d'information (i.e. entre individus de même génération). La prise en compte des coûts liés à l'acquisition d'information sociale chez les espèces monogames (comme par exemple celui de ne plus avoir accès à la ressource convoitée et donc de ne pas se reproduire), pourrait faire en sorte que l'imitation n'est plus toujours avantageuse contrairement à ce que prédisent les modèles existants chez les espèces polygames.

Finalement, le troisième chapitre a été développé pour valider en partie une prédiction du modèle théorique selon laquelle les coûts liés à l'acquisition et l'utilisation d'information sociale seraient un facteur limitant son utilisation chez les espèces monogames. Il fallait pour cela mettre en évidence à la fois le mécanisme d'acquisition sociale et de généralisation d'une nouvelle préférence à toute ressource possédant le nouveau trait convoité, et vérifier si ce mécanisme est influencé par la cohérence de l'information sociale. En effet, baser son choix sur une information incohérente est coûteux en termes d'aptitude puisque dans ce cas l'individu qui copie a une chance sur deux de faire un mauvais choix. Pour la première fois dans ce domaine on présente aux femelles deux informations sociales différentes : l'une cohérente, l'autre incohérente. Le mécanisme de généralisation d'une préférence socialement acquise, contrairement à celui d'acquisition simple d'une nouvelle préférence (mis en évidence dans le premier chapitre), nécessite des capacités cognitives plus développées. L'hypothèse de travail est que, face à une information sociale cohérente (i.e. deux femelles modèles faisant le même choix de mâle), les femelles tests devraient renverser leur préférence initiale au profit de l'information sociale disponible. Au contraire, en présence d'information sociale incohérente (i.e.

deux femelles modèles faisant deux choix contraire), les femelles tests devraient maintenir leur préférence initiale.

Liste des références

Alatalo, R. V., Lundberg, A., & Glynn, C. (1986). Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, *323*, 152-153.

Andersson, M., & Iwasa, Y. (1996). Sexual Selection. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*, 53-58.

Andersson, M., & Simmons, L. W. (2006). Sexual Selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*, 296-302.

Bakker, T. C. M. (1993). Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature*, *363*, 255-257.

Bateman, A. J. (1948). Intrasexual Selection in *Drosophila*. *Heredity*, *2*, 349-368.

Bateson, P. (1983). *Mate choice*. Cambridge: Cambridge university press.

Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (1992). *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. London: Academic Press.

Boulinier, T., & Danchin, E. (1997). The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology*, *11*, 505-517.

Brooks, R. (2000). Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. *Nature*, *406*, 67-70.

Brown, C., & Laland, K. N. (2003). Social Learning in Fishes: a Review. *Fish and Fisheries*, *4*, 280-288.

- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, *441*, 975-978.
- Cézilly, F., & Nager, R. G. (1995). Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, *262*, 7-12.
- Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, *50*, 413-429.
- Clark, C. W., & Mangel, M. (1984). Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *The American Naturalist*, *123*, 626-641.
- Clutton-Brock, T. H., Hiraiwa-Hasegawa, G. M., & Albon, S. D. (1988). Passing the buck: resource defence, lek breeding and mate choice in fallow deer. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *23*, 281-296.
- Clutton-Brock, T. H., Hiraiwa-Hasegawa, M., & Robertson, A. (1989). Mate choice on fallow deer leks. *Nature*, *340*, 463-464.
- Coulson, J. C. (1966). The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *The Journal of Animal Ecology*, *35*, 269-279.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, *20*, 187-193.
- Danchin, E., Boulinier, T., & Massot, M. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology*, *79*, 2415-2428.

- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, *305*, 487-491.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., & Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, *66*, 973-988.
- Dhondt, A. A., & Adriaensen, F. (1994). Causes and effects of Divorce in the Blue Tit *Parus caeruleus*. *The Journal of Animal Ecology*, *63*, 979-987.
- Doucet, S. M., Yezerinac, S. M., & Montgomerie, R. (2004). Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? *Canadian Journal of Zoology*, *82*, 1-7.
- Dubois, F. (2007). Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extrapair mates? *Animal Behaviour*, *74*, 1785-1793.
- Dubois, F., & Cézilly, F. (2002). Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *52*, 357-364.
- Dugatkin, L. A. (1992). Sexual selection and imitation: Females copy the mate choice of others. *The American Naturalist*, *139*, 1384-1389.
- Dugatkin, L. A. (1996). Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, *93*, 2770-2773.
- Dugatkin, L. A. (1998). Genes, Copying, and Female Mate Choice: Shifting Thresholds. *Behavioral Ecology*, *9*, 323-327.

- Dugatkin, L. A., & Godin, J-G. J. (1992). Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 249, 179-184.
- Dugatkin, L. A., & Godin, J-G. J. (1993). Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, 4, 289-292.
- Dugatkin, L. A., & Hoglund, J. (1995). Delayed breeding and the evolution of mate copying in lekking species. *Journal of Theoretical Biology*, 174, 261-267.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Endler, J. A., & Basalo, A. L. (1998). Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 415-420.
- Ens, B. J., Safriel, U. N., & Harris, M. P. (1993). Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, 45, 1199-1217.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. New York: Dover Publications Inc.
- Fernandez-Juricic, E. & Kacelnik, A. (2004). Information Transfer and Gain in Flocks: the Effects of Quality and Quantity of Social Information at Different Neighbour Distances. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 55, 502-11.
- Forstmeier, W., & Birkhead, T. R. (2004). Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. *Animal Behaviour*, 68, 1017-1028.
- Galef, B. G. (1996). The adaptive value of social learning: a reply to Laland. *Animal Behaviour*, 52, 641-644.

- Galef, B. G., & Allen, C. (1995). A New Model System for Studying Behavioral Traditions in Animals. *Animal Behaviour*, *50*, 705-717.
- Galef, B. G., & Giraldeau, L.-A.. (2001). Social Influences on Foraging in Vertebrates: Causal Mechanisms and Adaptive Functions. *Animal Behaviour*, *61*, 3-15.
- Galef, B. G., & Whiskin, E. E. (2001). Interaction of Social and Individual Learning in Food Preferences of Norway Rats. *Animal Behaviour*, *62*, 41-46.
- Galef, B. G., & White, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *55*, 545-552.
- Galef, B. G., & White, D. J. (2000). Evidence of social effects on mate choice in vertebrates. *Behavioural Processes*, *51*, 167-175.
- Gibson, R. M., & Hoglund, J. (1992). Copying and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, *7*, 229-232.
- Gibson, R. M., Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1991). Mate choice in lekking sage grouse revisited: the roles of vocal display, female site fidelity, and copying. *Behavioral Ecology*, *2*, 165-180.
- Godin, J.-G J., Herdman, E. J. E., & Dugatkin, L. A. (2005). Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour. *Animal Behaviour*, *69*, 999-1005.
- Gray, D. A., & Cade, W. H. (1999). Quantitative genetics of sexual selection in the field cricket, *Gryllus integer*. *Evolution*, *53*, 848-854.
- Hamilton, W. D., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, *218*, 384-387.

- Harvey, P. H., & Bradbury, J. W. (1991). Sexual Selection. Dans J. R. Krebs, & N. B. Davies (Éds), *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (pp. 203-233). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Hatchwell, B. J., Russell, A. F., Ross, D. J., & Fowlie, M. K. (2000). Divorce in cooperatively breeding long-tailed tits: a consequence of inbreeding avoidance? *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 267, 813-819.
- Heller, K. G., Fleischmann, P., & Lutz-Röder, A. (2000). Carotenoids in the spermatophores of bushcrickets (*Orthoptera: Ephippigerinae*). *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 267, 1905-1908.
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Gibson, R. M., & Lundberg, A. (1995). Mate-choice copying in black grouse. *Animal Behaviour*, 49, 1627-1633.
- Houde, A. E. (1994). Effect of artificial selection on male colour patterns on mating preference of female guppies. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 256, 125-130.
- Ivy, T. M., Johnson, J. C., & Sakaluk, S. K. (1999). Hydration benefits to courtship feeding in crickets. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 266, 1523-1527.
- Johnstone, R. A. (1995). Sexual Selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological Review*, 70, 1-65.
- Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., & Laland, K. N. (2005). Trade-offs in the adaptative use of social and asocial learning. *Advances in the study of behaviour*, 35, 333-379.
- Kirkpatrick, M. (1982). Sexual Selection and the Evolution of female choice. *Evolution*, 36, 1-12.

- Kodric-Brown, A., & Brown, J. H. (1987). Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evolutionary Ecology*, *1*, 95-105.
- Koops, M. A. (2004). Reliability and the value of information. *Animal Behaviour*, *67*, 103-111.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Laland, K. N., Coolen, I., & Kendal, R. (2005). Defining the concept of public information. *Science*, *308*, 353-356.
- Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science of USA*, *78*, 3721-3725.
- Lefebvre, L., & Giraldeau, L.-A. (1994). Cultural transmission in pigeons is affected by the number of tutors and bystanders present. *Animal Behaviour*, *47*, 331-337.
- Losey, G. S., Stanton, F. G., Telecky, T. M., Tyler III, W. A., & the Zoology 691 graduate Seminar Class. (1986). Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice: A model. *The American Naturalist*, *128*, 653-664.
- Lotem, A., & Winkler, D. W. (2005). Defining the Concept of public Information. *Science*, *308*, 354.
- Luttbeg, B. (2002). Assessing the robustness and optimality of alternative decision rules with varying assumptions. *Animal Behaviour*, *63*, 805-814.
- Maynard-Smith, J. (1991). A darwinian view of symbiosis. Dans L. Margulis, & R. Fester (Éds), *Symbiosis as a source of evolutionary innovation, speciation and morphogenesis* (pp. 26-39). London: The MIT Press.
- Møller, A. P., & Alatalo, R. V. (1999). Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, *266*, 85-91.

- Møller, A. P., & Jennions, M. D. (2001). How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*, 88, 401-415.
- Naves, L. C., Monnat, J. Y., & Cam, E. (2006). Breeding performance, mate fidelity, and nest site fidelity in a long-lived seabird: behaving against the current? *Oikos*, 115, 263-276.
- Nicol, C. J., & Pope, S. J. (1994). Social learning in small flocks of laying hens. *Animal Behaviour*, 47, 1289-1296.
- Nordell, S. E., & Valone, T. J. (1998). Mate choice copying as public information. *Ecology Letters*, 1, 74-76.
- Owen, M., Black, J.M. & Liber, H. (1988). Pair bond duration and the timing of its formation in barnacle geese. Dans M.W. Weller (Éd.), *Wildfowl in winter* (pp. 23-38). Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Petrie, M. (1994). Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature*, 371, 598-599.
- Pomiankowski, A. N. (1988). The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 5, 136-184.
- Pruett-Jones, S. (1992). Independent versus non-independent mate choice: Do females copy each other? *The American Naturalist*, 140, 1000-1009.
- Ryan, M. J. (1997). From individual behaviour to Social Systems. Dans J. R. Krebs, & N. B. Davies (Éds), *Behavioural Ecology: An evolutionary approach* (pp. 179-202). Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Simmons, L. W. (1990). Nuptial feeding in tettigoniids: male costs and the rates of fecundity increase. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 43-47.

- Stöhr, S. (1998). Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Animal Behaviour*, 55, 893-903.
- Sullivan, M. S. (1994). Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, 47, 141-151.
- Swaddle, J. P., Cathey, M. G., Correll, M., & Hodkinson, B. P. (2005). Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 1053-1058.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. Dans B. Campbell (Éds), *Sexual Selection and the descent of man 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago: Aldine publishing company.
- Valone, T. J. (1989). Group foraging, Public Information, and Patch estimation. *Oikos*, 56, 357-363.
- Valone, T. J., & Giraldeau, L.-A. (1993). Patch estimation by group foraging: what information is used? *Animal Behaviour*, 45, 721-728.
- Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 357, 1549-1557.
- Van Bergen, Y., Coolen, I., & Laland, K. N. (2004). Nine-spined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, 957-962.
- Wedell, N., & Tregenza, T. (1999). Successful fathers sire successful sons. *Evolution* 53: 620-625.

- Westneat, D. F., Walters, A., McCarthy, T. M., Hatch, M. I., & Hein, W. K. (2000). Alternative mechanisms of non-independent mate choice. *Animal Behaviour*, *59*, 467-476.
- White, D. J., & Galef, B. G. (2000). 'Culture' in quail: social influences on mate choices of female *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *59*, 975-979.
- Wilkinson, G. S., & Reillo, P. R. (1994). Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a stalk-eyed fly. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, *255*, 1-6.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton, USA: Princeton University Press.
- Witte, K., & Noltemeier, B. (2002). The role of information in mate-choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *52*, 194-202.
- Witte, K., & Ryan, M. J. (1998). Male body length influences mate-choice copying in the sailfin molly *Poecilia latipinna*. *Behavioral Ecology*, *9*, 534-539.
- Witte, K., & Ryan, M. J. (2002). Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, in the wild. *Animal Behaviour*, *63*, 943-949.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection a selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology*, *53*, 205-214.
- Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, *67*, 603-605.

CHAPITRE 1

Neighbours' breeding success and the sex ratio of their offspring affect mate preferences of female zebra finches

Dominique DRULLION and Frédérique DUBOIS

Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale
Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Soumis dans Behaviour

Résumé

Plusieurs hypothèses sur le divorce prédisent que les couples monogames devraient plus souvent se séparer suite à un échec de reproduction. Toutefois, plusieurs espèces dévient du schéma général “Succès-Reste, Échecs-Part”. Une explication possible réside dans le fait que pour décider ou non de divorcer, les individus n'utilisent pas seulement leur propre performance reproductrice (information personnelle) mais également celle des autres (information publique). Ici, nous avons étudié l'importance relative de l'information personnelle et publique sur le choix du partenaire chez les femelles diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*). Nous avons manipulé les performances reproductrices de plusieurs couples et mesuré à deux reprises la préférence des femelles pour leur partenaire ainsi que pour le mâle voisin. La première mesure de préférence a été faite juste après la formation des couples et la seconde sept semaines plus tard lorsque toutes les femelles avaient pondu des œufs et que les jeunes produits étaient sevrés. Bien qu'après un échec de reproduction, toutes les femelles aient diminué leur préférence pour leur partenaire, la diminution n'était significative que lorsque les mâles voisins s'étaient eux reproduits avec succès. Nos résultats suggèrent donc que les femelles diamants mandarins utilisent à la fois l'information personnelle et publique pour estimer leurs chances d'obtenir un mâle de meilleure qualité. De plus, les femelles ayant échoué dans leur reproduction semblent préférer les mâles voisins dont la sex-ratio des jeunes est biaisée envers les mâles. Ce dernier résultat pourrait provenir d'une relation entre la sex-ratio des jeunes et l'investissement parental.

Mots clés: diamant mandarin, divorce, information publique, monogamie sociale, performance reproductrice, sex-ratio.

Abstract

Several hypotheses on divorce predict that monogamous pairs should split up more frequently after a breeding failure. Yet, deviations from the expected “Success-Stay, Failure-Leave” pattern have been reported in several species. One possible explanation for these deviations would be that individuals do not only use their own breeding performance (i.e. private information) but also that of others (public information) to decide whether or not to divorce. So we investigated the relative importance of personal and public information for mate choice decisions in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). We manipulated the reproductive performance of breeding pairs and measured females’ preferences for their mate and the neighbouring male first following pair formation and then seven weeks later when all females had laid eggs and the young were independent. Although all females reduced their preference for their mate after a breeding failure, the decrease was significant only when the neighbouring pair had reproduced successfully. Hence, our results suggest that zebra finch females use both personal and public information to assess their chances of obtaining a better quality partner. Furthermore, unsuccessful females preferred neighbouring males whose offspring sex ratio was more male-biased, which could be due to fledgling sex ratio being correlated with paternal investment.

Key Words: breeding performance, divorce, public information, sex-ratio, social monogamy, zebra finch.

Introduction

Mate choice may incur important costs, such as time and energy spent in searching for and assessing potential partners (Andersson & Iwasa 1996). Such cost may frequently force individuals prospecting for a mate to make a sub-optimal choice. This may be the case especially when conditions required for reproduction last only for a short time, preventing individuals from sampling a large number of potential partners (Sullivan 1994). Also, in monogamous species, females that breed late in the season have an increased risk of reproducing with a low-quality male, because males become unavailable for other females following pair formation. Thus, the cost of choosiness increases over the course of the breeding season as new pairs are formed. Because individuals who made an incorrect choice reproduce poorly, they have a high potential to subsequently improve their mating status with a new mate. Hence, several authors have suggested that monogamous birds should use their breeding performance to decide whether or not to divorce and hence predicted that mate switching should occur more frequently after a breeding failure (Coulson 1966; Ens *et al.* 1993; see review by Choudhury 1995). Accordingly, results from a meta-analysis based on 35 monogamous species revealed a significant relationship between mate switching and breeding success (Dubois & Cézilly 2002). However, the overall effect of this relation was rather weak as breeding success seems to have only little effect on the probability of divorce in several species (see Dubois & Cézilly 2002; Naves *et al.* 2006). In fact, several experiments have even shown that breeding failures may be negatively correlated to divorce rate (Orell *et al.* 1994; Hatchwell *et al.* 2000). One possible explanation for these deviations from the expected pattern “success-stay, failure-leave” would be that individuals do not use only their own breeding success (*i.e.* personal information), but also that of conspecifics (*i.e.* public information) to make a decision. Indeed, divorce is adaptive for at least one of the pair members if it manages to improve its breeding success by obtaining a more suitable partner. The probability of doing so, however, depends not only on the breeding success of the pair, but also on the availability and quality of potential partners within the population. Individuals would therefore benefit from observing the reproductive success of others (thereby

using public information) to gauge their own relative breeding performance and the quality of new potential mates. Thus, individuals could use the cues provided by conspecifics either to find a new mate directly (Ens *et al.* 1993) or to simply assess the probability of improving their own breeding situation (Choudhury 1995). If this were the case, then only pairs whose breeding performance is below the population mean would split, while those above the population mean would be maintained, regardless of the absolute reproductive success of the pair. There is some evidence that individuals are influenced by the reproductive success of others when they choose a breeding site (e.g. Boulinier & Danchin 1997; Danchin *et al.* 1998; Doligez *et al.* 2003). For instance, Doligez *et al.* (2002) have shown that the immigration rate of Collared flycatchers (*Ficedula albicollis*) was higher when the local breeding success of the site was experimentally increased, while the proportion of emigrants increased when local offspring quantity or quality decreased. Both departure and settlement decisions, however, varied among individuals depending on their previous breeding experience and hence were also affected by personal information (Doligez *et al.* 2002).

In the present study, we investigated the relative importance of personal and public information for mate-choice decisions in a monogamous species. We manipulated the breeding success of zebra finch pairs and measured females' preference for their mate or the neighbouring male at two different moments: shortly after pair formation and seven weeks later when all the females had laid eggs and the young produced by successful pairs were independent. Because all zebra finch pairs reproduced simultaneously, females could use both their own breeding performance and that of the neighbouring pair to form a mate preference. If both personal and public information are important, we predict that females should reduce their preference for their mate after a breeding failure. However, the change in females' preferences should be more pronounced among unsuccessful females whose neighbouring pairs reproduced successfully. Furthermore, as females are predicted to adjust the sex ratio of their offspring according to their mate's attractiveness (Burley 1988), we would expect that the change in unsuccessful females' preferences will be affected not only by the breeding performance of the neighbouring pair but also by the

sex ratio of their offspring. More precisely, we predict that successful females should produce a larger proportion of sons when mated with an attractive male and that unsuccessful females consequently should prefer neighbouring males whose sex ratio is more male biased. Indeed sex allocation theory predicts that females mated with more attractive males should bias their offspring sex ratio in favour of sons. Accordingly, Burley (1986) found that zebra finch females mated with attractive red-banded males produced more sons as compared to females mated with unattractive green-banded males. This is so because the variance in reproductive success is greater in males than in females and more attractive males therefore achieve greater reproductive success than less attractive ones (Burley 1986). Thus if attractiveness reflects male genetic quality (Hamilton & Zuk 1982; Jennions & Petrie 2000), sons inherit the quality of their father and females mated with attractive males would benefit from producing attractive sons.

Methods

Subjects

We used 12 male and 12 female adult zebra finches. All the birds were obtained from the same local breeder but they had never been in contact with each other before the experiment. Females were paired randomly with males and each pair was then kept for all the duration of the experiment in an individual cage (38 x 38 x 48 cm) with a 14:10 hour light:dark photoperiod at approximately 23°C. Birds had *ad libitum* access to seeds, water, cuttlefish bone and nesting material. In addition, we supplemented their diet each day with an egg yolk rearing mixture. All the pairs were kept in the same housing room, and hence they could hear each other. However, we placed an opaque partition on one side of each cage, and arranged the cages so that each pair could see only one other pair.

Apparatus and experimental procedure

We measured females' preferences in a mate choice apparatus that consisted of three chambers (Fig. 1): an observation chamber (20 x 25 x 20cm) that housed the female

before she was released into the central choice chamber (35 x 40 x 35cm), and an end chamber (30 x 40 x 35cm) that was divided into two symmetrical compartments, each housing a single male. The chambers were covered and separated by Plexiglas partitions for behavioural observations and video-taping. We tested each female four times: twice only five days after pair formation when the pairs had not reproduced yet, and two more times seven weeks later when all the females had laid eggs and the young produced by successful pairs were nutritionally independent. Twenty-four hours before each preference test, females were separated from their breeding partner. In addition, each female was placed in the mate choice apparatus two hours per day during the two days preceding the formation of the pairs to allow her to become familiar with the test environment.

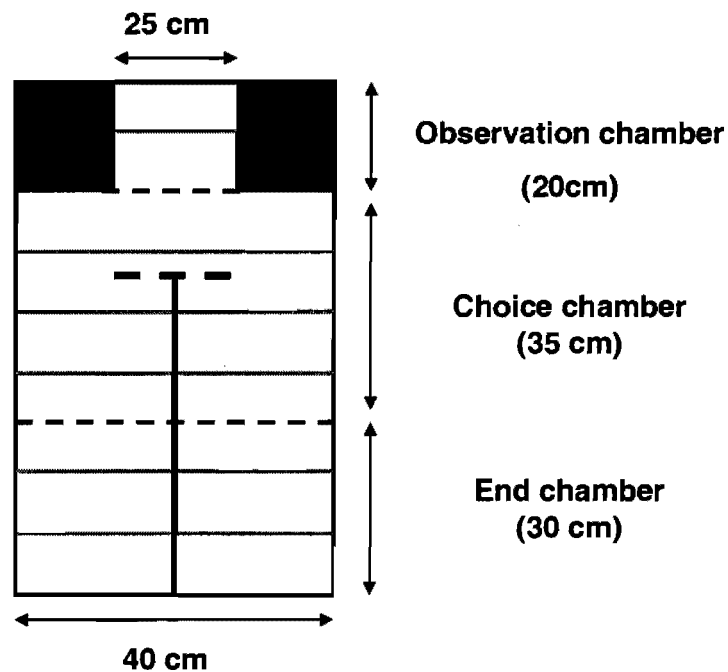


Figure 1. Plan view of the mate choice apparatus. The grey lines represent the perches while the black lines correspond to the partitions that are either opaque (full lines) or clear (dashed lines).

We randomly designated four of the twelve zebra finch pairs as ‘successful pairs’ (S), while the others were designated as ‘unsuccessful pairs’ (U). Unsuccessful pairs reproduced normally, as successful pairs, but when unsuccessful females started to incubate, we replaced fertile eggs by sterile eggs that had been previously collected in unisex female cages. Every day, we verified whether females had laid new eggs and, if so, we replaced them. Because we did not change clutch sizes, it is unlikely that the parental behaviour of the pair members was affected by this procedure. To control for the effect of manipulation, we also removed all the eggs laid by successful females, but put the same eggs back in their respective nests after a few seconds. Moreover, the cages were arranged so that the four successful pairs could each observe one unsuccessful pair, while the four remaining unsuccessful pairs could each observe one other unsuccessful pair (Fig. 2). Thus, we get three different types of females: 4 females reproduced successfully but the neighbouring pair reproduced unsuccessfully (cages 1 to 4); 4 females reproduced unsuccessfully but the neighbouring pair reproduced successfully (cages 5 to 8); finally 4 females reproduced unsuccessfully and the neighbouring pair too (cages 9 to 12).

Measurement of mate preferences

We measured female preferences before and after reproduction. Each time we tested each female twice in a 24 hour interval. For each trial, females were placed in the observation chamber of the choice apparatus in front of two males, their breeding partner and the male of the neighbouring pair, each in one of the end chamber compartments. The position of the two males was switched between two consecutive trials to control for female side bias in the choice chamber. After an acclimatization period, during which males were separated from the female by an opaque partition, and an observation period of 20 min each, we measured the time spent by females in front of each male during 20 min. To measure females’ preferences, we considered only the time they spent on the two perches in front of each male, while the time they spent on the back perch or on the ground was excluded from analyses.

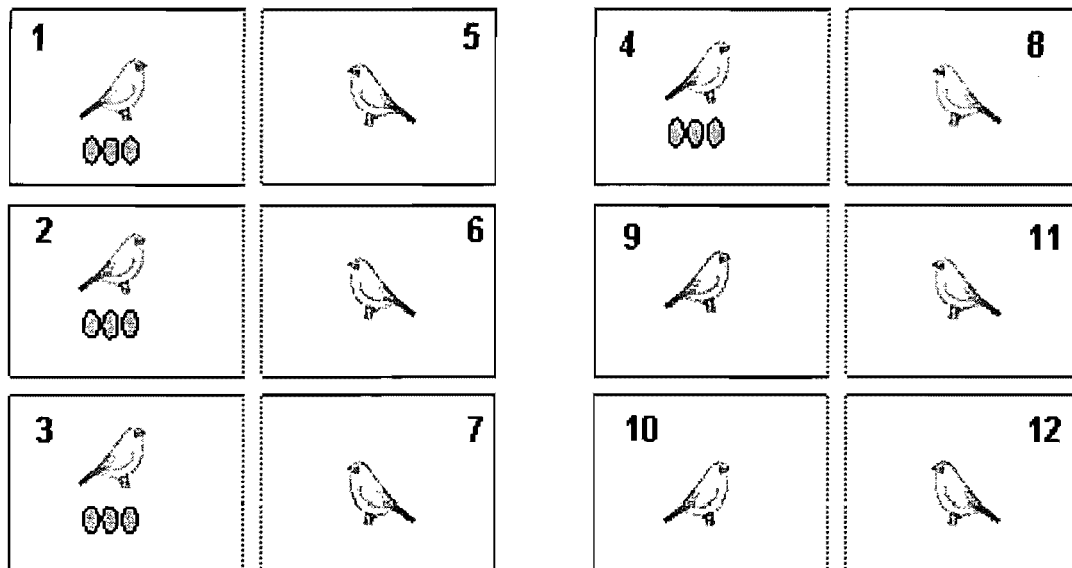


Figure 2. Configuration of the cages in the housing room. Among the 12 pairs, 4 reproduced successfully (cages 1 to 4) whereas the 8 other pairs reproduced unsuccessfully (cages 5 to 12). The cages were arranged so that each pair could observe only other pair through a transparent partition (dashed lines).

Statistical analyses

We calculated female preference as the time spent by females in front of their preferred male divided by the total of time spent in front of the two ends of the choice chamber. We used paired t-test to examine whether females changed their preference between trials. We also compared the preferences of successful and unsuccessful females from neighbouring pair cages with one-sample t-tests. Finally, we performed Kendall rank correlation between fledgling sex ratio and females' preferences. All statistical analyses were conducted with SPSS version 13.0.

Results

Changes in female preferences in relation to breeding performance

All females but one preferred their own breeding partner over the neighbouring male before reproduction. On the other hand, after reproduction, females' mate preferences were affected both by their own breeding success and that of the neighbouring pair

(Fig. 3). More precisely we found that successfully reproducing females maintained their initial preference for their breeding partner (mean percent of time successful females ($n=4$) spent with their breeding partner ($X \pm SE$): initial test: $55.5 \pm 7.7\%$, final test: $58.5 \pm 6.7\%$), the difference was not significant (paired t-test: $t_3=-0.21$, $p=0.85$). In contrast, all unsuccessful females significantly decreased the time spent with their breeding partner after reproductive failure (mean percent of time unsuccessful females spent with their breeding partner ($X \pm SE$): initial test: $86.2 \pm 5.6\%$; final test: $45.5 \pm 9.8\%$; paired t-test: $t_7=3.13$, $p=0.02$, $n=8$). The magnitude of the decrease, however, was different depending on whether the neighbouring pair had reproduced successfully or unsuccessfully: unsuccessful females whose neighbours failed to reproduce did not change their initial preference significantly (mean percent of time spent with their breeding partner ($X \pm SE$): initial test: $83.8 \pm 7.3\%$; final test: $66.0 \pm 6.7\%$ paired t-test: $t_3=2.21$, $p=0.11$, $n=4$), whereas those unsuccessful females whose neighbours had reproduced successfully significantly reversed their initial preference in favour of the neighbouring male (mean percent of time spent with their breeding partner ($X \pm SE$): initial test: $88.8 \pm 9.4\%$; final test: $25.0 \pm 11\%$; paired t-test: $t_3=3.28$, $p<0.05$, $n=4$). On the other hand, the change in females' preference was not correlated either with the number of eggs laid by the neighbouring successful female (Kendall's rank correlation coefficient= 0.18 , $p=0.72$, $n=4$) nor with the neighbours' number of fledglings (Kendall's rank correlation= 0.18 , $p=0.72$, $n=4$).

Adjustment of sex-ratio: causes and consequences

Successful females laid 20 eggs in total. However, three eggs did not hatch while two young were evicted from the nest and died early after hatching. We did not determine the sex of the young that did not reach fledgling age. The fledgling sex ratio (number of males/total number of fledglings) varied considerably among successful pairs from 0% to 67%, and was negatively correlated with male attractiveness: females that exhibited a strong preference for their breeding partner produced a higher proportion of daughters (Kendall's rank correlation coefficient= -1.0 , $p=0.04$, $n=4$). In addition, we found that heavier females tended to produce a greater proportion of daughters, but

the correlation between fledgling sex ratio and female body mass was not significant (Kendall's rank correlation coefficient=-0.88, $p=0.12$, $n=4$).

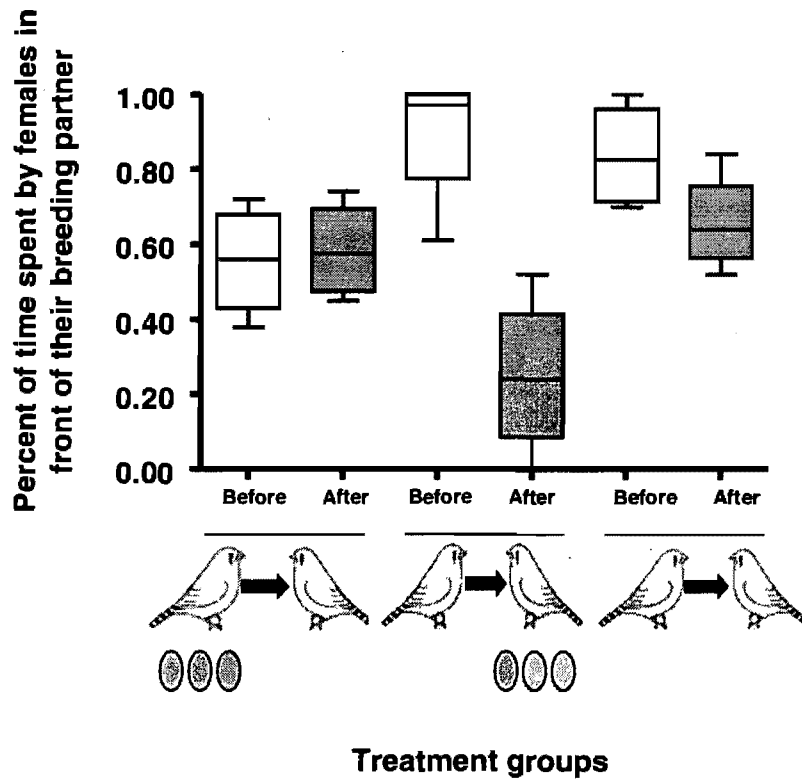


Figure 3. Mean preference of females for their breeding partner versus the neighbouring male for the three different configurations: 1) successful females whose neighbouring pair reproduced unsuccessfully ($n = 4$), 2) unsuccessful females whose neighbouring pair reproduced successfully ($n = 4$) and 3) unsuccessful females whose neighbouring pair reproduced unsuccessfully ($n = 4$).

After mating, unsuccessful females modified their initial preference in response to the fledgling sex ratio of the neighbouring successful pair. We found a positive correlation between the change in females' preferences and the sex ratio of the neighbour's pair (Kendall's rank correlation coefficient=1.0, $p=0.04$, $n=4$; Fig. 4),

indicating that unsuccessful females spent more time with the neighbouring males when the successful neighbours had produced a larger proportion of sons.

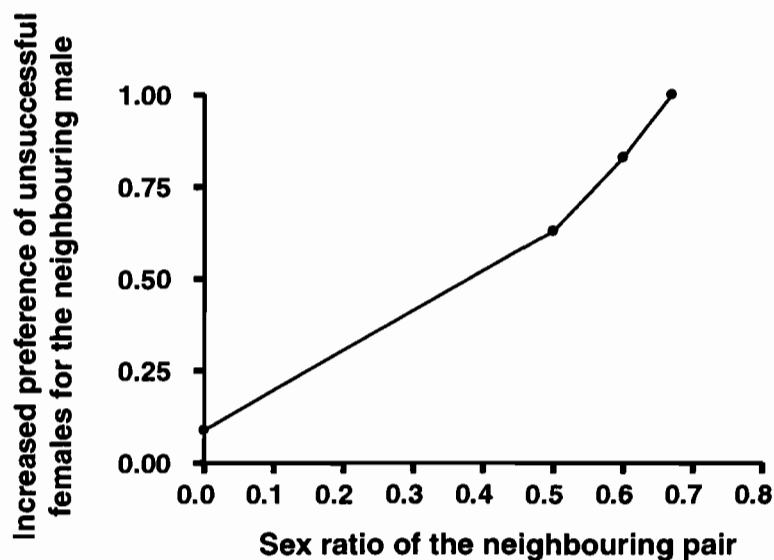


Figure 4. Difference between the percent of time spent by unsuccessful females in front of their breeding partner versus the neighbouring male before and after reproduction, in relation to the neighbour's fledgling sex ratio.

Discussion

Although almost all females strongly preferred their breeding partner over the neighbouring male before reproduction, only those that reproduced successfully maintained their initial preference after mating. On the other hand, unsuccessful females increased their preference for the neighbouring male, but the increase was significant only when the neighbouring pair had reproduced successfully. Thus, as expected, monogamous zebra finch females use both their own breeding success and that of the neighbouring pair to decide whether or not to divorce. Furthermore, given that only females who could expect to gain a better quality male lost their initial preference for their partner, our results suggest that divorce in zebra finches might be better explained by the "better option" hypothesis (Ens *et al.* 1993) than the

“incompatibility” hypothesis (Coulson 1966). The experimental design we used, however, does not allow us to conclude if unsuccessful females would also have initiated a divorce if the new male had not been the neighbouring male but an unfamiliar male. Our results are based on a laboratory experiment in which the cages were arranged to facilitate direct comparison of breeding performances between neighbouring females, but this experimental setup mimics natural conditions. Indeed, zebra finches live in very large colonies in which most breeding pairs reproduce synchronously (Zann 1996). Females therefore have great opportunities to observe their neighbour’s reproductive performances and hence to assess their chances of improving their breeding situation. As expected, our study demonstrates that females use not only the reproductive success of their neighbours but also the sex ratio of their offspring to decide whether or not to divorce. Indeed, the magnitude of the change in unsuccessful females’ mate preferences was not affected by the number of offspring produced by successful neighbouring pairs, but the sex ratio of the neighbours’ offspring had a significant effect. Supporting our prediction, we found that unsuccessful females had a stronger preference for successful neighbouring males that had produced a larger proportion of sons. However, contrary to our expectations, the proportion of sons produced by successful females was not positively correlated to male attractiveness. Given that our results are based on a small sample size, they must be viewed cautiously. Nevertheless they suggest that variation in offspring sex-ratio would depend mainly on the condition of the females and their willingness to manipulate paternal contribution.

One important factor thought to influence offspring sex ratio is the mother’s condition: according to Trivers and Willard’s hypothesis (1973), females in poor condition should bias their offspring sex ratio towards the sex with the lower variance in reproductive success, while mothers in good condition should bias it towards the sex that is more sensitive to variation in resource allocation (Kilner 1998; Clout *et al.* 2002; West & Sheldon 2002). Zebra finches are protein-limited during egg production (Houston *et al.* 1995; Williams 1996) and females require more protein for their development and growth (Selman & Houston 1996; Martin 2004). So, female

offspring experience higher marginal fitness benefits from additional food than males (Martin 2004). One would expect therefore that mothers will produce more daughters when they are in good condition or when food is abundant. Accordingly, several studies reported sex ratio biases in the predicted direction when food availability or female condition was experimentally manipulated (Kilner 1998, Foster & Burley 2007). In the present study, we did not manipulate these variables and found no significant relation between fledgling sex ratio and mothers' body weight. However, among the four successfully reproducing females, only the heaviest one produced daughters only, while the three other produced more sons, or sons and daughters in almost equal proportions. Thus, differences in offspring sex ratio may have been due to differences in the mother's condition.

The other factor that may explain the variation in fledgling sex ratio is male attractiveness. Contrary to our predictions, we found that females exhibiting the strongest initial preference for their breeding partner produced more daughters. As mentioned previously, this correlation must be interpreted cautiously, but Rutstein *et al.* (2005) have recently found the same result. So this finding would be apparently common. We suggest that the negative relation between females' preference and their offspring sex ratio might be explained by the manipulation androgens hypothesis (Moreno-Rueda 2007): females whose mate attachment is low would deposit more androgens in the egg yolk to force their partner to produce more paternal care. The observed bias therefore would be only a non-adaptive consequence of sex differences in mortality rate due to elevated concentrations of androgens. There is support for this hypothesis several studies have reported that offspring begging intensity is proportional to the concentration of testosterone in the egg (Schwabl 1996; Eising & Groothuis 2003; Michl *et al.* 2005; Gil *et al.* 2006; Goodship & Buchanan 2006; von Engelhardt *et al.* 2006). So given that male parents are generally more responsive to the begging behaviour of nestlings than are female parents (Christe *et al.* 1996; Ottosson *et al.* 1997; Kölliker *et al.* 1998; MacGregor & Cockburn 2002), females mated to unattractive males could benefit from increasing the quantity of androgen deposition in egg yolk to increase the level of paternal care. By manipulating paternal

contribution, females also affect the sex ratio of their offspring: elevated levels of androgens in zebra finches result in a male biased primary sex-ratio but then tend to reduce male hatching success and benefit daughters in terms of survival prospects (von Engelhardt *et al.* 2004; Rutkowska & Cichoń 2006; Rutkowska *et al.* 2007). Although we did not test whether androgen deposition in yolk differed according to the degree of female preference for their breeding partner, unsuccessful females preferred neighbouring males that produced a larger proportion of sons. As those males were initially less preferred by their own mate, this supports our hypothesis that zebra finch females would deposit different concentrations of androgens depending on the level of attachment to their mate to manipulate paternal care, thereby affecting indirectly the fledgling sex ratio. Thus, if zebra finch females use paternal investment as a cue to assess the quality of potential partners after a breeding failure, as our results suggest, this mechanism should contribute to maintain male phenotypic variability within populations, as females, depending on their previous experience, could prefer either the most attractive males or those that are less attractive but provide more parental care.

Acknowledgements

We are grateful to N. Boogert for her valuable comments on this article. D. Drullion was supported by research grants awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council (Canada). The research presented here was carried out under animal care permit 06-187 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care.

References

- Andersson, M. & Iwasa, Y. 1996: Sexual Selection. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 53-58.
- Boulinier, T. & Danchin, E. 1997: The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evol. Ecol.* **11**, 505-517.

- Burley, N. T. 1986: Sexual Selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am. Nat.* **127**, 415-445.
- Burley, N. T. 1988: The differential-allocation hypothesis: An experimental test. *Am. Nat.* **132**, 611-628.
- Choudhury, S. 1995: Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Anim. Behav.* **50**, 413-429.
- Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A. 1996: Of great tits and fleas: sleep baby sleep. *Anim. Behav.* **52**, 1087-1092.
- Clout, M. N., Elliott, G. P. & Robertson, B. C. 2002: Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biol. Conserv.* **107**, 13-18.
- Coulson, J. C. 1966: The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.* **35**, 269-279.
- Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. 1998: Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, 2415-2428.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T. 2003: When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim. Behav.* **66**, 973-988.
- Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J. 2002: Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* **297**, 1168-1169.
- Dubois, F. & Cézilly, F. 2002: Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **52**, 357-364.

- Eising, C. M. & Groothuis, T. G. G. 2003: Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Anim. Behav.* **66**, 1027-1034.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. & Harris, M. P. 1993: Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Anim. Behav.* **45**, 1199-1217.
- Foster, V. S. & Burley, N. T. 2007: Sex allocation in response to maternal condition: different tactics of care-giving by male and female zebra finches. *Ethology* **113**, 511-520.
- Gil, D., Marzal, A., de Lope, F., Puerta, M. & Møller AP. 2006: Female house martins (*Delichon urbica*) reduce egg androgen deposition in response to a challenge of their immune system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **60**, 96-100.
- Goodship, N.M. & Buchanan, K.L. 2006: Nestling testosterone is associated with begging behaviour and fledging success in the pied flycatcher, *ficedula hypoleuca*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **273**, 71-76.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**, 384-387.
- Hatchwell, B. J., Russell, A. F., Ross, D. J. & Fowlie, M. K. 2000: Divorce in cooperatively breeding long-tailed tits: a consequence of inbreeding avoidance? *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**, 813-819. (Doi: 10.1098/rspb.2000.1076)
- Houston, D. C., Donnan, D. & Jones, P. J. 1995: Use of labelled methionine to investigate the contribution of muscle proteins to egg production in zebra finches. *J. Comp. Physiol. B.* **165**, 161-164.

- Jennions, M. D. & Petrie, M. 2000: Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev.* **75**, 21-64.
- Kilner, R. 1998: Primary and secondary sex ratio manipulation by zebra finches. *Anim. Behav.* **56**, 155-164.
- Kölliker, M., Richner, H., Werner, I. & Heeb, P. 1998: Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Anim. Behav.* **55**, 215-222.
- MacGregor, N. A. & Cockburn, A. 2002: Sex differences in parental response to begging nestlings in superb fairy-wrens. *Anim. Behav.* **63**, 923-932.
- Martin, T. L. F. 2004: sex-specific growth rates in zebra finch nestlings: a possible mechanism for sex ratio adjustment. *Behav. Ecol.* **15**, 174-180.
- Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L.Z. & Schwabl, H. 2005: Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behav. Ecol.* **16**, 383-388.
- Moreno-Rueda, G. 2007: Yolk androgen deposition as a female tactic to manipulate paternal contribution. *Behav. Ecol.* **18**, 496-498.
- Naves, L.C., Monnat, J.Y. & Cam, E. 2006: Breeding performance, mate fidelity, and nest site fidelity in a long-lived seabird: behaving against the current? *Oikos* **115**, 263-276.
- Orell, M., Rytönen, S. & Koivula, K. 1994: Causes of divorce in the monogamous willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Anim. Behav.* **48**, 1143-1154.
- Ottosson, U., Bäckman, J. & Smith, H. G. 1997: Begging affects parental effort in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **41**, 381-384.

- Rutkowska, J. & Cichoń, M. 2006: Maternal testosterone affects the primary sex ratio and offspring survival in zebra finches. *Anim. Behav.* **71**, 1283-1288.
- Rutkowska, J., Wilk, T. & Cichoń, M. 2007: Androgen-dependent maternal effects on offspring fitness in zebra finches. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 1211-1217.
- Rutstein, A. N., Gorman, H. E., Arroll, K. E., Gilbert, L., Orr, K. J., Adam, A., Nager, R. & Graves, J. A. 2005: Sex allocation in response to paternal attractiveness in the zebra finch. *Behav. Ecol.* **16**, 763-769.
- Schwabl, H. 1996: Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comp. Biochem. Physiol. A.* **114**, 271-276.
- Selman, R. G. & Houston, D. C. 1996: The effect of prebreeding diet on reproductive output in zebra finches. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **263**, 1585-1588. (Doi: 10.1098/rspb.1996.0232)
- Sullivan, M. S. 1994: Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Anim. Behav.* **47**, 141-151.
- Trivers, R. L. & Willard, D. E. 1973: Natural Selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* **179**, 90-92.
- von Engelhardt, N., Carere, C., Dijkstra, C. & Groothuis, T. G. G. 2006: Sex-specific effects of yolk testosterone on survival, begging and growth of zebra finches. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **273**, 65-70. (doi: 10.1098/rspb.2005.3274)
- von Engelhardt, N., Dijkstra, C., Daan, S. & Groothuis, T. G. G. 2004: Effects of 17- β -estradiol treatment of female zebra finches on offspring sex ratio and survival. *Horm. Behav.* **45**, 306-313.

West, S. A. & Sheldon, B. C. 2002: Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* **295**, 1685-1688.

Williams, T. D. 1996: Variation in reproductive effort in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) in relation to nutrient-specific dietary supplements during egg laying. *Physiol. Zool.* **69**, 1255-1275.

Zann, R. A. (1996). *The zebra Finch: A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford: Oxford University Press.

CHAPITRE 2

Acquisition of females' preferences for generalized traits through mate-choice copying: a game theoretic model

Dominique DRULLION and Frédérique DUBOIS

Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale
Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Article à soumettre à Journal of Evolutionary Biology

Résumé

Peu d'études expérimentales ont montré que les femelles peuvent augmenter leur probabilité de choisir un male d'un phénotype particulier après avoir observé le choix fait par une autre femelle. La généralisation des préférences de partenaire est particulièrement importante chez les espèces monogames, mais ce mécanisme est encore mal compris. Pour étudier les conditions dans lesquelles l'imitation du choix du partenaire devrait être avantageuse, on a développé un modèle de théorie des jeux dans lequel les femelles peuvent utiliser deux stratégies: les femelles sélectives échantillonnent les partenaires potentiels jusqu'à trouver un partenaire acceptable, alors que les femelles copieuses observent la décision des autres et ensuite cherchent un mâle d'apparence semblable à ceux qui ont été le plus fréquemment choisis. Comme à la fois les femelles sélectives et copieuses ont un risque de ne pas se reproduire avant la fin de la saison de reproduction, imiter le choix des autres n'est pas nécessairement avantageux et la stratégie sélective peut exister comme ESS pure. De plus, lorsque les deux stratégies coexistent dans la population, comme les femelles copieuses peuvent copier des choix erronés, l'utilisation d'information publique peut contribuer au maintien d'une certaine variabilité phénotypique parmi les males.

Mots clés: espèces monogames, généralisation des préférences de partenaires, imitation du choix de partenaire, information sociale, modèle de théorie des jeux,

Abstract

Few experimental studies have shown that females can increase their probability to choose a male of a given phenotype after having observed the decision of another female. The generalization of mate preferences is thought to be particularly important in monogamous species, but this mechanism is still poorly understood. So, to investigate the conditions under which mate-choice copying should be advantageous, we developed a game theoretic model in which females can use two strategies: selective females assess potential partners until they have found an acceptable partner, while copier females observe the decisions of selective females and then search for a male similar in appearance to those that have been most frequently accepted. As both selective and copier females have a risk of remaining unmated, copying is not necessarily advantageous and selective may exist as a pure ESS. Furthermore, when both strategies coexist within the population, public information use may contribute to maintain phenotypic variability among males because mate assessment is error prone and copier females therefore can copy an erroneous choice.

Keywords: game theoretic model, generalization of mate preferences, mate-choice copying, monogamous species, social information use.

Introduction

When females have to choose a breeding partner, they can make a decision independently of other females' mate preferences or they can base their choice on the decision or breeding performance of conspecifics, thereby using socially acquired information (Danchin et al., 2004). Mate-choice copying, one mechanism of non-independent choice, was originally defined as an increased probability of a female to choose a particular male as mate as a result of observing another female choosing him (Gibson et al., 1991; Pruett-Jones, 1992). Supporting this finding, several studies on fishes, birds and mammals found evidence that females increase significantly the time spent near a previously non-preferred male after they have watched him mate with another female (Dugatkin, 2000; White, 2004; Witte, 2006).

According to this definition, mate-choice copying would benefit females that obtain only sperm from their mate, and who therefore can all reproduce with the same genetically attractive male without paying a cost. Hence, for a long time, studies on mate-choice copying have focused on lekking (e.g. Höglund et al., 1995) and polygynous species (e.g. Dugatkin, 1992; Dugatkin & Godin, 1992; Galef & White, 2000; Witte & Ryan, 2002). On the other hand, when males also contribute to parental care, as in most monogamous species, choosing an already mated male may be costly for females. Such males mainly feed the young of the primary female, leading to decreased breeding success of secondary females (Lifjeld & Slagsvold, 1990; Slagsvold & Lifjeld, 1994). So, there is two ways for monogamous females to benefit from mate-choice copying, either soliciting extra-pair copulations (EPC) (Dubois, 2007) or observing the mating decisions of other females and then selecting males with the same phenotype as those previously chosen (Swaddle et al., 2005). Only the later prevail when seeking a social partner. Preference based upon traits of model individuals (White & Galef, 2000) has received relatively little attention. Yet, recent laboratory experiments found evidence that monogamous female zebra finches can gain a preference for generalized traits rather than particular males only (Swaddle et al., 2005; Drullion & Dubois, Chapter 3 *in press*).

As both forms of mate-choice copying affect the mating preferences of females, they may strongly influence the variability in mating success among males and therefore the opportunity for sexual selection (Wade & Pruett-Jones, 1990; Kirkpatrick & Dugatkin, 1994). Understanding the conditions favouring female mate-choice copying is then critical for understanding the evolution of male traits within populations. Several theoretical models have addressed this issue and make predictions regarding when females should copy each others' mating decisions (Losey et al., 1986; Dugatkin & Höglund, 1995; Stöhr, 1998; Sirot, 2001; Dugatkin, 2005). Given that mate assessment is generally time-consuming, one of the most important advantages to copying would be to allow females to acquire more information about the quality of potential partners during a given time or increase the rate at which they gain this information (Stöhr, 1998). Also, models on mate-choice copying predict that this behaviour should occur only when females differ in their ability to discriminate among males and only young females with poor mate-assessment abilities should benefit from copying the mating preferences of older and more experienced females (Stöhr, 1998). There is some support to this prediction: younger female guppies (*Poecilia reticulata*) have been found to copy the mate choice of older females, while older individuals were not influenced by the mate choice of younger individuals (Dugatkin & Godin, 1993). Previous models on mate-choice copying, however, have assumed that copier females choose the same males as those previously chosen by selective females. As a consequence, they predict that the selective strategy never exists as a pure ESS. Under certain circumstances, all the females, except the one with the best assessment ability, should copy (Stöhr, 1998; Sirot, 2001). Although no theoretical study has yet addressed this issue, mate-choice copying should be less likely to occur when females acquire preferences for generalized traits, because females in that case have to compete among themselves over access to social partners. Hence they have a risk of remaining unpaired, and should therefore forgo copying others' decisions in some conditions, regardless of their probability of assessment error. To test this hypothesis, we developed a game theoretic model in which females can use two different strategies: selective females

assess potential partners until they have found an acceptable partner, while copier females observe the mating decisions of selective females and then search for a male similar in appearance to those that have been most frequently accepted.

The model

All parameters of the model are listed in Table 1. We consider a monogamous breeding population with an equal number of males and females (N). As in Dubois (2007), we focus on the mating decisions of females and consider males as the non-discriminating sex. Accordingly, only males vary in quality and for simplicity we set male quality as a discrete variable. So males may be either of high or low-quality, with parameters x_0 and $(1-x_0)$ representing respectively the initial proportion of each category of males within the population. The quality of each male is fixed throughout its life. We assume that the breeding success of a female that reproduces with a high-quality male is W , whereas that of a female that reproduces with a low-quality male is ω , with $W > \omega$. As the time horizon for pairing is limited to the breeding season and individuals become unavailable for additional mates after forming a pair-bond, females have a risk of remaining unpaired if they fail to find a mate before the end of the breeding season. Their breeding success is then equal to zero.

We assume that females can adopt two different strategies to choose a breeding partner: selective females base their decision on the personal information they gain about potential partners, whereas copier females observe selective females during mate choice and then copy their mate preferences. The process of mate selection therefore is sequential and copier females do not reproduce until selective females have made their decision, it is a simplifying assumption which increases the costs related to the copier strategy.

Table 1. Definition of the parameters used in the model

Symbol	Meaning
N	Number of males and females: total of each sex
p	Proportion of selective females
$1-p$	Proportion of copier females
T	Maximum number of potential males sampled by selective females during a breeding season
x_t	Proportion of high-quality males available at time t
$1-x_t$	Proportion of low-quality males available at time t
ϵ	Risk of assessment error
W	Mean reproductive success of a female reproducing with a high-quality male
w	Mean reproductive success of a female reproducing with a low-quality male
C_A	Cost of mate assessment
$S_U(t)$	Number of selective females that are still unpaired at time t
$S_H(t)$	Number of selective females that form a pair-bond with a high-quality male at time t
$S_L(t)$	Number of selective females that form a pair-bond with a low-quality male at time t
$M_U(t)$	Number of males that are still unpaired at time t
y	Proportion of selective females paired with a high-quality male
C_H	Number of copier females paired with a high-quality male
C_L	Number of copier females paired with a low-quality male
d	Density of individuals
I_S	Mean reproductive success of a selective female
I_C	Mean reproductive success of a copier female

To choose a breeding partner, selective females sample potential partners and accept to reproduce with the first unpaired male that appears to be a high-quality partner. Accepted males are not necessarily high-quality individuals because assessment is error prone. Accordingly, the parameter ε represents the probability that a female makes an error when assessing the quality of a given male whereas $(1-\varepsilon)$ represents the probability of assessing without error. We assume that the probability of making an error does not depend on male quality. Selective females therefore have the same probability ε of rejecting a high-quality male or accepting to reproduce with a low-quality male. Whatever the quality of the male, there is a fixed assessment cost C_A that reduces the breeding performance of a female each time a potential partner is assessed. Furthermore, we assume that selective females cannot assess the quality of more than T potential mates during a breeding season. Thus, a selective female that rejects T potential partners, either because they are all low-quality males or because she made errors in assessment, does not reproduce. Since males become unavailable for mating after forming a pair-bond, the number of unmated selective females as well as the number of potential males among which they can choose decrease over the course of the breeding season. We denote by $S_U(t)$ and $M_U(t)$ the number of selective females and males, respectively, that are still unpaired at time t , that is after selective females have assessed t potential mates (where t is an index that varies from 0 to T). If the parameters p and $(1-p)$ represent the proportion of selective and copier females, respectively, the number of unpaired selective females at the beginning of the sampling process (i.e. $t=0$), is then equal to $S_U(0)=pN$, while the number of available males is $M_U(0)=N$. Males are randomly encountered, and a selective female therefore encounters a high- or low-quality male with probability x_0 and $(1-x_0)$, respectively. Thus, after the first sample (i.e. $t=1$), the number of selective females paired with a high- or a low-quality male is $S_H(1)$ and $S_L(1)$, respectively, where:

$$S_H(1) = S_U(0) \times x_0 \times (1 - \varepsilon), \quad (1a)$$

and

$$S_L(1) = S_U(0) \times (1 - x_0) \times \varepsilon. \quad (1b)$$

The number of remaining potential partners $M_U(1)$, as well as the proportion of high-quality males x_1 , can be deduced from previous equations and the same procedure can then be iterated for the subsequent T samples, allowing one to estimate after each new sample the number of additional females paired with a high- or a low-quality male.

As there is an assessment cost that reduces the breeding performance of selective females, each time they estimate the quality of one potential partner, their mean reproductive success is equal to I_S at the end of the assessment process:

$$I_S = \frac{\sum_{t=1}^T [S_H(t) \times (W - t.C_A) + S_L(t) \times (\varpi - t.C_A)]}{pN}. \quad (2)$$

Once selective females have made their decision, copier females can choose a male among the remaining $M_U(T)$ potential partners. Copier females acquire preferences for high and low-quality males by copying the mate preferences of selective females. Thus the proportion of copier females that prefer high-quality males is y :

$$y = \frac{S_H}{S_H + S_L}, \quad (3a)$$

while the proportion of copier females that prefer low-quality males is $(1-y)$:

$$1 - y = \frac{S_L}{S_H + S_L}, \quad (3b)$$

In both equations (3a) and (3b), S_H corresponds to the total number of selective females paired with a high-quality male such that $S_H = \sum_{t=1}^T S_H(t)$, while S_L represents

the total number of selective females paired with a low-quality male such that

$$S_L = \sum_{t=1}^T S_L(t).$$

Copier females accept to reproduce only if they find an available male of their preferred type; otherwise, they remain unpaired and their breeding success is equal to zero. Thus the mean reproductive success of a copier female is I_C :

$$I_C = \left(1 - \frac{1}{1 + (S_H + S_L)^d}\right) \times \frac{C_H \times W + C_L \times \varnothing}{(1-p)N}. \quad (4)$$

The first term of product (4) represents the probability that a copier female observes and hence can subsequently copy the mating decision of at least one selective female. This probability depends on the number of selective females that have found a breeding partner during the sampling process (i.e. S_H and S_L for females paired with a high or low-quality male), as well as the density of individuals within the population d with $0 \leq d \leq 1$. The second term of the product corresponds to the mean reproductive success of copier females, which is proportional to the number of females that succeed in mating with a male of high (C_H) or low (C_L) quality. The number of available males of high or low quality (that is $x_T \times M_U(T)$ and $(1-x_T) \times M_U(T)$ for high and low quality males, respectively) can be insufficient to allow all copier females to find a partner of their preferred type. As a consequence the number of copier females that reproduce with a high quality male C_H is:

$$C_H = y \times (1-p)N, \text{ if } x_T \times M_U(T) \geq y \times (1-p)N, \text{ or}$$

$$C_H = x_T \times M_U(T), \text{ otherwise.}$$

Similarly, the number of copier females that reproduce with a low quality male C_L is:

$C_L = (1 - y) \times (1 - p)N$, if $(1 - x_T) \times M_U(T) \geq (1 - y) \times (1 - p)N$, or

$C_L = (1 - x_T) \times M_U(T)$, otherwise.

To find the solution to the game, we estimate, for values of p between 0 and 1, the mean gain expected by selective and copier females. Next, we check whether a population of selective females can be invaded by a mutant copier female, and vice versa, to test whether one strategy or the other is the evolutionarily stable strategy (ESS). If neither strategy is a pure ESS, we seek the value of p for which the mean expected gain of a selective female equals that of a copier female, that is the proportion of selective females p^* that satisfies $I_S = I_C$. We used the software C++ to run simulations.

Predictions

Risk of assessment error and availability of high-quality males

When the risk of assessment error (ϵ) is either very small or very large, the model predicts that all of the females should be selective for most values of x_0 (the initial proportion of high-quality males). The expected proportion of copier females should be maximal for intermediate values of ϵ (Fig. 1). This arises because the model assumes that copier females do not reproduce if they do not find an available male of their preferred type, a situation that is more likely to occur when the risk of erroneously assessing male quality is either very small or very large. Indeed, when the risk of error assessment is small, selective females have a high probability of mating with a high-quality male, unless the majority of males are low-quality individuals (Fig. 1). During their sampling process, therefore, most observing copier females are expected to acquire a preference for high-quality males. When they have to make a choice at their turn, however, their probability of finding such a male is then small because males become unavailable for copier females once chosen by selective females. The mean breeding performance of a selective female is consequently larger than the performance expected by a copier female. For the same reason, females would do poorly by copying the choice of selective females when the

risk of assessment error is large, unless the majority of males are high-quality individuals, because most selective females then reproduce with low-quality males, and the number of remaining potential partners of this type therefore is insufficient to allow unselective copier females to reproduce. As a consequence, even if selective females in that case reproduce poorly with low-quality males, they still do better than unmated copier females.

On the other hand, when the risk of error assessment is about 50%, selective females are unable to discriminate between high and low-quality individuals and hence they accept potential mates as if they would choose randomly. The proportion of both types of males therefore remain constant over time as selective females accept potential partners to reproduce, and all copier females can then reproduce at the end of the sampling process provided that they have observed the mating decision of at least one selective female.

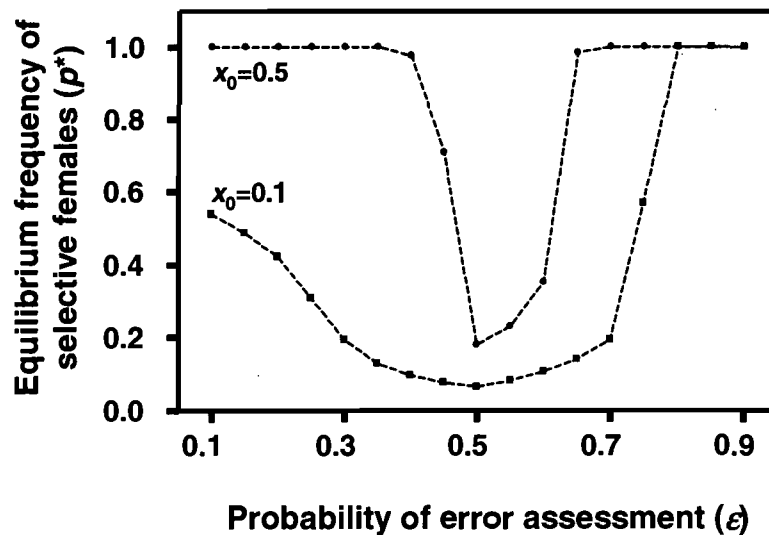


Figure 1. Expected proportion of selective females in relation to the probability of assessment error (ϵ) when the initial proportion of high-quality males is $x_0=0.1$ or $x_0=0.5$. In this figure $N=100$, $C_A=0.5$, $W=8$, $w=3$, $T=5$ and $d=0.5$.

Population density, difference in male quality and sample size

As copier females have to observe the breeding decision of at least one selective female to copy her preference, the proportion of copier females should increase when the density of females (d) within the population increases (Fig. 2) and hence when the risk that copier females remain unmated decreases. On the other hand, the proportion of copier females should decrease as the breeding success of high-quality males (W) increases if the success of low-quality males remains constant (Fig. 2). The expected proportion of selective females is very small when the difference in male quality ($W-w$) is low, because the mean reproductive success of females is then slightly equivalent whether they reproduce with a high or a low-quality mate. The benefits of being selective are then very low in relation to the cost of mate sampling.

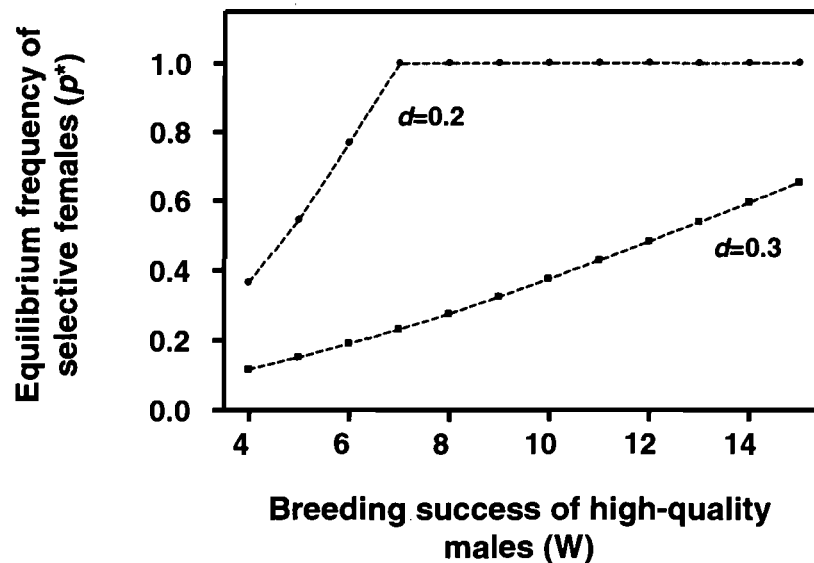


Figure 2. Expected proportion of selective females in relation to the breeding success of females paired with a high-quality male (W) when the density of individuals is $d=0.2$ or $d=0.3$. In this figure $N=100$, $C_A=0.5$, $\varepsilon=0.5$, $x_0=0.3$, $w=3$ and $T=3$.

Finally, even if the breeding performance of selective females is reduced each time an option is assessed, their probability to reproduce with a high-quality male increases with the number of potential males (T) they can sample during a breeding season. As a consequence, the model predicts, unsurprisingly, that the proportion of selective females should be highest when the cost of mate assessment is low and the conditions favorable to breeding persist for a long period of time (Fig. 3).

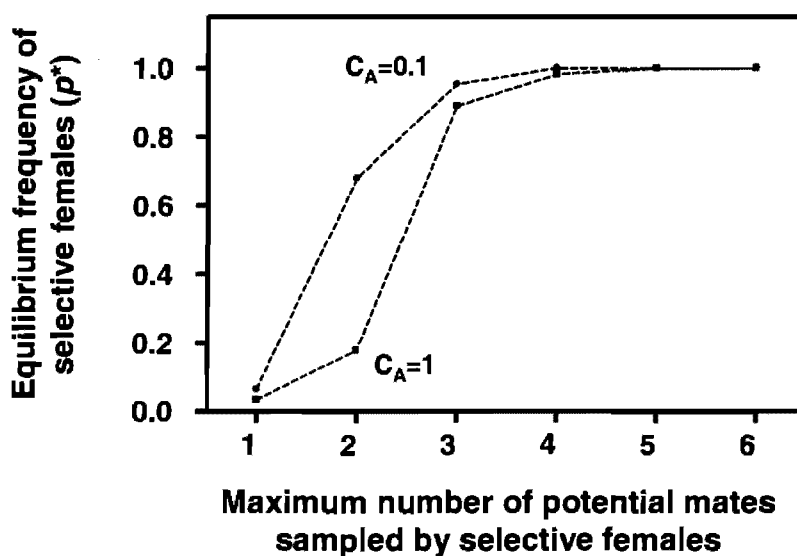


Figure 3. Expected proportion of selective females in relation to the maximum number of males sampled (T) when the cost of mate assessment is $C_A=0.1$ or $C_A=1$. In this figure $N=100$; $\epsilon=0.3$; $x_0=0.5$; $W=8$; $w=3$ and $d=0.5$.

Discussion

Our model is the first theoretical attempt at exploring the generalization of socially acquired preferences as a mechanism of mate-choice copying (Westneat et al., 2000). We predict that the proportion of copier females should increase with the costs of being selective, that is with the time and energy spent assessing the quality of each potential partner. Previous models that applied to polygynous and lekking species

also predict that copying should be favored under time constraints (Dugatkin and Höglund, 1995; Stöhr, 1998), but not always for the same reasons. For instance, Dugatkin and Höglund (1995) predict that the proportion of copier females should be higher when selective females spent a long time to assess the quality of each male because their risk of making an error is then very small, and copier females therefore gain reliable information by observing their mating decisions. Also, Dugatkin and Höglund's (1995) model assumes that females suffer reduced fecundity if they reproduce late in the season. So once again, they predict that copier females should be favored when the time required to assess one potential partner is long because only copier females increase their perception of males' quality when they observe the mating decisions of others, and so they can reproduce earlier in the season.

On the other hand, in our model, increasing the cost of mate assessment increases the expected proportion of copier females because selective females can sample only a relatively small number of potential partners when assessing the quality of each male requires a long time. Hence, under such conditions, they have a high probability of not finding an acceptable mate to reproduce with and so do not reproduce at all. This is particularly the case when both the probability of error and the number of high-quality males are small, because females then encounter mainly low-quality males that are most often rejected. Copier females, therefore, always do better than unmated selective females, provided they have the opportunity to observe the choice of at least one selective female.

Unlike previous theoretical studies (Losey et al. 1986, Stöhr, 1998), we also predict that copying is not necessarily advantageous and selective strategy therefore can exist as a pure ESS. This arises because not only selective females but also copier females have a chance of remaining unpaired. Our model is the first to consider such a cost associated with the mate-choice copying strategy. Copier females may remain unpaired if there are no more available males of their preferred type when it is their turn to choose a mate. Alternatively, copier females may remain unpaired if the density of females is very small, thereby preventing copier females from observing the mating decision of at least another female. Although the influence of this factor

has never been mathematically investigated there is empirical evidence that density of individuals may affect social information use. Fernandez-Juricic and Kacelnik (2004) measured the foraging activities of starlings who could observe the behaviour of conspecifics that spent almost all of their time either scanning with their head up or searching for food, at different neighbour distances (0 or 3 m). They found that the birds modified their use of social information depending on the neighbour distance: when neighbours were close, they spent significantly more time observing their conspecifics searching for food than scanning the surroundings; when neighbours were far apart, there was no significant difference between the two treatments, indicating that the birds then behaved independently of conspecifics.

Predictions from this model have important implications for sexual selection. Unlike previous studies in which females could all choose the same male and mate-choice copying therefore increased the intensity of sexual selection and reduced the variance in male traits (Wade & Pruett-Jones, 1990), in the present case, social information use may contribute to maintaining phenotypic variability among males. This arises because copier females can observe an erroneous choice and then generalize their preferences to any male with the same phenotype as the previously chosen males. Hence, not only high-quality males are expected to be chosen by copier females. There is empirical support that female guppies (*Poecilia reticulata*) do not necessarily select the most preferred phenotype when they copy each others' decision. Indeed, females have a genetic, heritable preference for the more brightly coloured males in the absence of social information (Dugatkin, 1996), but they can reverse their initial preference after having observed a model female choosing a non-preferred drab male Godin et al. (2005).

Finally, even though we initially developed this model to investigate mate-choice copying in monogamous species, its predictions may apply to other depleting resources, and hence it could be used for instance to predict the rate of social learning in a foraging context. Many species, including Norway rats (*Rattus norvegicus*), have been found to rely on social information to decide which prey to eat (Galef, 1990; Galef and Whiskin, 2001). If our model's predictions are right, we expect that

copying individuals will not necessarily acquire a preference for the most profitable prey. Social information use therefore could be maladaptive. Results from an experiment with guppies support this finding: Laland and Williams, (1998) trained small “founders” groups of guppy to take either a long and costly route to a feeder or a less costly and shorter route, with trained founders gradually being replaced by untrained congeners. When all founders were removed, groups of untrained fishes that had previously interacted with founders trained to take the longer route still strongly preferred this longer and more energetically costly route. Moreover, the rate at which they learned to take the shorter route was very slow in comparison with fishes foraging alone. Thus, as predicted by our model, maladaptive information can be socially transmitted within animal populations.

Acknowledgements

D. Drullion was supported by a research grant awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council (Canada).

References

- Danchin, E., Giraldeau, L-A., Valone, T. J. & Wagner, R. H. 2004. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* **305**: 487-491.
- Drullion, D. & Dubois, F. 2008. Mate-choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information. *Behav. Ecol. Sociobiol.* (in press).
- Dubois, F. 2007. Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extra-pair mates? *Anim. Behav.* **74**: 1785-1793.
- Dugatkin, L. A. 1992. Sexual selection and imitation: Females copy the mate choice of others. *Am. Nat.* **139**: 1384-1389.

- Dugatkin, L. A. 1996. Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. **93**: 2770-2773.
- Dugatkin, L. A. 2000. *The imitation factor: Evolution Beyond the Gene*. The Free Press, NY.
- Dugatkin, L. A. 2005. Mistakes and the evolution of copying. *Ethol. Ecol. Evol.* **17**: 327-333.
- Dugatkin, L. A. & Godin, J-G. J. 1992. Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proc. R. Soc. Ser. B.* **249**: 179-184.
- Dugatkin, L. A. & Godin, J-G. J. 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behav. Ecol.* **4**: 289-292.
- Dugatkin, L. A. & Höglund, J. 1995. Delayed breeding and the evolution of mate copying in lekking species. *J. Theor. Biol.* **174**: 261-267.
- Fernandez-Juricic, E. & Kacelnik, A. 2004. Information Transfer and Gain in Flocks: the Effects of Quality and Quantity of Social Information at Different Neighbour Distances. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **55**: 502-11.
- Galef, B. G. 1990. A historical perspective on recent studies of social-learning about foods by norway rats. *Can. J. Psychol.* **44**: 311-329.
- Galef, B. G. & Whiskin, E. E. 2001. Interaction of Social and Individual Learning in Food Preferences of Norway Rats. *Anim. Behav.* **62**:41-46
- Galef, B. G. & White, D. J. 2000. Evidence of social effects on mate choice in vertebrates. *Behav. Process.* **51**: 167-175.

- Gibson, R. M., Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1991. Mate choice in lekking sage grouse revisited: the roles of vocal display, female site fidelity, and copying. *Behav. Ecol.* **2**: 165-180.
- Godin, J.-G., Herdman, E. J. E., & Dugatkin, L. A. (2005). Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour. *Anim. Behav.* **69**: 99-1005.
- Hoglund, J., Alatalo, R. V., Gibson, R. M. & Lundberg, A. 1995. Mate-choice copying in black grouse. *Anim. Behav.* **49**: 1627-1633.
- Kirkpatrick, M. & Dugatkin, L. A. 1994. Sexual selection and the evolutionary effects of copying mate choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **34**: 443-449.
- Laland, K. N. & Williams, K. 1998. Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behav. Ecol.* **9**: 493-499.
- Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. 1990. Manipulations of male parental investment in polygynous pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol.* **1**: 48-54.
- Losey, G. S., Stanton, F. G., Telecky, T. M., Tyler III W. A. & the Zoology 691 graduate Seminar Class. 1986. Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice: A model. *Am. Nat.* **128**: 653-664.
- Pruett-Jones, S. 1992. Independent versus non-independent mate choice: Do females copy each other? *Am. Nat.* **140**: 1000-1009.
- Sirota, E. 2001. Mate-choice copying by females: the advantages of a prudent strategy. *J. Evol. Biol.* **14**: 418-423.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1994. polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *Am. Nat.* **143**: 59-94.

- Stöhr, S. 1998. Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Anim. Behav.* **55**: 893-903.
- Swaddle, J. P., Cathey, M. G., Correll, M. & Hodkinson, B. P. 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proc. R. Soc. Ser. B.* **272**: 1053-1058.
- Wade, M. J. & Pruett-Jones, S. G. 1990. Female copying increases the variance in male mating success. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* **87**, 5749-5753.
- Westneat, D. F., Walters, A., McCarthy, T. M., Hatch, M. I. & Hein, W. K. 2000. Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Anim. Behav.* **59**: 467-476.
- White, D. 2004. Influences of social learning on mate-choice decisions. *Learn. Behav.* **32**:105-113.
- White, D. J. & Galef, B. G. 2000. 'Culture' in quail: social influences on mate choices of female *Coturnix japonica*. *Anim. Behav.* **59**: 975-979.
- Witte, K. 2006. Learning and Mate Choice. In: *Fish Cognition and Behavior* (C. Brown, K. Laland & J. Krause, eds), pp. 70-95. Blackwell Publishing, Oxford.
- Witte, K. & Ryan, M. J. 2002. Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, in the wild. *Anim. Behav.* **63**: 943-949.

CHAPITRE 3

Mate choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information

Dominique DRULLION and Frédérique DUBOIS

Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale
Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Sous Presse dans Behavioral Ecology and Sociobiology

Correspondance: Dominique Drullion, Département des Sciences biologiques,
Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7,
Canada

Tel : 514-343-6111 #1057

Email address: 

Résumé

On a longtemps pensé que l'imitation du choix de partenaire était restreint aux espèces polygynes et formant des arènes de reproduction. Pourtant, des études expérimentales récentes ont révélé que l'information sociale pouvait aussi jouer un rôle dans l'évolution des préférences de partenaires chez les espèces monogames prodiguant des soins bi-parentaux. Cependant, ce phénomène a seulement été démontré dans des conditions particulières, par conséquent la prévalence et l'importance de ce phénomène reste à être évalué. En particulier, les précédentes expériences consistaient à exposer des femelles tests à seulement une paire mâle-femelle à la fois, alors qu'en condition naturelle les femelles monogames observent probablement le choix de plusieurs femelles avant de prendre une décision. Ainsi, dans la présente étude, les femelles diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) pouvaient observer deux femelles modèles en simultanément, qui leur fournissaient soit une information sociale cohérente soit incohérente, selon qu'elles interagissaient avec différents types de mâles ou avec des mâles de même phénotype. On a trouvé que, lors du choix, l'importance relative donnée à l'information privée et sociale variait avec la cohérence de l'information sociale. Les femelles changeaient significativement de préférence seulement quand l'information sociale était cohérente. Il y avait néanmoins une large variation dans la réponse des femelles. De telles variations pourraient être dues au fait que les bénéfices de l'imitation du choix de partenaire sont fréquence-dépendants. Cette contrainte contribuerait à limiter l'utilisation d'information sociale chez les espèces monogames.

Mots clés: plasticité phénotypique, information incohérente, imitation du choix de partenaire, espèces monogames, diamants mandarins.

Abstract

For a long time, mate choice copying was thought to be restricted to lekking and polygynous species. Yet, recent experimental studies revealed that social information can play a role in the evolution of mate preferences in monogamous species with biparental care. However, this phenomenon has been demonstrated only under particular conditions and the prevalence and importance of this phenomenon therefore remains to be evaluated. In particular, previous laboratory experiments have consisted in exposing test females to only one paired male at a time, while under natural conditions monogamous females are likely to observe the choice of several females before making a decision. Thus, in the present study, female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) could observe two model females simultaneously, that provided either inconsistent or consistent information, depending on whether they were interacting with different types of males or with males of a same phenotype. We found that the relative importance given to private and social information on females' preferences varied with the consistency of social information and females significantly changed their preference only when social information was consistent. There was nevertheless a large variation in their responses. We suggest that such variations could be due to the fact that the benefits of mate-choice copying are frequency-dependent, and that this constrain would further contribute to limit the use of social information in monogamous species.

Keywords: Behavioural plasticity, Inconsistent information, Mate choice copying, Monogamous species, Zebra finches.

Introduction

When individuals have to choose a breeding partner, they can base their decision either on their own estimate of mates' quality (i.e. on private information), or on the behaviour and mating decisions of conspecifics, thereby using socially acquired information (Valone and Templeton 2002; Danchin et al. 2004; Dall et al. 2005; Valone 2007). Copying the mate choice of others would be advantageous when mate sampling is time-consuming because it would allow females to gain information about a larger number of potential partners. Also, it would particularly benefit young females with poor discrimination abilities that could thereby gain more reliable information about the different alternatives (Nordell and Valone 1998). On the other hand, when male assistance is required for successful rearing of offspring, females would do better to choose independently of each other or avoid already mated males to benefit from the totality of male parental care (Slagsvold et al. 1992; Slagsvold and Lifjeld 1994; Sandell and Smith 1996; Slagsvold and Viljugrein 1999).

Hence, for a long time, mate copying was thought to be restricted to species in which males provide only sperm to females and convincing evidence of copying therefore is available mainly for lekking (e.g. McComb and Clutton-Brock 1994; Höglund et al. 1995) and polygynous species (e.g. Dugatkin 1992; Dugatkin and Godin 1992; Dugatkin 1996; Galef and White 2000; Westneat et al. 2000). Yet, recent experimental studies revealed that social information can also play a role in the evolution of mate preferences in monogamous species with biparental care. Swaddle et al.'s (2005) experiments indicate that female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) not only may acquire preferences for particular individual males that had been observed to be successful mates, but also can generalize their preferences for males wearing the same band colour as those worn by males apparently chosen by other females.

However, mate-choice copying by monogamous females has been demonstrated only under particular conditions, and there are consequently at least two reasons why we would expect mate copying to occur less frequently in monogamous species than in polygamous species. First, there is only evidence that monogamous

zebra finch females can copy the mating decisions of others after two weeks of observation (Swaddle et al. 2005) while experiments where the test females could view the interaction during only 30 min (Doucet et al. 2004) or even one week (Swaddle et al. 2005), have failed to demonstrate mate-choice copying. Conversely, in many polygynous species, females modify their preferences after only 10 min of observation (e.g. Japanese quail (*Coturnix japonica*): White and Galef 1999; Sailfin molly (*Poecilia latipinna*): Witte and Noltemeier 2002; Guppy (*Poecilia reticulata*): Godin et al. 2005), which suggests that mate copying in monogamous species might be a relatively rare phenomenon that would be restricted to species in which the breeding period is not time constrained. Second, mate copying should occur less frequently in monogamous species with biparental care than in polygynous or lekking species because the association between the male and the female continues after copulation. This implies that unpaired monogamous females looking for a mate, are likely to observe frequently the mating decisions of many other females simultaneously, and so even if females do not reproduce synchronously. Their propensity to copy therefore should be affected not only by their age or previous experience (Jennions and Petrie 1997; Widemo and Saether 1999; Forstmeier and Birkhead, 2004; Burley and Foster 2006), as in polygamous species (e.g. Dugatkin and Godin 1993), but also by the number of model females they observe simultaneously and their level of consistency. Inconsistency can be due to female preference polymorphism or mate assessment errors that lead to unreliable information about males' quality. Monogamous females consequently should rely mainly on private information when model females provide inconsistent information. There is evidence that the frequency at which individuals use socially acquired information depends on the reliability of the information gained from personal experience or from observing others. For instance, van Bergen et al. (2004) found that nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) ignore social information when private information is reliable but rely mainly on social information when private information is less reliable.

Up to now, the question of whether individuals would be able to adjust their use of private and social information depending on circumstances has not been addressed in a mate choice context. So, in the present study, we investigated whether the preferences of female zebra finches for a generalized trait (i.e. leg band colour) were affected by the choice of conspecifics that provided them either consistent or inconsistent information. The preferences of female zebra finches are influenced by many male characteristics such as leg bands colour (Burley 1988; Swaddle and Cuthill 1994; Swaddle 1996), beak colour (Burley and Coopersmith 1987), investment in paternal care (Badyaev and Hill 2002) or song rate (Forstmeier and Birkhead 2004). Any difference in males' phenotype or behaviour therefore is likely to affect the propensity of females to copy each other's. Accordingly, Doucet et al. (2004) reported that the frequency at which females copy the mating decisions of others depends on the degree of social interaction between the model female and the male during the observation. So, to control for these confounding factors we decided to replace males by video images. Video playbacks are more and more frequently used in the context of mate choice (Kodric-Brown and Nicoletto 1997; Swaddle et al. 2006) as they are ideal tools to study individuals' responses to standardized stimuli. In our experiment, we could control with this procedure for behavioural differences among males, and females therefore could only use leg bands colour to discriminate among them. This experimental setup reflects a natural situation where females cannot easily discriminate between two alternatives because either males are very similar in appearance or females do not have sufficiently time for a complete assessment.

Methods

Subjects

We used 38 (4 males and 34 females) commercially purchased adult zebra finches that had never been in contact before; 30 females were used for the experiment while 4 males and 4 females were used to create videos. Males were all wild-type while females were of wild, white or brown phenotypes. Females were marked with one

numbered blue plastic leg band while males wore either two white (W) or orange (O) leg bands (one on each leg). Outside the experiments, the birds were kept on 13: 11 h light: dark photoperiod at a constant temperature of approximately 23°C with an *ad libitum* access to seeds and water. They were housed in cages (38x38x48cm) in same-sex groups of three to five birds; therefore males and females were visually but not acoustically isolated.

Test apparatus

All trials were conducted in a mate choice apparatus (Fig. 1) that was divided into three chambers: an observation chamber (20x25x20cm), a central choice chamber (35x40x35cm) and an end chamber (30x40x35cm). The end chamber was composed of either two symmetrical compartments each housing a male or a female during the video recording or a flat TFT screen during the experiment. The chambers were covered and separated by a Plexiglas partition so that we could easily observe and videotape the birds. The base of the observation chamber was elevated 15 cm above the floor and the floor of the choice chamber was made of inclined plans, in order to prevent females from staying on the ground. To allow familiarity with the environment, each female was placed in the test apparatus 2 hours per day during the five days preceding the beginning of the experiment. We considered only the time spent by the females on the two perches in front of each male but excluded from the analyses the time they spent on the back perch or on the ground. The time spent by zebra finch females in front of males in such mate choice apparatus has been found to correlate with actual mate choice (see Burley et al. 1982) and so this variable is traditionally used as a measure of mate preference in avian mate choice studies (e.g. Burley et al. 1982; White and Galef, 1999; Doucet et al. 2004; Swaddle et al. 2005).

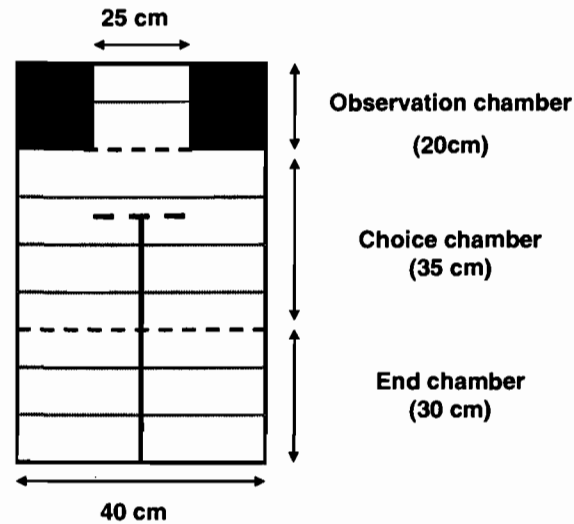


Figure 1. Plan view of the mate choice apparatus. The grey lines represent the perches while the black lines correspond to the partitions that are either opaque (full lines) or clear (dashed lines), the bold dashed black line in the choice chamber is an opaque partition that is put on only during the choice phase.

Procedure and treatments

We first measured the initial preferences of the test females for either of the leg band colours. To do that, they were placed in the observation chamber of the apparatus. Then, after an acclimation period of 30 min, they could observe a video clip divided into two scenes, each representing the same displaying male that has been recorded either with two orange or two white leg bands. The observation lasted for 40 min and after the first 30 min the position of the males was switched (see details about the videos below). At the end of the observation period we removed the transparent partition that confined the females to the observation chamber and measured their initial preferences as the time they spent on the perches in front of each male during 30 min (see Fig. 2). During all the duration of the observation period and the choice test, the females could hear but not see conspecifics males that were placed behind the TFT screen. Their presence was necessary because otherwise the females in the apparatus remained most often inactive.

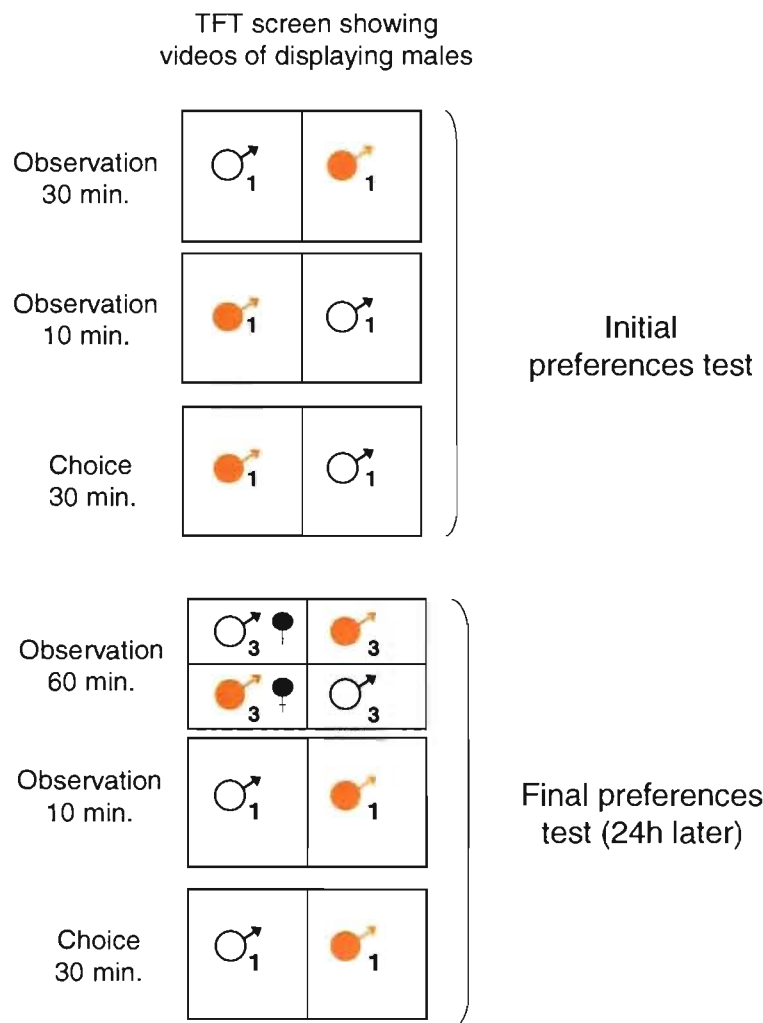


Figure 2. Procedure used in the experiment. The different panels represent the TFT screen on which there were two or four scenes of displaying males. The females' preferences were measured twice. For the second observation period, the colour of the leg bands worn by the males interacting with the model females differed between the three treatment groups. When the information was inconsistent (i.e. treatment OW), as in this example, the two model females were each interacting with a different type of male, whereas, when the information was consistent (i.e. treatment OO or WW), the two model females were each interacting with the same type of male.

After 24h, we measured the final preference of the test females by using the following setup: videoed males used for the final choice phase were the same as for the initial mate choice test (i.e. male 1 or 2) and only the observation period differed between the two tests. Not only females were placed in the observation chamber during 60 min but they could observe a video representing simultaneously 4 different scenes of a new male (i.e. male 3 or 4). On two scenes, the male was interacting with a model female and on the two others it remained alone (see details about the videos below). Hence, we had two information treatments (consistent and inconsistent) and three groups (WW, OO and WO) depending on the value of the social information: the information was consistent if both model females were interacting either with the two white banded males (treatment group WW) or with the two orange banded males (treatment group OO) whereas the information was inconsistent if one model female was interacting with a white banded male and the other with an orange banded male (treatment group WO).

So based on their initial preferences for either of the leg band colours, females were assigned to one of the three treatment groups: females that had a clear preference for the orange banded male (i.e. females that spent more than 70% of their time in front of this type of male) were assigned randomly either to the treatment groups (WW; $n=6$) or (WO; $n=7$). Inversely females that had a clear preference for the white banded male were assigned randomly either to the treatment groups (OO; $n=9$) or (WO; $n=3$), while those that had no clear preference ($n=5$) were excluded from the rest of the experiment.

Because we tested females' preferences only once before allocating them to a given treatment, we ignored if they had actually a strong preference for either male phenotype or if they chose at random. This might be problematic as females with no initial preference have a high probability of reversing subsequently their choice, which may induce significant differences between the initial and the final tests in both information treatments. However, to control for this confounding effect, we insured that the treatment groups were as similar as possible by excluding all the females that did not spend 70% or more of the time in front of a given male. Thus, as the

proportion of random females is unlikely to be higher in one or the other treatment group, we assume that differences in females' behaviour between the two information treatments should only be due to differences in the consistency of the social information.

Video stimuli

Recording

Videos of displaying pairs were recorded by using the following procedure. A male and a female were placed in the end chamber of the apparatus while a mini DV camera (Panasonic PV-GS250) was installed in the observation chamber approximately 30 cm from the end chamber. The 2 birds were separated from each other by a Plexiglas partition, in order that we could subsequently get sequences of males and females separately. In addition, to ensure that the videoed males will display towards the test females and not towards the side during the experiment, we placed in the end chamber only one perch, thereby forcing the birds to face the camera. Also, to avoid variations in male song rate that could affect female choice, the sound was not recorded. Each of the 4 pairs was filmed for 1 hour twice, first when the male had two white leg bands, one on each leg, and then when it wore two orange leg bands. Thus we obtained 8 videos (2 for each of the 4 different pairs) (Fig. 3).

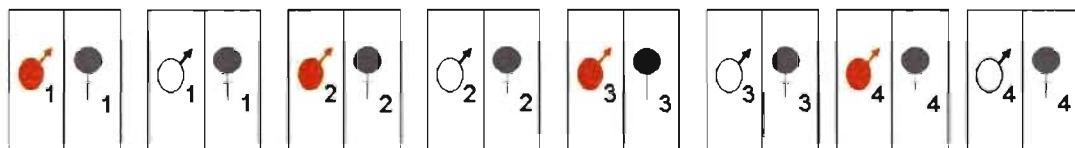


Figure 3. View of the eight videos used to create the ten sequences used to edit sixteen scenes which will in turn be used to edit our final video clips. Each pair being filmed twice, once when the male is orange banded and once when it is white banded.

Editing

We used a Mac G5 with Final Cut Pro 5 to edit the video clips. To do that, we first created 1 sequence for 10 stimulus individuals (4 males with white leg bands, 4 males with orange leg bands and 2 females) (Fig. 4). Only the more responsive females were used for all treatments, to avoid variations in the behaviour of the model females between treatment groups. For each sequence, we chose only the segments in which the birds displayed courtship behaviours (i.e. dancing, tail flicking, hopping and turning), and then assembled these segments together to create a video sequence of 10 to 15 min. The same sequence was repeated until we get scenes of 15, 30 or 40 min. From these 16 different scenes (Fig.5), we obtained 14 different clips.

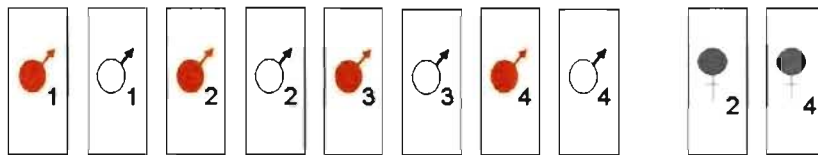


Figure 4. View of the ten sequences used to create sixteen scenes which will in turn be used to edit final video clips. Each sequences present birds displaying courtship behaviours

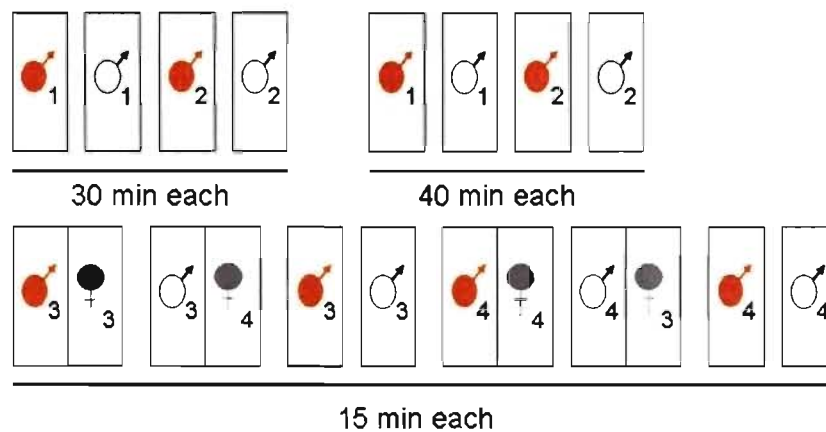


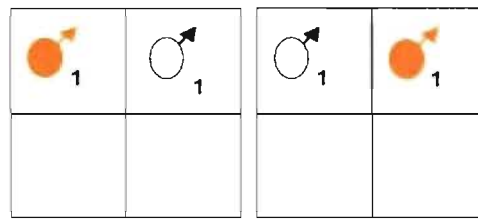
Figure 5. View of the sixteen scenes used to edit our final video clips.

The first 4 clips were divided into two distinct scenes that were assembled together and played simultaneously. Each scene represented a single male (i.e. males 1 or 2) displaying for 30 min. These clips were used for the initial observation period (Fig. 6a). For each of them, we used the same male that has been recorded with either two orange leg bands or two white leg bands. Thus, for a given male, we had two similar clips except that for one clip, the orange banded male was on the right of the screen, while for the other it was on the left (Fig. 6a). The 4 other clips, used for the test choices, were generated using the same procedure and the same males, but this time the clips lasted for 40 min. Finally, the 6 last clips were divided into 4 scenes and every 15 min each scene was allocated to a different position on the screen. Hence, the total duration of the clip was 1 hour. Each scene represented the same male (i.e. male 3 or 4) displaying either with a model female (two scenes) or alone (two scenes) and the male was either white banded (two scenes) or orange banded (two scenes). These clips were used for the final observation period. For each male, we generated three clips that corresponded to each of the three treatments (WW, OO and WO) (Fig. 6b). For all the clips, great care was taken to ensure that the videoed males and females appeared life-size on the TFT screens.

Statistical analyses

We calculated female preference as the ratio of time spent in front of the two ends of the choice chamber. To test if changes in females' preference differed between the two information treatments (i.e. consistent *vs* inconsistent) we conducted a Mann-Whitney test, because the assumption of normality was violated and data transformation did not generate normality. For the same reason, we performed a Wilcoxon signed ranks test to compare the initial and final preferences in the inconsistent and consistent treatment groups. Finally we ran a Fisher's exact test to compare the frequency of females using private information between the two treatments. Statistical analyses were conducted by using SPSS version 13.0 for Windows and all our tests were two-tailed.

a) Initial observation and tests choice



b) Final observation

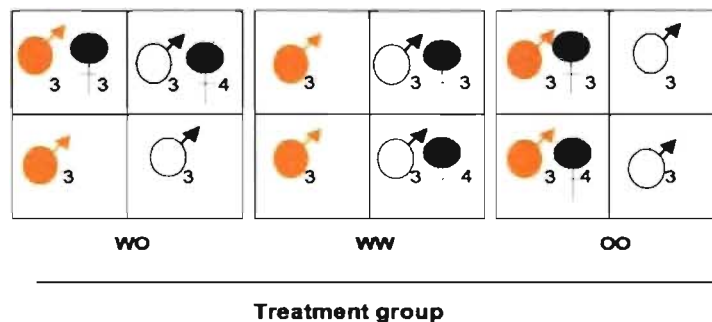


Figure 6. Examples of video clips used for each step of the experiment: a) Two clips used for the initial observation period (30 min) or two for the tests choice (40 min). Four other clips were created with another male (i.e. male 2). b) Clips used for the final observation period (60 min). For this observation period, three other clips, one for each treatment groups (WW, OO and WO), were created with another male (i.e. male 4). Before starting the experiment, we randomly chose which male would be used in observation and choice phases for each test female.

Results

The change in females' preferences between the initial and final test choice depended on the consistency of the social information, and so despite the fact that females in both treatments increased their preference for the initially unattractive male phenotype ("regression back to the mean"). The time spent by females in front of their non preferred male before they were exposed to social information did not differ between the two information treatments (Mann-Whitney test: $z=-1.68$, $N=25$, $p=0.10$; Fig.4: bar 1 versus 3). On the other hand, the increase in females' preference for the initially non preferred male was larger in the consistent social information treatment group, than in the inconsistent treatment group (mean difference between final and

initial preference ($X \pm SE$); inconsistent information: 0.14 ± 0.07 , $n=10$; consistent information: 0.48 ± 0.11 , $n=15$; Mann-Whitney test: $z=-1.97$, $n=25$, $p \leq 0.05$; Fig. 7: bar 1 minus 2 versus 3 minus 4). Thus, in the consistent information treatment, the majority of females reversed their initial preference for the initially non-preferred male (mean percent of time spent by females with the initially non preferred male ($X \pm SE$); initial test: 0.1 ± 0.02 ; final test: 0.58 ± 0.09 ; Wilcoxon signed-ranks test: $z=-2.9$, $n=15$, $p=0.003$). Conversely, when social information was inconsistent females did not reverse their initial preference. However, given that we retained only females that had a strong initial preference for a type of males, all females slightly increased the time spent with the initially non preferred male and the Wilcoxon signed-ranks test therefore revealed a significant difference between the two choice tests (mean percent of time spent by females with the initially non preferred male ($X \pm SE$); initial test: 0.06 ± 0.03 ; final test: 0.2 ± 0.08 ; Wilcoxon signed-ranks test: $z=-2.5$, $n=10$, $p=0.01$).

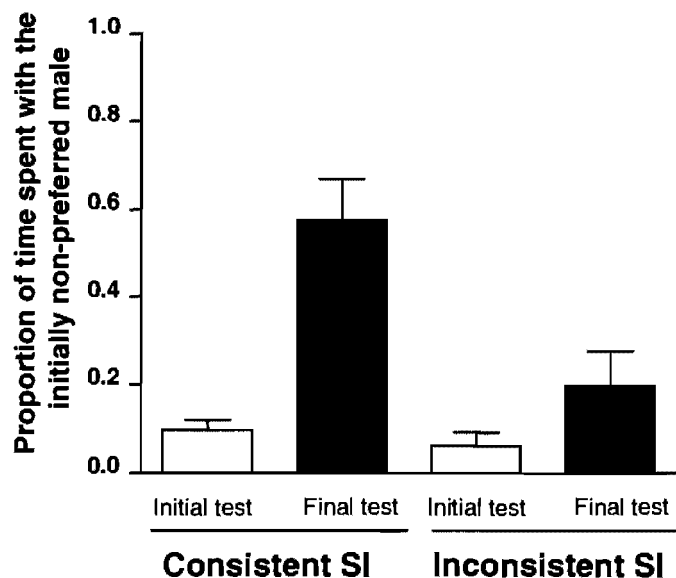


Figure 7. Change in percentage of time ($\pm 95\%$ CI) observer females spent with the initially non-preferred male according to the type of social information (SI) provided (consistent or inconsistent information).

Nevertheless, in the inconsistent condition, 70% of females ($N=7/10$) maintained their initial preference (i.e. spent less than 30% of time in front of a given male in both the initial and final tests) compared to only 27% ($N=4/15$) in the consistent condition. Hence, although the probabilities are close to the threshold of rejection, the proportion of females relying on private information was significantly higher in the inconsistent condition, in which both model females had apparently opposite preferences, than in the consistent condition (Fisher's exact test: bilateral $p=0.05$; unilateral $p=0.04$).

Discussion

Our study provides experimental evidence that monogamous females can socially acquire preferences for males wearing the same trait as the apparently chosen males after a brief observation period of 60 minutes. Thus, contrary to what has been previously suggested (Swaddle et al. 2005), our results indicate that the mating preferences of monogamous females can change rapidly. The difference between our results and those previously reported by Swaddle et al. (2005) suggests that the time required to induce a shift in females preferences would depend on several factors such as the ability of females to discriminate among males. Indeed, the time necessary to change the mating preferences of the females was shorter in the present study probably because, unlike Swaddle and collaborators (2005), we used videoed males that differed among each other only in regard to their leg band colour. Consequently it was difficult for females to discriminate between alternatives, a situation which is expected to favour the use of socially acquired information (Dugatkin 1996; Nordel and Valone 1998; Stöhr 1998; Sirot 2001; Valone and Templeton 2002; Dubois 2007). It is also possible that females changed their preferences more rapidly, because they could see two model females, rather than only one, simultaneously. Up to now, only Dugatkin (1998) has exposed test females to varying number of model females. He found that the increase in time spent by female guppies in front of the initially non-preferred male was not significantly different if they had the opportunity to see either two different model females for a period of 5

minutes each, or only one model female for 10 minutes. Hence, his results suggest that only the total duration of the observation would be important and that both the number of model females and the duration of the interaction between each pair would therefore have the same effect.

As expected, we found that the use of social information varied with the consistency of the information provided by the model females. More precisely, we found that females reversed their initial preference and gave more weight to social than private information when social information was consistent. On the contrary, when social information was inconsistent, most females maintained their initial preferences and ignore or gave little importance to the choice of model females. Although public information theory assumes that social and private information are weighted equally (Clark and Mangel 1984; Valone 1989; Valone and Giraldeau 1993), previous experiments with nine-spined sticklebacks have shown that individuals can weight the two types of information differently when they conflict (van Bergen et al. 2004). Our experiment not only confirms this finding but also provides the first evidence that individuals, in the context of mate choice, can use private and social information differently depending on whether demonstrators provide inconsistent or consistent information. There is evidence that females preference can be fundamentally different when they have to choose between video or live males (Swaddle et al. 2006). So it is possible that females would have had different initial preferences if we had used real males, instead of video stimuli. However, we see no reason why mate-choice copying would be a mechanism that would be observed only with video stimuli, and our conclusions therefore can be generalized to real situations. So, if our hypothesis that monogamous females have high probability to gain conflicting social information is correct, our results have important implications; they suggest that mate copying would be a relatively rare phenomenon in monogamous species, particularly when females breed in dense populations and have consequently many opportunities to observe the mating decisions of several females simultaneously.

Although the majority of females changed their preferences only when social information was consistent, there was nevertheless a large variation in their responses. Three different explanations could account for this variation. Firstly, it could indicate that the importance of social and private information may vary considerably not only depending on circumstances but also among females in a given condition, according to their age or experience. Supporting this finding, several studies with guppies have reported that young females with poor discrimination abilities tend to copy the mating decisions of conspecifics more frequently than older females (e.g. Dugatkin and Godin 1993), and that copying also depends on the age of the model females (Almacher and Dugatkin 2005). In the present study, however, these factors cannot be responsible for the observed differences as all the females we used, including model females, had the same age and no prior experience. Secondly, the observed variation in females' responses could arise because they are inconsistent in their choices between consecutive trials (Forstmeier and Birkhead 2004). Although we cannot totally exclude this explanation, inconsistency in female choices is likely to be low in the present case because videoed males among whom females could choose did not vary over time in traits or behaviour. So a more probable explanation for the observed differences would be that females differ in their ability to adjust their behaviour to local conditions. Limited behavioural plasticity is generally assumed to be the cause of the existence of behavioural syndromes; that is suites of correlated behaviours across situations (Sih et al. 2004). However, the presence of individuals with different behavioural plasticity abilities could also be due to the frequency-dependence of the payoffs, that prevents all individuals within a population from being plastic and hence capable of changing their behaviour depending on circumstances (Dubois et al. MS). As the benefits of copying are frequency-dependent in monogamous species but not in polygynous species, only this latter explanation could account for differences in the use of social information between monogamous and polygynous females and explain why the proportion of females that modify their preference after having observed others' mating decisions is apparently weaker in monogamous than in polygynous species.

To conclude, our experiment demonstrates that the consistency of social information, by modulating the relative importance given to private and social information, can affect the frequency of mate-choice copying and hence the strength of sexual selection. If monogamous females are likely to deal frequently with inconsistent information, because of the duration of the association male-female, we suggest that mate-choice copying, through the generalisation of a socially acquired preference, should have only a weak effect on the evolution of male traits under most circumstances. In addition, the lack of behavioural plasticity of some females could be the result of the negative frequency-dependence of the payoffs that would further contribute to limit the use of social information in monogamous species.

Acknowledgements

We thank Sophie St-Cyr for her assistance during the experiments, Nadia Aubin-Horth, Wolfgang Forstmeier and an anonymous referee for their constructive comments on a previous version of the manuscript. During this study, D. Drullion was supported from research grants awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council (Canada). The research presented here was carried out under animal care permit 06-005 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care.

References

- Amlacher J and Dugatkin LA (2005) Preference for older over younger models during mate-choice copying in young guppies. *Etho Ecol Evol* 17: 161-169
- Badyaev AV and Hill GE (2002) Paternal care as a conditional strategy: distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behav Ecol* 13: 591-597
- Burley NT, Krantzberg G and Radman P (1982) Influence of colour banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim Behav* 30: 444-455

- Burley NT (1988) Wild Zebra Finches have band-colour preferences. *Anim Behav* 36: 1235-1237
- Burley NT and Coopersmith CB (1987) Bill color preferences of Zebra Finches. *Ethology* 76: 133-151
- Burley NT and Foster VS (2006) Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Anim Behav* 72: 713-719
- Clark CW and Mangel M (1984) Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am Nat* 123: 626-641
- Dall SRX, Giraldeau LA, Olsson O, McNamara JM and Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 20: 187-193
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ and Wagner RH (2004) Public Information: From Nosy Neighbours to Cultural Evolution. *Science* 305: 487-491
- Doucet SM, Yezerinac SM and Montgomerie R (2004) Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? *Can J Zool* 82: 1-7
- Dubois F (2007) Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extrapair mates? *Anim Behav* 74: 1785-1793
- Dugatkin LA (1992) Sexual selection and imitation: Females copy the mate choice of others. *Am Nat* 139: 1384-1389
- Dugatkin LA (1996) Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93:2770-2773
- Dugatkin LA (1998) Genes, Copying, and Female Mate Choice: Shifting Thresholds. *Behav Ecol* 9: 323-327

- Dugatkin LA and Godin JGJ (1992) Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 249 : 179-184
- Dugatkin LA and Godin JGJ (1993) Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behav Ecol* 4: 289-292
- Forstmeier W and Birkhead TR (2004) Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. *Anim Behav* 68: 1017-1028
- Galef JrBG and White DJ (2000) Evidence of social effects on mate choice in vertebrates. *Behav Process* 51: 167-175
- Godin JGJ, Herdman EJE and Dugatkin LA (2005) Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour. *Anim Behav* 69: 999-1005
- Hoglund J, Alatalo RV, Gibson RM and Lundberg A (1995) Mate-choice copying in black grouse. *Anim Behav* 49: 1627-1633
- Jennions MD and Petrie M (1997) Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol Rev* 72: 283-327
- Kodric-Brown A and Nicoletto PF (1997) Repeatability of female choice in the guppy: response to live and videotaped males. *Anim Behav* 54: 369-376
- McComb K and Clutton-Brock T (1994) Is mate choice copying or aggregation responsible for skewed distributions of females on leks? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 255: 13-19
- Nordell SE and Valone TJ (1998) Mate choice copying as public information. *Ecol Lett* 1: 74-76

- Sandell MI and Smith HG (1996) Already mated females constrain male mating success in the European starling. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 263: 743-747
- Sih A, Bell A and Johnson JC (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19: 372-378
- Sirot E (2001) Mate-choice copying by females: the advantages of a prudent strategy. *J Evol Biol* 14: 418-423
- Slagsvold T, Amundsen T, Dale S and Lampe H (1992) Female-female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers. *Anim Behav* 43: 397-407
- Slagsvold T and Lifjeld JT (1994) Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *Am Nat* 143: 59-94
- Slagsvold T and Viljugrein H (1999) Mate choice copying versus preference for actively displaying males by female pied flycatchers. *Anim Behav* 57: 679-686
- Stöhr S (1998) Evolution of mate-choice copying: a dynamic model. *Anim Behav* 55: 893-903
- Swaddle JP (1996) Reproductive success and symmetry in zebra finches. *Anim Behav* 51: 203-210
- Swaddle JP, Cuthill IC (1994) Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature* 367: 165-166
- Swaddle JP, Cathey MG, Correll M and Hodkinson BP (2005) Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272: 1053-1058
- Swaddle JP, McBride L and Malhotra S (2006) Female zebra finches prefer unfamiliar males but not when watching non-interactive video. *Anim Behav* 72: 161-167

- Valone T (1989) Group foraging, Public Information, and Patch estimation. *Oikos* 56: 357-363
- Valone T (2007) From eavesdropping on performance to copying the behaviour of others: a review of public information use. *Behav Ecol Sociobiol*, in press
- Valone TJ and Giraldeau LA (1993) Patch estimation by group foraging: what information is used? *Anim Behav* 45: 721-728
- Valone T and Templeton JJ (2002) Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *R Soc Lond B Biol Sci* 357: 1549-1557
- van Bergen Y, Coolen I and Laland KN (2004) Nine-spined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271: 957-962
- Westneat DF, Walters A, McCarthy TM, Hatch MI and Hein WK (2000) Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Anim Behav* 59: 467-476
- White DJ and Galef JrBG (1999) Mate choice copying and conspecific cueing in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Anim Behav* 57: 465-473
- Widemo F and Saether SA (1999) Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends Ecol Evol* 14: 26-31
- Witte K and Noltemeier B (2002) The role of information in mate-choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*). *Behav Ecol Sociobiol* 52: 194-202

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1) Conclusions

Les animaux font en permanence face à des choix. Qu'il s'agisse d'approvisionnement, de reproduction ou encore de coopération, les individus doivent choisir la meilleure des possibilités pour maximiser leur aptitude biologique (reproduction, survie). Pour cela ils utilisent l'information disponible dans leur environnement. Récemment de plus en plus de preuves laissent penser que les animaux (particulièrement les animaux sociaux) auraient communément recours à une information dite sociale pour prendre différentes décisions nécessaires à la maximisation de leur aptitude biologique (voir Kendal et al. 2005 pour une synthèse).

a- Utilisation de l'information sociale, par le mécanisme d'imitation, chez les espèces monogames

Actuellement, la plupart des preuves concernant l'imitation se limitent aux espèces polygames ou formant des arènes de reproduction (Dugatkin, 1996; Galef & White, 1998; White & Galef, 1999, 2000; Westneat et al., 2000; Ophir & Galef, 2004). Seules deux études empiriques ont été menées chez les espèces monogames : l'une (Doucet et al., 2004) n'a pas permis de conclure à l'utilisation d'un tel mécanisme, et l'autre (Swaddle et al., 2005) plus convaincante démontre la capacité des diamants mandarins à généraliser une préférence socialement acquise mais seulement après un temps d'observation relativement long (2 semaines). D'un point de vue théorique, un seul modèle s'était, jusqu'à aujourd'hui, intéressé au mécanisme d'imitation chez ces espèces (Dubois, 2007). Ce modèle s'applique au cas particulier des copulations hors-couple, ainsi les femelles sollicitant de telles copulations peuvent choisir des mâles déjà en couple.

Mon doctorat visait à étudier l'utilisation d'information sociale et ses conséquences sur le choix du partenaire et le maintien des couples chez les oiseaux

monogames, en utilisant des approches théorique et empirique. Ces deux approches m'ont permis de mettre en évidence la capacité des individus monogames à acquérir une nouvelle préférence pour un mâle en particulier (mâle ayant eu du succès au préalable – Chapitre 1), mais également leurs capacités à généraliser cette nouvelle préférence à n'importe quel individu possédant les mêmes traits que ce mâle (Chapitres 2 et 3). L'approche théorique a également permis de mettre en évidence, pour la première fois, les conditions pour lesquelles l'information sociale, via le mécanisme de généralisation, devrait être avantageuse. Ainsi, les trois chapitres constituent une contribution importante aux études d'information sociale dans un contexte de choix du partenaire, en apportant un support considérable aux rares preuves selon lesquelles le phénomène d'imitation serait une stratégie utilisée par les espèces monogames pour choisir un partenaire. De plus, dans un contexte de choix de partenaires, aucune étude n'avait encore analysé les effets de différents facteurs environnementaux sur l'intérêt économique d'utiliser l'information sociale et plus précisément sur l'intérêt de faire des choix non-indépendants en utilisant l'imitation. Les chapitres 1 et 3 en particulier ont permis de faire varier différents facteurs environnementaux, comme le succès reproducteur des couples et la cohérence de femelles modèles, et d'analyser leur influence sur l'imitation du choix de partenaire.

b- Quels que soient les faits détectables, l'information sociale renseigne sur la qualité de la ressource convoitée

Ce travail permet d'apprécier les réponses comportementales des individus, selon qu'ils extraient l'information sociale de faits plus ou moins fiables. En effet, dans cette thèse je montre que les diamants mandarins ont la capacité de détecter et d'utiliser soit des indices directs de performance, comme le succès reproducteur (Chapitre 1), soit des indices indirects de performance, comme de simples interactions mâle-femelle, pour prendre une décision (Chapitre 3). Grâce aux indices directs, les femelles ont accès à la conséquence du choix observé, donc à une

information plus fiable. Avec les indices indirects, les individus sont obligés d'imiter un choix sans en connaître la conséquence réelle, et ont donc accès à une information moins fiable.

Toujours est-il que quelque soit l'indice utilisé, les femelles s'en servent pour estimer la qualité d'un partenaire potentiel et faire un choix. Le succès reproducteur des voisins leur permet de décider du devenir de leur couple pour une prochaine reproduction (Chapitre 1). La cohérence de l'information sociale quant à elle entraîne un changement de préférence de la part des femelles inexpérimentées (Chapitre 2). Ce travail appuie donc l'idée que toute information sociale renseigne, de façon plus ou moins fiable, sur la qualité d'une ressource. La fiabilité dépend de deux facteurs : d'une part, des capacités qu'ont les individus à faire des associations entre un individu modèle et un choix, puis entre un choix et sa conséquence ; d'autre part, des facteurs environnementaux (succès reproducteur et cohérence de l'information). Ces derniers, en jouant sur la fiabilité de cette information, jouent sur son intérêt économique, d'où la nécessité de revisiter la catégorisation actuelle de l'information sociale dans la littérature et d'abandonner la dichotomie selon laquelle l'information renseigne soit sur la présence/absence soit sur la qualité d'une ressource (Danchin et al., 2004; Dall et al., 2005).

c- Contrairement aux espèces polygames, chez les monogames l'information sociale n'est pas toujours avantageuse

Bien que mettant en évidence l'utilisation d'information sociale chez les espèces monogames, ce travail suggère toutefois que chez ces espèces, cette utilisation soit un peu plus limitée que chez les espèces polygames. Il existe deux raisons principales à cela.

Tout d'abord chez ces espèces, les individus qui copient prennent le risque de ne plus avoir accès à la ressource convoitée le moment venu. Ainsi, contrairement

aux modèles préexistants, le modèle développé dans le chapitre 2 prédit que la stratégie « sélective » pourrait être dans certaines conditions une stratégie évolutivement stable (ESS) pure. Ainsi, malgré des coûts d'échantillonnage importants, dans certaines conditions, l'imitation ne serait pas avantageuse chez les monogames. C'est le cas, lorsque les copieuses n'ont qu'un accès très limité aux mâles de bonne qualité, notamment quand le risque d'erreur d'échantillonnage des femelles sélectives ou la proportion initiale de bons mâles dans la population sont faibles.

Ensuite, la possibilité d'être fréquemment confrontée à une information sociale incohérente (Chapitre 3) due aux variations de préférences individuelles, au prolongement des interactions mâle-femelle au-delà de la copulation, ainsi qu'au manque de plasticité comportementale de certaines femelles, pourrait limiter l'utilisation d'information sociale lors du choix d'un partenaire.

Bien qu'ayant été obtenu en laboratoire ou de façon théorique, les résultats des trois chapitres de cette thèse permettent d'émettre des prédictions quant aux comportements qui pourraient être observés en nature. Dans le cadre précis du choix de partenaire, les espèces nichant en colonie devraient bénéficier de l'utilisation d'information sociale pour estimer leur succès reproducteur relatif et décider ou non de divorcer (Chapitre 1). Dans un contexte plus général, on s'attendrait à ce que les individus vivant au sein de populations denses aient facilement accès à de l'information sociale (Chapitre 2). Toutefois, les individus pouvant facilement observer plusieurs autres congénères faire différents choix, l'information sociale disponible pourrait être plus souvent incohérente, ce qui devrait en limiter l'utilisation (Chapitre 3). Néanmoins, si l'information privée reste particulièrement coûteuse les individus pourraient être tentés d'utiliser une information sociale incohérente pour réduire les coûts d'acquisition de l'information privée (Kendal et al. 2005). Ils auraient alors de grandes chances de s'engager dans des cascades d'information erronées, ce qui pourrait entraîner des comportements parfois sous-optimaux .

2) Perspectives de recherche

Les différents résultats obtenus grâce aux trois volets de ce doctorat, permettent également d'établir de nouvelles directions de recherche dans le domaine émergent de l'information sociale dans le choix du partenaire chez les espèces monogames.

a- Variabilité des réponses comportementales de femelles soumises à une même condition

Si les femelles choisissaient leur mâle en fonction de leur qualité génétique, on s'attendrait à observer des préférences particulièrement fortes lors du choix du partenaire, entraînant une consistance dans le choix des femelles ainsi qu'un choix relativement unanime entre femelles soumises à un même choix. Cependant, il est fréquent de trouver dans des études empiriques une certaine variabilité entre les individus testés (Wynn & Price, 1993; Royle et al., 2002; Forstmeier & Birkhead, 2004). On a d'ailleurs pu observer dans le Chapitre 3 que malgré des réponses comportementales claires face à une condition donnée, une variabilité inter-individuelle quant à l'utilisation d'information sociale existait pour un même traitement. Ces variations pourraient révéler un choix dépendant de la qualité génétique des individus ou refléter l'influence de différents facteurs sur la préférence individuelle des femelles. Alors qu'aucune étude ne s'est vraiment posée la question de l'origine de cette variabilité, aux moins trois paramètres pourraient influencer les réponses individuelles.

Tout d'abord, les femelles confrontées à une même condition pourraient ne pas être dotées des mêmes capacités cognitives, certaines ayant une meilleure perception et analyse de l'information que d'autres. Une différence de flexibilité entre les individus pourrait également expliquer que toutes les femelles ne s'ajustent pas de la même manière à une même condition. Les résultats d'un modèle de théorie des jeux ont révélé que dans un contexte « fréquence-dépendant » (lorsque les bénéfices

d'un comportement pour un individu donné dépendent non seulement de son propre comportement mais également de celui des autres) seuls certains individus devraient être flexibles, et donc capables de changer leur comportement en fonction des circonstances (Dubois et al., MS). Chez les espèces prodiguant des soins biparentaux, le type de personnalité et la complémentarité ou compatibilité phénotypique pourrait également expliquer les différences dans le choix des femelles (Widemo & Saether, 1999). Ce type de compatibilité pourrait être important pour assurer une coopération efficace entre partenaires (Forstmeier & Birkhead, 2004). Enfin, la dernière cause pourrait être une différence dans la qualité propre de chaque femelle (Burley, 1983; Burley & Foster, 2006). En effet, lors d'une expérience menée chez le diamant mandarin, Burley et Foster (2006) montrent qu'après avoir altéré la condition physique de certaines femelles, les femelles dont les ailes ont été coupées passent moins de temps avec les mâles attractifs. Les femelles de qualités différentes ne font pas les mêmes choix. Ainsi, il se pourrait que dans certaines conditions une femelle choisisse d'utiliser l'information sociale pour copier les choix des autres alors qu'une autre femelle ne trouverait pas d'intérêt à imiter un tel choix.

Les différentes causes que je viens de citer sont toutes potentiellement influencées par des facteurs génétiques et environnementaux. Ainsi, il serait particulièrement intéressant de développer des méthodes qui nous permettraient d'estimer les parts génétique et environnementale associées à chaque comportement. Pour cela, Giraldeau et Caraco (2000) proposent de développer des études pour établir des signatures caractéristiques de l'utilisation d'information sociale, de transmission génétique et finalement de l'environnement. On pourrait alors comparer des données obtenues à des données attendues et évaluer la part d'un certain comportement attribuable à l'utilisation d'information sociale, à la génétique ou à l'environnement. Ceci permettrait entre autres d'éviter la surinterprétation d'information sociale, particulièrement lorsqu'il s'agit de parler de culture animale.

Une approche expérimentale permettrait de vérifier si la fréquence d'imitation pourrait être influencée par une composante génétique. Pour cela, il faudrait tester la préférence des femelles avant et après exposition à une information sociale, mesurer

l'impact de cette information sur leur changement de préférence et les faire se reproduire. Par la suite, leur descendance subirait les mêmes tests et on pourrait alors comparer les résultats de la descendance à ceux des mères.

b- Hypothèse de la manipulation de la quantité d'androgène déposée dans les oeufs par les femelles

Les parents ont un outil puissant grâce auquel ils peuvent influencer le développement de leur progéniture, notamment en influençant l'environnement dans lequel le jeune se développe. Lorsque le phénotype des parents influence le phénotype des jeunes on parle alors d'effet parental ou plus souvent d'effet maternel (Groothuis et al., 2005). Actuellement, de nombreuses études portent sur l'investissement maternel dans les œufs ou plus précisément sur la quantité d'androgène déposée dans les œufs et sur son influence sur le développement des jeunes (Schwabl, 1996; Lipar & Ketterson, 2000; Eising et al., 2001; Eising & Groothuis, 2003; Rutkowska & Cichon 2006). Les résultats diffèrent énormément selon l'espèce étudiée mais également au sein de la même espèce. Ainsi, l'effet des androgènes sur différents facteurs pourrait dépendre du contexte. Les perspectives de recherche dans ce domaine sont nombreuses.

L'expérience décrite dans le chapitre 1 a mené à des résultats inattendus. Le premier corréle la variation de sex-ratio dans les nids à l'attractivité des femelles pour leur mâle. Le second traduit une préférence des femelles, suite à un échec de reproduction, pour les mâles voisins produisant plus de fils que de filles. Néanmoins, ce protocole n'était pas établi au départ pour étudier ce genre de relation. Il serait donc intéressant de reproduire le même type d'expérience mais en prenant de nouvelles données pour valider l'hypothèse selon laquelle les femelles peu attirées par leur partenaire manipuleraient la quantité d'androgène déposée dans les oeufs pour contraindre leur partenaire à investir plus dans la reproduction, ce qui indirectement créerait un biais dans la sex-ratio des jeunes. Il faudrait alors sexer les

oeufs qui n'ont pas éclos ainsi que les jeunes qui meurent avant d'avoir acquis leur plumage définitif, pour pouvoir établir précisément la sex-ratio primaire et secondaire de chaque couple. La détermination de la quantité d'androgène déposée dans chaque oeuf pondu serait également nécessaire pour voir s'il existe un dépôt différentiel en fonction de l'attraction des femelles pour leurs mâles. Finalement, il serait intéressant d'avoir des données précises sur l'investissement de chaque parent depuis la confection du nid jusqu'au sevrage des jeunes en passant par la couvaison de la portée, ainsi que sur l'intensité du quémandage des jeunes dans chaque nid. On pourrait alors vérifier si l'investissement des pères dépend de leur attractivité vis-à-vis des femelles (Burley, 1986), de la quantité d'androgène déposée dans les oeufs (Moreno-Rueda, 2007), ou encore de l'intensité de quémandage des jeunes (Kölliker et al., 1998; MacGregor & Cockburn, 2002).

Si une telle expérience devait être reproduite, il faudrait veiller à intégrer un 4^{ème} traitement (Une femelle ayant eu un succès de reproduction aurait pour voisin un autre couple à succès) aux trois traitements déjà existants (Succès face à Échec ; Échec face à Succès et Échec face à Échec) afin de pouvoir réaliser une ANOVA à mesures répétées. Il faudrait également augmenter les effectifs à au moins 10 couples par traitement pour avoir des corrélations plus robustes. L'unique raison pour laquelle ce protocole n'a pas été suivi dans le chapitre 1 est une question de logistique et de place pour héberger les oiseaux.

c- Stimuli utilisés suite à un échec de reproduction pour choisir un nouveau partenaire

L'essentiel des études de choix de partenaires se sont intéressées aux préférences des femelles pour des traits phénotypiques portés par les mâles, comme la couleur du plumage, la symétrie des caractères sexuels secondaires ou encore la couleur du bec (Burley & Coopersmith, 1987; Houtman, 1992; Saetre et al., 1994; Swaddle &

Cuthill, 1994; Sundberg & Dixon, 1996). En revanche, très peu de données existent sur l'utilisation de l'investissement paternel comme indice de qualité.

Des études expérimentales manipulant l'investissement des pères pourraient s'avérer fructueuses. Elles permettraient notamment de valider l'hypothèse selon laquelle les femelles, suite à un échec de reproduction, se baseraient sur l'investissement parental des partenaires potentiels pour en estimer leur qualité et éventuellement choisir leur nouveau partenaire (Chapitre 1).

d- Les femelles ont-elles besoin de connaître la qualité du futur partenaire pour divorcer ?

De nombreuses études ont été menées chez les monogames sur les facteurs pouvant influencer les taux de divorce. Ainsi, le degré de fidélité des individus peut dépendre de plusieurs facteurs comme leur âge (Orell et al., 1994), leur qualité intrinsèque, la disponibilité des partenaires potentiels (Ens et al., 1993) ou encore leur expérience de reproduction antérieure (Lindén, 1991; Dhondt & Adriaensen, 1994). Cependant, jusqu'à présent personne n'avait testé l'effet du succès reproducteur des congénères sur les chances de divorcer.

L'expérience du chapitre 1 montre que le succès reproducteur peut être utilisé comme un indice de qualité individuelle. En effet, les femelles ayant échoué dans leur reproduction abandonnent leur partenaire au profit du mâle voisin si et seulement si celui-ci a réussi sa reproduction. Les résultats appuient donc l'hypothèse de la meilleure option (Ens et al., 1993) plutôt que celle de l'incompatibilité (Coulson, 1966) pour expliquer l'existence de divorces chez les espèces monogames. En revanche, il est impossible de savoir si les individus divorcent lorsqu'ils connaissent réellement le succès de leur futur partenaire (ici le voisin) ou s'ils font une estimation de leur succès par rapport à la moyenne de la population pour décider de divorcer (Choudhury, 1995). Dans ce dernier cas, les individus pourraient alors prendre pour nouveau partenaire un parfait inconnu, du moment où leur précédent succès est

inférieur à la moyenne de la population (Choudhury, 1995). Ainsi, il serait intéressant de reproduire le même type d'expérience en donnant le choix à la moitié des femelles, à l'issue de la reproduction, entre leur partenaire et le mâle voisin alors que l'autre moitié aurait le choix entre leur partenaire et un inconnu.

e- Vers une culture animale

La capacité des individus à pouvoir apprendre et transmettre une information autrement que par les gènes, comme le montrent les différents volets de ce doctorat, est particulièrement intéressante car elle fournit les prémices de ce que plusieurs chercheurs appellent la « transmission culturelle » de l'information (Heyes, 1993; Freeberg, 2000).

Les critères nécessaires à l'établissement d'une culture animale sont au nombre de quatre :

- Acquisition d'un caractère par apprentissage social;
- Généralisation de la préférence socialement acquise. Cette étape nécessite des mécanismes cognitifs plus poussés que la première;
- Durabilité de l'acquisition sociale. Pour parler de culture il faut qu'il y ait une certaine stabilité dans les acquisitions faites. Or cette stabilité passe par la capacité des individus à maintenir intacte, pendant un certain temps, leur acquisition sociale;
- Transmission de la préférence socialement acquise entre générations (transmission verticale ou oblique).

Si les chapitres 1, 2 et 3 mettent en évidence l'existence des deux premiers critères, à savoir apprentissage social et généralisation d'une information socialement acquise, il reste à mettre en évidence la durabilité de l'information socialement acquise et la transmission de cette information entre générations. À l'heure actuelle, aucune étude n'a validé dans une même expérience les quatre critères présentés préalablement. Pourtant, de nombreux indices laissent envisager l'existence d'une telle culture chez

les animaux. En effet, de nombreux taxons, en particulier les oiseaux, font preuve de capacités de mémorisation surprenantes (Clayton & Dickinson, 1999; Griffith et al., 1999) et plusieurs études, notamment sur les phénomènes d'empreintes (Immelmann, 1972; Vos et al., 1993, Vos, 1994; Weisman et al., 1994), laissent penser qu'un tel mécanisme pourrait être utilisé pour une transmission verticale de l'information.

La question de la durabilité est difficile à traiter car ce n'est pas vraiment une notion opérationnelle, dans le sens où on ne peut pas vraiment faire de généralités là-dessus. Une fois perçue, l'information doit être stockée jusqu'au moment du choix. Pendant la phase de stockage intervient la capacité de mémorisation de l'information. Cette dernière est cruciale dans l'utilisation d'information sociale car si les individus, capables de percevoir l'information, ne sont pas capables de la mémoriser correctement, ils ne peuvent pas l'utiliser de façon fiable (Templeton & Giraldeau, 1996; Galef & Laland, 2005). Selon le comportement et selon les conditions, la durée de mémorisation nécessaire pour une transmission fiable de l'information est variable. Il est alors très difficile d'en faire un facteur opérationnel. C'est peut-être pour cela qu'il n'existe que peu d'études sur les facteurs écologiques et sociaux qui influencent le maintien à long terme de l'information acquise et la fiabilité de sa transmission entre les générations (Heyes, 1993; Lefebvre & Giraldeau, 1994; Galef & Allen, 1995). Pour étudier la mémorisation, il faudrait développer des tests de préférence (ou de performance) et faire varier le temps entre l'observation et le choix (ou l'action) de quelques heures à plusieurs jours. Plus le temps écoulé entre ces deux moments est long, plus les capacités de mémorisation doivent être importantes (Witte & Noltemeier, 2002). Il faudrait également intégrer à ces tests différentes qualités ou quantités d'information sociale transmises pour étudier l'effet de différents facteurs environnementaux sur la mémorisation et donc la fiabilité de l'information.

La question de la transmission de l'information aux générations suivantes peut être abordée de deux façons : soit en étudiant les phénomènes d'empreintes (transmission verticale de l'information), soit en montrant que les individus les plus jeunes apprennent des individus les plus âgés (Dugatkin & Godin, 1993) (transmission oblique de l'information).

L'existence d'empreinte sexuelle pourrait venir valider la transmission de caractères socialement acquis entre générations. On sait que chez les oiseaux ce phénomène est important (Immelmann, 1972; Bateson, 1978). Il pourrait être utilisé comme mécanisme de reconnaissance d'individus de la même espèce et donc pousser les jeunes à préférer des partenaires sexuels ressemblant à leurs parents. Cependant, pour éviter les risques de consanguinité, les individus devraient apprendre à préférer des partenaires légèrement différents de leurs parents, d'un point de vue phénotypique (Ten Cate & Bateson, 1988). Une expérience envisageable serait alors de former une trentaine de couples: une fois le lien social créé dix mâles seraient bagués en orange, dix autres en blanc et dix autres resteraient non-bagués. Par la suite on démarrerait une reproduction et une fois la maturité des jeunes atteinte, on testerait l'ensemble des jeunes femelles pour leur préférence entre un mâle bagué en blanc et un mâle bagué en orange. Ainsi, on pourrait connaître la tendance générale des préférences lorsque les femelles n'ont pas été exposées à des pères bagués et la comparer à celle obtenue lorsque les femelles ont soit été exposées à des mâles bagués en blanc soit en orange. Ce type d'expérience permettrait également d'étudier l'effet de l'imitation sur les caractères préférés et non préférés au cours des générations.

f- Effet de l'imitation sur la sélection sexuelle : une approche théorique

En ajoutant une partie intergénérationnelle au modèle développé dans le chapitre 2, on pourrait émettre des prédictions quant aux facteurs susceptibles de diriger la sélection sexuelle. Notamment, la sex-ratio opérationnelle est un des facteurs qui devrait avoir un effet sur la force et la direction de la sélection sexuelle. En effet, cette sex-ratio peut influencer l'intensité de la compétition intra-sexuelle (Emlen & Oring, 1977). De plus, dans de bonnes conditions environnementales, la sex-ratio opérationnelle est corrélée à la sex-ratio des progénitures produites. Or la sex-ratio des jeunes peut, dans certains cas, jouer sur la distribution des soins parentaux qui, en

retour, ont un impact sur l'attractivité des mâles (Chapitre 1). Des variations dans la sex-ratio opérationnelle devraient donc permettre de faire différentes prédictions quant aux caractères sexuels secondaires sélectionnés au cours du temps.

3) Implication évolutive

La sélection naturelle constitue un aspect fondamental de la théorie de l'évolution. Elle repose sur trois principes. Le premier est celui de la variation entre individus, puis vient celui de l'avantage sélectif selon lequel certains individus portent des variations leur permettant de se reproduire mieux que les autres, dans un environnement donné. Finalement, il y a le principe d'héritabilité selon lequel les caractéristiques avantageuses doivent être héritées. Or, l'héritabilité représente la fraction de la variance phénotypique qui est transmise par voie génétique.

Cependant, la ressemblance « parents - enfants » peut être influencée par d'autres facteurs non génétiques comme l'environnement direct, l'effet parental qui agit avant la fécondation et également l'apprentissage social entre générations. Ainsi, prendre en considération l'existence de mécanismes utilisant l'information sociale en écologie comportementale est particulièrement important lorsque l'on se projette sur une échelle évolutive. Ces mécanismes, comme l'imitation, peuvent déclencher la transmission de comportements entre individus de générations différentes ou au sein d'une même génération, aboutissant à une « transmission culturelle » de l'information. Or, cette transmission s'apparente fortement à la transmission génétique. La transmission génétique correspond à la part de variation phénotypique transmise par les gènes d'une génération à l'autre. La transmission culturelle, elle, correspond à la part de la variation phénotypique transmise entre générations par apprentissage social plutôt que par voie génétique. À ce titre, elle peut entraîner des changements au niveau des différentes pressions de sélection qu'elles soient naturelle ou sexuelle. Ces changements devraient d'une part être plus rapides que ceux issus de la transmission génétique puisque la transmission culturelle agit de façon verticale

(entre générations), de façon horizontale (au sein d'une même génération) et de façon oblique (entre individus non apparentés mais de génération différente). D'autre part, une préférence qui aurait atteint une certaine fréquence dans la population pourrait, par la voie culturelle entraîner la fixation d'un trait dans la population qui n'aurait pourtant pas été sélectionné de façon génétique (Laland, 1994). Ainsi, de par ses conséquences sur les processus évolutifs, continuer d'ignorer la transmission d'information par voie non génétique, comme l'imitation, entraînerait donc un manque de connaissance d'une grande partie de la diversité des mécanismes d'évolution.

Au moins deux facteurs ne facilitent pas l'avancée des études dans ce domaine émergent de l'écologie comportementale : le manque de concepts clefs et de définitions claires (Dall et al., 2005), d'où l'importance de reconsidérer la catégorisation de l'information dans le futur et le fossé subsistant entre études théoriques et empiriques sur la question de la transmission de l'information. Ce fossé existe depuis le début des études sur l'information sociale pour deux raisons principales. Tout d'abord, les premiers modèles théoriques développés sont des modèles de transmission de l'information sociale (transmission culturelle) alors que les études empiriques traditionnelles en laboratoire ne renseignent que rarement sur la façon dont l'information peut diffuser entre les individus. Les études empiriques étaient, et sont encore souvent fondées sur les processus agissant sur l'individu ainsi que sur la nature de l'information transmise. C'est dans les années 1980-90 que commencent à apparaître des recherches empiriques traitant des mécanismes de propagation de l'information sociale par l'apprentissage social (Palameta & Lefebvre, 1985; Giraldeau & Lefebvre, 1987; Galef & Allen, 1995). Ces recherches viennent quelque peu réduire le fossé entre les deux approches. Ensuite, les approches empirique et théorique lorsqu'elles abordent la question de la transmission, privilégient chacun des modes de transmission de l'information différents. Ainsi, les modèles de transmission culturelle sont rarement testés empiriquement. Les modèles sont essentiellement basés sur une transmission verticale de l'information, c'est-à-dire une transmission entre générations différentes. Ils prédisent donc souvent des

traditions stables (Cavalli-Sforza & Feldman, 1981), à l'image de la stabilité retrouvée dans la réplication génétique de l'information. Les études empiriques, elles, illustrent surtout une transmission horizontale (au sein d'une même génération) plus instable à cause notamment des facteurs sociaux, économiques et cognitifs. Ces facteurs varient et peuvent altérer la transmission de l'information par le biais de l'imitation, la rendant plus éphémère. En effet, l'information se propage rapidement mais est aussi rapidement remplacée, souvent dans une échelle de temps plus courte qu'une génération. Cette différence d'approche maintient donc une certaine distance entre les recherches empiriques et théoriques, d'où l'intérêt de développer plus de modèles de transmission horizontale de l'information (Chapitre 2) pouvant être testés empiriquement (Chapitre 3). Le développement d'études empiriques sur la transmission verticale de l'information sociale devrait également permettre de réconcilier les deux approches.

Dans les années 1980, la découverte des copulations hors couple chez les espèces monogames a permis de redéfinir la monogamie et de susciter un intérêt croissant pour les études de sélection sexuelle et de choix du partenaire chez ces espèces. Récemment, la découverte selon laquelle des espèces polygames étaient capables de généraliser une préférence socialement acquise à n'importe quel individu possédant le trait préféré (White & Galef, 2000 ; Godin et al., 2005) a suscité l'intérêt pour des études sur l'utilisation d'information sociale chez les espèces monogames. Le concept d'information sociale en écologie comportementale est relativement récent, il fait l'objet de nombreuses études particulièrement dans le domaine de l'approvisionnement social. En revanche, dans le domaine de la sélection sexuelle et du choix de partenaire, il reste beaucoup à faire. Les travaux présentés dans cette thèse fournissent des résultats extrêmement encourageants et novateurs pour ce domaine et permettent d'ouvrir la voie à de nombreuses autres études.

Liste des références

- Bateson, P. (1978). Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, 273, 659-660.
- Burley, N. (1983). The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, 4, 191-203.
- Burley, N. (1986). Sexual Selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*, 127, 415-445.
- Burley, N., & Coopersmith, C. B. (1987). Bill color Preferences of Zebra Finch. *Ethology*, 76, 133-151.
- Burley, N. T., & Foster, V. S. (2006). Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour*, 72, 713-719.
- Cate, C. T., & Bateson, P. (1988). The evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting. *Evolution*, 42, 1355-1358.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (1981). *Cultural transmission and Evolution: A quantitative approach*. New Jersey: Princeton University Press.
- Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, 50, 413-429.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 403-416.
- Coulson, J. C. (1966). The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *The Journal of Animal Ecology*, 35, 269-279.

- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 187-193.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Wagner, R. H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, 305, 487-491.
- Dhondt, A. A., & Adriaensen, F. (1994). Causes and effects of Divorce in the Blue Tit *Parus caeruleus*. *The Journal of Animal Ecology*, 63, 979-987.
- Doucet, S. M., Yezerinac, S. M., & Montgomerie, R. (2004). Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1-7.
- Dubois, F. (2007). Mate choice copying in monogamous species: should females use public information to choose extrapair mates? *Animal Behaviour*, 74, 1785-1793.
- Dugatkin, L. A. (1996). Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Science U S A*, 93, 2770-2773.
- Dugatkin, L. A., & Godin, J.-G. J. (1993). Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, 4, 289-292.
- Eising, C. M., Eikenaar, C., Schwabl, H., & Groothuis, T. G. G. (2001). Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 268, 839-846.

- Eising, C. M., & Groothuis, T. G. G. (2003). Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Animal Behaviour*, *66*, 1027-1034.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, *197*, 215-223.
- Ens, B. J., Safriel, U. N., & Harris, M. P. (1993). Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour*, *45*, 1199-1217.
- Forstmeier, W., & Birkhead, T. R. (2004). Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. *Animal Behaviour*, *68*, 1017-1028.
- Freeberg, T. M. (2000). Culture and courtship in vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. *Behavioural Processes*, *51*, 177-192.
- Galef, B. G., & Allen, C. (1995). A New Model System for Studying Behavioral Traditions in Animals. *Animal Behaviour*, *50*, 705-717.
- Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *BioScience*, *55*, 489-499.
- Galef, B. G., & White, D. J. (1998). Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *55*, 545-552.
- Giraldeau, L.-A., & Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A., & Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food finding behaviour in pigeons. *Animal Behaviour*, *35*, 387-394.

- Godin, J-G. J., Herdman, E. J. E., & Dugatkin, L. A. (2005). Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour. *Animal Behaviour*, *69*, 999-1005.
- Griffiths, D., Dickinson, A., & Clayton, N. (1999). Episodic memory: What can animals remember about their past? *Trends in Cognitive Sciences*, *3*, 74-80.
- Groothuis, T. G. G., Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C., & Eising, C. (2005). Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *29*, 329-352.
- Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, *46*, 999-1010.
- Houtman, A. (1992). Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London B*, *249*, 3-6.
- Immelman, K. (1972). Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. Dans D: S. Lehrman, R. A. Hinde, & E. Shaw (Éds.), *Advances in the Study of Behavior* (pp. 147-169). New, York: Academic Press.
- Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., & Laland, K. N. (2005). Trade-offs in the adaptative use of social and asocial learning. *Advances in the study of behaviour*, *35*, 333-379.
- Kölliker, M., Richner, H., Werner, I., & Heeb, P. (1998). Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour*, *55*, 215-222.
- Laland, K. N. (1994). Sexual Selection with a Culturally Transmitted Mating Preference. *Theoretical Population Biology*, *45*, 1-15.

- Lefebvre, L., & Giraldeau, L.-A. (1994). Cultural transmission in pigeons is affected by the number of tutors and bystanders present. *Animal Behaviour*, *47*, 331-337.
- Lindén, M. (1991). Divorce in great tits- chance or choice? an experimental approach. *The American Naturalist*, *138*, 1039-1050.
- Lipar, J. L., & Ketterson, E. D. (2000). Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Aegelius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, *267*, 2005-2010.
- MacGregor, N. A., & Cockburn, A. (2002). Sex differences in parental response to begging nestlings in superb fairy-wrens. *Animal Behaviour*, *63*, 923-932.
- Moreno-Rueda, G. (2007). Yolk androgen deposition as a female tactic to manipulate paternal contribution. *Behavioral Ecology*, *18*, 496-498.
- Ophir, A. G., & Galef, B. G. (2004). Sexual experience can affect use of public information in mate choice. *Animal Behaviour*, *68*, 1221-1227.
- Orell, M., Rytönen, S., & Koivula, K. (1994). Causes of divorce in the monogamous willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Animal Behaviour*, *48*, 1143-1154.
- Palameta, B., & Lefebvre, L. (1985). The social transmission of a food-finding technique in pigeons: what is learned? *Animal Behaviour*, *33*, 892-896.
- Royle, N. J., Hartley, I. R., & Parker, G. A. (2002). Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. *Nature*, *416*, 733-736.
- Rutkowska, J., & Cichon, M. (2006). Maternal testosterone affects the primary sex ratio and offspring survival in zebra finches. *Animal Behaviour*, *71*, 1283-1288.

- Saetre, G.-P., Dale, S., & Slagsvold, T. (1994). Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour*, 48, 1407-1416.
- Schwabl, H. (1996). Maternal Testosterone in the Avian Egg Enhances Postnatal Growth. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 114A, 271-276.
- Sundberg, J., & Dixon, A. (1996). Old, colourful male yellowhammers *Emberiza ciltrinella* benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour*, 52, 113-122.
- Swaddle, J. P., & Cuthill, I. C. (1994). Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature*, 367, 165-166.
- Swaddle, J. P., Cathey, M. G., Correll, M., & Hodkinson, B. P. (2005). Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 1053-1058.
- Templeton, J. J., & Giraldeau, L.-A. (1996). Vicarious Sampling: the Use of Personal and Public Information by Starlings Foraging in a Simple Patchy Environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 105-114.
- Vos, D. R. (1994). Sex recognition in zebra finch males results from early experience. *Behaviour*, 128, 1-14.
- Vos, D. R., Prijs, J., & Cate, C. T. (1993). Sexual imprinting in zebra finch males: a differential effect of successive and simultaneous experience with two colour morphs. *Behaviour*, 126, 137-154.
- Weisman, R., Shackleton, S., Ratcliffe, L., Weary, D., & Boag, P. (1994). Sexual preferences of female zebra finches: imprinting on beak colour. *Behaviour*, 128, 15-24.
- Westneat, D. F., Walters, A., McCarthy, T. M., Hatch, M. I., & Hein, W. K. (2000). Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Animal Behaviour*, 59, 467-476.

- White, D. J., & Galef, B. G. (1999). Mate choice copying and conspecific cueing in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *57*, 465-473.
- White, D. J., & Galef, B. G. (2000). 'Culture' in quail: social influences on mate choices of female *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, *59*, 975-979.
- Widemo, F., & Saether, S. A. (1999). Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, *14*, 26-31.
- Witte, K., & Noltemeier, B. (2002). The role of information in mate-choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *52*, 194-202.
- Wynn, S. E., & Price, T. (1993). Male and Female choice in zebra finches. *Auk*, *110*, 635-638.