

Université de Montréal

L'influence de la sélection fréquence-dépendante sur le choix de partenaire
chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Par

Cynthia Hébert-Brassard

Département des Sciences biologiques

Faculté des Arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Août 2014

© Cynthia Hébert-Brassard

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

L'influence de la sélection fréquence-dépendante sur le choix de partenaire chez le
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Présenté par :

Cynthia Hébert-Brassard

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Sophie Breton

.....
président-rapporteur

Frédérique Dubois

.....
directrice de recherche

Clint Kelly

.....
membre du jury

Résumé

La sélection fréquence-dépendante est un mécanisme d'évolution selon lequel l'aptitude d'un type varie en fonction de sa fréquence dans la population. Ce mécanisme joue un rôle important dans de nombreuses interactions autant interspécifiques (parasitisme, prédation, compétition), qu'intra-spécifiques entre les différents phénotypes d'une même espèce. La sélection fréquence-dépendante peut être positive ou négative et favoriser alors les phénotypes communs ou rares, respectivement. Elle a été mise en évidence dans le contexte du choix de partenaire chez plusieurs espèces, notamment chez certaines espèces d'insectes (ex.: demoiselles, drosophiles, cantharide de Pennsylvanie) et de poissons (ex.: guppys, xiphos), mais elle a été aussi récemment découverte chez l'humain. L'importance de la sélection fréquence-dépendante dans le choix de partenaire chez les espèces monogames reste tout de même peu explorée et cette étude vise à combler cette lacune en utilisant le diamant mandarin, un passereau monogame, comme modèle biologique. Nous avons étudié l'importance de ce mécanisme lorsqu'un trait est neutre et lorsque celui-ci constitue un indicateur de qualité. De plus, nous avons tenté de déterminer si la présence de rivales peut modifier la préférence initiale des femelles pour les phénotypes rares ou communs.

Mots-clés

Sélection sexuelle, choix de partenaire, sélection fréquence-dépendante négative, trait condition-dépendant, effets d'audience, monogamie

Abstract

Frequency-dependant selection is an evolution mechanism in which the fitness of a type depend of its frequency in the population. This mechanism play an important role in several interspecific (parasitism, predation, competition) and intraspecific interactions within different phenotypes of a same species. Frequency-dependant selection can be positive or negative and favor, respectively, either common or rare phenotype. This selection has been found in context of mated choice of several species, especially in insects (damsselfly, drosophila, soldier beetle) and fishes (guppy, swordtail) and it has even been recently discover in humans. The significance of frequency-dependent selection in mated choice of monogamous species is still less explored and this study used the zebra finches (a monogamous passerine) in order to explored this field. We studied the significance of this mechanism when a character is neutral and when it is rather a quality cue. Also, we attempt to establish if rivals' presence affect or modify the initial preference of females for common or rare phenotypes.

Keywords

Sexual selection, mate preference, negative frequency-dependent selection, condition-dependant character, audience effect

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Liste des tableaux et figures	vii
Liste des sigles et abréviation.....	viii
Remerciements	ixx
Chapitre 1	1
Introduction.....	1
La sélection sexuelle	2
La sélection fréquence-dépendante.....	2
La sélection fréquence-dépendante dans le choix de partenaire	4
Les traits conditions-dépendants	5
Le choix de partenaire chez les espèces monogames.....	6
Les effets d'une audience sur le choix de partenaire	8
Objectifs et hypothèses de travail.....	10
Objectifs.....	10
Hypothèse section 1- Sélection fréquence-dépendante.....	10
Hypothèse section 2 - Sélection condition-dépendante du trait rouge.....	11
Hypothèse section 3- L'effet d'une audience.....	11
Chapitre 2	13
Méthodologie	13
Sujets	14
Dispositif expérimental	15
Mesure de la qualité des femelles	16
Mesures de préférence	177

Préférences pour les mâles rouges.....	18
Préférences contrôles.....	19
Tableau 1.....	20
Analyses des résultats	201
Résultats présentés dans l'article.....	21
Résultats non présentés dans l'article.....	21
Section 1.....	21
Section 2.....	22
Section 3.....	22
Figure 1.....	23
Figure 2.....	24
Chapitre 3	255
Déclaration des coauteurs.....	266
Article	2527
Summary.....	27
Introduction.....	28
Material and method.....	29
Subject.....	29
Mate preference tests.....	30
Measure of female quality.....	31
Analyses.....	32
Results and discussion.....	32
Aknowledgments.....	34
References.....	34
Figure.....	38

Figure 1.....	38
Figure 2.....	39
Chapitre 4	40
Résultats présentés partiellement ou non présentés dans l'article.....	40
Mesures de qualité.....	411
Section 1 : Fréquence-dépendance des phénotypes	412
Figure 3.....	42
Section 2 : Sélection condition-dépendante sur le trait rouge	433
Figure 4.....	43
Section 3 : Effet de l'audience	444
Figure 5.....	44
Chapitre 5	466
Discussion et conclusions générales	466
Section 1 : La sélection fréquence-dépendance	477
Section 2 : La sélection condition-dépendante du trait rouge.....	499
Section 3 : L'effet d'une audience	51
Conclusions.....	533
Références.....	566
Annexe 1.....	65

Liste des tableaux et figures

Chapitre 2

Tableau 1 : Récapitulatif des tests effectués pour les sections : *Préférences pour les mâles rares*, *Préférences pour les mâles nouveaux*, *Préférences en présence d'une audience* et *Préférences contrôles*

Figure 1 : Dispositif expérimental utilisé lors des tests de choix de partenaire

Figure 2 : Couleur de bagues portées par les mâles en fonction du groupe de femelles et des tests de préférence

Chapitre 3 - Figures de l'article

Figure 1. Top view of the mate-choice apparatus with: the observation compartment (A), the male compartment (D) and the choice compartment divided into the neutral zone (B) and the choice zone (C). The grey lines represent the perches while the black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

Figure 2. Preference for rare males in relation to female body condition.

Chapitre 4

Figure 3 : Préférence des femelles pour les mâles bagués en jaune (panneau a), bleu (panneau b) et vert (panneau c) en fonction de leur qualité lors des tests contrôles

Figure 4 : Préférence des femelles pour les mâles bagués en rouge par rapport aux mâles bagués en bleu en fonction de leur qualité lors des tests contrôles

Figure 5 : Modification de la préférence en présence d'une audience en fonction de la préférence pour les mâles rares et nouveaux

Annexe 1

Tableau 2 : Comparaison des résultats obtenus avec l'indice de l'échelle de masse (IM) et le ratio poids/tarse (RPT) comme mesure de qualité dans les différentes corrélations présentées dans ce mémoire

Liste des sigles et abréviation

°C : Degré Celsius

cm : centimètre

mm : millimètre

h : heure

IM : Échelle de l'indice de masse

PCBI : Préférence contrôlée pour le biais initial

RPT : Ratio poids/tarse

SFD : Sélection fréquence-dépendante

SFDP : Sélection fréquence-dépendante positive

SFDN : Sélection fréquence-dépendante négative

Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement ma directrice, Frédérique, qui m'a permis l'entreprise d'un projet pour le moins incertain et qui m'a soutenue tout au long de ce périple. La confiance qu'elle m'a portée m'a permis de réaliser un des plus beaux projets de ma vie, merci.

Un merci tout spécial à Julie, coéquipière de labo depuis le premier jour, avec qui j'ai partagé tous mes doutes, défaites et victoires. Évidemment, tout cela ce ne fait pas sans devenir une précieuse amie.

Merci à tous ceux et celles qui sont venus remplir quelque temps le labo de leur sourire, Véronique, Gabriel, Elsa, Lauriane et Yannick.

Et comment oublier les vendredis soirs en compagnie de ses magnifiques Françaises, à qui j'ai essayé de donner un peu de mon amour (haine) de l'hiver, du hockey et des bûcherons. Évidemment, au final, je crois qu'elles m'en ont bien plus apporté que je n'ai pu le faire, merci Alexe et matante Camille.

Merci à Martine, Geneviève, Marie-Soleil et tous les autres pour toutes ces soirées qui m'ont permis de décompresser et surtout, d'apprécier les bonnes choses.

Merci à mon plus grand allié, Olivier, qui a su m'épauler chaque jour, avec patience et tellement d'amour. Je t'aime.

Et finalement, merci à mon père et ma grand-mère, de m'avoir soutenue, d'avoir cru en moi, et d'être de si merveilleuses personnes. Je vous aime.

Chapitre 1

Introduction

La sélection sexuelle

La sélection sexuelle est un concept introduit par Darwin (1874) afin d'expliquer l'évolution de caractères sexuels secondaires différents chez deux individus de la même espèce, mais de sexes opposés. Selon les principes de la sélection naturelle (Darwin, 1859), les caractères évoluent lorsqu'ils confèrent un avantage en termes d'aptitude à l'individu qui les porte. Selon ce concept, puisque les deux sexes d'une même espèce sont soumis aux mêmes contraintes environnementales, un caractère avantageux (ou non) devrait l'être chez les deux sexes et donc se développer (ou non) chez les deux sexes de cette même espèce, ce qui n'est pas le cas des caractères sexuels secondaires, qui sont parfois très extravagants et qui sont présent chez un seul des deux sexes d'une espèce (souvent les mâles). Ces caractères ne peuvent donc pas être uniquement expliqués par la sélection naturelle et ils auraient plutôt été sélectionnés afin de favoriser l'accès aux partenaires sexuelles, ce que Darwin décrira comme la sélection sexuelle (1874). Des caractères tels que la taille impressionnante chez les mâles éléphants de mer (jusqu'à trois fois celle des femelles) (LeBoeuf 1974, Deutsch et al., 1990) ou celle des cerfs élaphe mâles (Clutton-Brock et al., 1982) ainsi que la couleur rouge des becs des merles noirs mâles (Faivre et al., 2003) seraient quelques-uns des exemples de caractères sexuels secondaires ayant évolué par sélection sexuelle.

La sélection fréquence-dépendante

La sélection fréquence-dépendante (SFD) est un mécanisme d'évolution selon lequel l'aptitude d'un phénotype varie en fonction de sa fréquence dans la population (Takahashi

et Kawata, 2013). C'est un concept fondamental en écologie et évolution qui est important notamment en théorie des jeux (Maynard-Smith, 1982), dans le contexte de course à l'armement dans les interactions hôtes/parasites (Koskella et Lively, 2009) ou encore pour prédire l'évolution du sex-ratio (Fisher, 1958). La sélection fréquence-dépendante peut être positive (SFDP) ou négative (SFDN) et être observée aussi bien dans les relations inter- qu'intra-spécifique. Lorsqu'un caractère est soumis à une SFDP, le phénotype sera avantageé lorsqu'il est présent en plus grand nombre dans la population. Le mimétisme est un exemple de SFDP où les espèces ont conjointement évolué afin de présenter des patrons de coloration voyants dans le but de décourager les prédateurs potentiels (Borer et al., 2010). Cette sélection a donc tendance à diminuer le polymorphisme et peut, ultimement, fixer les caractères en l'absence d'autres pressions de sélection (Kokko et al., 2007, Endler, 1988). Pour ces raisons, la SFDP est qualifiée de sélection directionnelle.

La SFD peut aussi être négative et, dans ce cas, les phénotypes rares seront ceux favorisés dans la population. La SFDN serait, au moins théoriquement, la forme la plus puissante de sélection balancée et permettrait le maintien de la très grande diversité génétique dans les populations (Ayala, 1972). Cela s'explique par le fait que, sur une échelle de temps plus ou moins grande, la SFDN crée des oscillations cycliques de la fréquence des différents types ; lorsqu'un type devient moins fréquent, celui-ci devient alors avantageé, ce qui lui permet d'augmenter en fréquence. Ultimement, celui-ci deviendra commun et ne sera donc plus celui favorisé, ce qui avantagera les autres types devenus plus rares et ainsi de suite (Takahashi et Kawata, 2012). Ces oscillations ont été observées entre les différents phénotypes de la même espèce, notamment chez les lézards *Uta stansburiana* (Sinervo

et Lively, 1996) et les femelles de la demoiselle *Ischnura senegalensis* (Takahashi et Kawata, 2012, Svensson et al., 2005).

Dans certains cas, la fréquence des phénotypes d'une population peut se stabiliser lorsqu'elle atteint un niveau d'équilibre, mais les modèles théoriques prédisent que les oscillations des phénotypes peuvent se maintenir sous une SFD (Arpin et Cushing, 2008, Kokko et al., 2007), comme le démontrent plusieurs observations dans des populations naturelles (Sinervo et Lively, 1996; Takahashi et Kawata, 2012).

La sélection fréquence-dépendante dans le choix de partenaire

Il a été démontré qu'une SFD s'effectue aussi dans le choix de partenaire de plusieurs espèces. Encore une fois, elle se manifeste sous ces deux formes possibles : SFDP ou SFDN. La cantharide de Pennsylvanie *Chauliognathus pennsylvanicus* (McLain, 2005) et la demoiselle *Ischnura senegalensis* (Van Gossum et al., 2001) sont deux espèces chez lesquelles un choix de partenaire basé sur une SFDP a été découvert. Effectivement, dans les deux cas, les phénotypes communs sont favorisés pour l'accouplement par le sexe opposé (i.e. les femelles cantharides favorisent les mâles au phénotype commun et les mâles demoiselles favorisent les femelles au phénotype commun). Ce choix de partenaire sous SFDP permettrait aux femelles de la cantharide de Pennsylvanie d'avoir une progéniture spécifiquement adaptée aux conditions locales qui sont particulièrement changeantes et variées (McLain, 2005). Chez les mâles de la demoiselle, cela permettrait

la formation d'images de recherche pour les femelles plus efficaces, ce qui leur procurerait un avantage en terme de succès reproducteur (Van Gossum et al., 2001).

Cependant, il semble que chez un plus grand nombre d'espèces, le choix de partenaire soit plutôt sous SFPN (revue: Knoppien, 1984; guppys : Hughes et al., 1999, 2013; xiphos : Molly et al., 1996; drosophiles : Singh et Sisodia, 2004, humains : Janif et al., 2014). Choisir un partenaire dont le phénotype est rare présenterait de nombreux avantages pour la future progéniture. Notamment, celle-ci pourrait bénéficier d'une diminution du risque d'être parasité, affecté par une maladie (Lively et Dybdahl, 2000) ou même repéré par les prédateurs formant des images de recherche pour les phénotypes communs (Merilaita, 2006). De plus, cela permettrait de diminuer les risques de consanguinité (Johnson et al., 2010, Kokko et al., 2007) et augmenterait la diversité génétique de la progéniture (Ayala et Campbell, 1974). Tous ces avantages semblent permettre aux phénotypes rares de bénéficier d'une meilleure survie (Olendorf et al., 2006).

Les traits condition-dépendants

Puisque le nombre de gamètes que possède une femelle en fait généralement le sexe limitant (principe de Bateman, 1948), les femelles sont généralement plus exigeantes (Trivers, 1972), ce qui explique que les traits sexuels secondaires sont généralement plus développés chez les mâles. Ces caractères, souvent extravagants, permettraient aux femelles d'identifier les mâles de meilleure qualité, qui seuls pourraient supporter le coût du développement et du maintien de ces traits (principe du handicap : Hamilton et Zuk, 1982; Folstad et Karter, 1992). Notamment, la couleur rouge des becs chez les mâles de

plusieurs espèces d'oiseaux serait gage de bonne condition immunitaire et les mâles aux becs les plus colorés sont favorisés pour l'accouplement par les femelles (Burley et Coopersmith, 1987; Faivre et al., 2003). Il a même été démontré qu'un trait rouge ajouté artificiellement aux mâles diamants mandarins augmente substantiellement la préférence des femelles envers ceux-ci (Burley, 1988). Comme les traits soumis à une pression de SFDP, ces traits condition-dépendants sont soumis à une pression de sélection directionnelle. Dans ce cas-ci, c'est la sélection naturelle qui vient contrebalancer les coûts et les bénéfices associés aux caractères qui deviennent de plus en plus extravagants (ex. corps de plus en plus grand et lourd, becs de plus en plus rouges, etc.) (Danchin et al., 2005).

Le choix de partenaire chez les espèces monogames

Le choix de partenaire des espèces monogames diffère de celui espèces polygynes. Dans un régime polygyne, le mâle aura toujours avantage à accepter la copulation avec une femelle puisque son investissement parental est minime (Andersson, 1994). Un très grand nombre de femelles peuvent donc choisir de s'accoupler avec le même mâle, ce qui s'exprime généralement par une plus grande variance du succès reproducteur des mâles comparativement à celui des femelles ; seuls les mâles de bonne qualité se reproduisent tandis que pratiquement toutes les femelles le peuvent (Trivers, 1972).

Ce n'est pas le cas dans un régime d'appariement monogame où le choix de partenaire est bidirectionnel : les deux membres du couple doivent alors décider d'investir, ou non, leur

énergie pour la période de reproduction avec un seul individu donné, bien que des accouplements hors couple ne soient pas rares (Dunn et al., 1999; Smith, 1988; Wagner, 1991). Cette décision est cruciale puisque l'investissement parental dans ce type de régime est généralement très élevé et engendre des coûts importants au niveau de l'aptitude de chacun des membres du couple (Trivers, 1972). Le nombre de mâles disponibles pour la reproduction devient alors beaucoup plus limité comparativement à un régime polygyne puisqu'une fois en couple, les mâles ne sont plus disponibles pour la saison d'accouplement. Du fait de ces contraintes évolutives particulières, les préférences individuelles des femelles sont plus variables chez les espèces monogames que chez les espèces polygames, car la décision d'une femelle monogame de s'associer ou non avec un mâle donné ne tient pas compte uniquement de la qualité du mâle, mais aussi de sa propre qualité (Holveck et Riebel, 2010, Burley et Foster, 2006, Little et al., 2001). De cette façon, les femelles évitent la perte de temps et d'énergie que représente le fait de choisir un mâle de qualité supérieure à la leur qui sera, très probablement, sollicité par d'autres femelles de meilleure qualité. Elles réduisent aussi les risques de désertion, de copulations hors couples et de diminution des soins parentaux, qui sont plus importants lorsque la différence de qualité entre les membres du couple est grande (Burley, 1986, 1988).

Au contraire des espèces polygyne, les femelles des espèces monogames préfèrent donc choisir un partenaire de qualité similaire à la leur, plutôt que les mâles de la meilleure qualité possible.

Les effets d'une audience sur le choix de partenaire

Les exemples mentionnés plus tôt démontrent que les individus peuvent se fier à différents critères afin d'effectuer un choix de partenaire reproducteur. En plus de l'information qu'ils peuvent eux-mêmes recueillir par échantillonnage (informations personnelles ; Valone et Templeton, 2002), les individus peuvent se fier aux informations sociales fournies par leurs congénères (Dall et al., 2005). Ces informations peuvent servir d'indice quant à la qualité d'un partenaire potentiel (Alcock et Pyles, 1987) et mener à l'imitation du choix d'un partenaire afin de diminuer le temps de recherche et les risques de prédation associés (Dugatkin et Höglund, 1995; Gibson et Höglund, 1992; Pruett-Jones, 1992; Real, 1991). Ce phénomène est fréquent particulièrement chez les jeunes femelles peu expérimentées, qui profitent de la connaissance de leurs congénères plus âgées en copiant leur choix (Dugatkin et Godin, 1993).

L'imitation du choix de partenaire n'est pas un phénomène restreint aux espèces polygynes, mais peut s'observer chez les espèces monogames par la généralisation des caractères phénotypiques préférés (Swaddle et al., 2005 ; Drullion et Dubois, 2008) et la sollicitation de copulation hors couple (Doucet et al., 2004). Les femelles diamants mandarins imitent le choix de partenaire de leurs congénères (Doucet et al., 2004; Drullion et Dubois, 2008; Rosa et al., 2012; Swaddle et al., 2005), ce qui indique que les femelles utilisent l'information sociale pour faire un choix.

Utiliser l'information d'autrui présente de nombreux avantages pour les copieurs, mais cela peut aussi engendrer des coûts importants aux individus qui sont copiés. Les mâles qui sont copiés diminuent leur succès reproducteur en réduisant leur chance de paternité et les femelles augmentent la compétition pour les soins parentaux prodigués par le mâle (Slagsvold et Lifjeld, 1994), ainsi que les risques de désertion. Les expériences de Plath et

al. (2008) ont démontrées que les poissons mâles de l'espèce *Poecilia mexicana* modifient leur préférence en présence d'une audience, vraisemblablement afin d'éviter d'être copiés. Certains individus peuvent donc volontairement modifier leur comportement en présence d'une audience afin d'éviter de transmettre une information à des compétiteurs potentiels.

De plus, chez les espèces monogames, le coût à être imité par généralisation des caractères peut aussi varier selon divers critères. Notamment, lorsqu'un individu d'une espèce présente une préférence pour un caractère rare dans la population, l'imitation de cette préférence par les individus du même sexe induit un coût plus élevé que celle induite par la préférence d'un caractère commun. Ce phénomène s'explique évidemment par la présence limitée d'un caractère rare, ce qui augmente le risque de compétition pour un individu en particulier beaucoup plus rapidement que si la préférence induite est celle pour un individu portant un caractère commun puisque, par définition, plus d'individus sont alors disponibles dans la population. Ainsi, le coût à être imité est plus élevé pour les individus qui préfèrent les partenaires aux phénotypes rares, particulièrement chez les espèces au régime d'appariement monogame.

Objectifs et hypothèses de travail

Objectifs

Cette étude à trois objectifs principaux.

- Le premier cherchera à déterminer si le choix de partenaire chez le diamant mandarin est soumis à une SFD et, si tel est le cas, de déterminer de quel type de SFD il est question (SFDP ou SFDN) (section 1).
- Deuxièmement, cette étude s'intéressera à l'effet d'un caractère condition-dépendant soumis à une pression de SFD afin de déterminer si celle-ci peut influencer les préférences déjà préétablies (section 2).
- Finalement, nous tenterons de déterminer si les femelles diamants mandarins modifient leur préférence en présence d'une audience (section 3).

Hypothèse section 1- Sélection fréquence-dépendante

Puisqu'il semble exister plus d'espèces, mais aussi plus d'avantages au fait de choisir un mâle rare lors des accouplements, nous supposons que les diamants mandarins devraient faire un choix de partenaire suivant un schéma de SFDN. Cependant, puisque c'est une espèce monogame chez laquelle les individus ajustent leur choix en fonction de leur propre qualité, nous devrions observer un schéma particulier de SFDN, dans lequel les femelles de meilleure qualité devraient montrer une préférence pour les mâles les plus rares et les femelles de moins bonne qualité devraient au contraire montrer une préférence pour les mâles aux phénotypes les plus communs, et ce, afin d'éviter les risques de rejet et de désertion de la part des mâles préférés.

Hypothèse section 2 - Sélection condition-dépendante du trait rouge

Ici, nous chercherons à déterminer si un trait soumis à une SFDN (sélection balancée) est favorisé face à un trait condition-dépendant (sélection directionnelle). Plus précisément, nous tenterons de déterminer si la préférence déjà déterminée pour les mâles portant un

trait rouge (Burley et Coopersmith, 1987; Faivre et al., 2003) sera modifiée lorsqu'ils seront mis en compétition avec des mâles portant un trait rare ou nouveau. Bien que les phénotypes rares bénéficient de plusieurs avantages indirects, les bénéfices associés aux traits condition-dépendants sont beaucoup plus directs (théorie des bons gènes : Hamilton et Zuk, 1982; Hasson 1989). Pour cette raison, nous supposons que si les femelles de meilleure qualité favorisent effectivement les phénotypes les plus rares, elles devraient continuer de montrer une préférence pour les mâles portant du rouge, peu importe la fréquence de ce phénotype dans la population. Les femelles de moins bonne qualité devraient, quant à elles, continuer de montrer une préférence pour les mâles moins préférés, c'est-à-dire, les mâles non bagués en rouge.

Hypothèse section 3- L'effet d'une audience

En dernier lieu, nous nous intéresserons à l'effet d'une audience sur les préférences des femelles. Nous croyons que la présence de femelles observatrices devrait modifier le comportement des femelles afin d'éviter la compétition. Puisque les femelles diamants mandarins imitent le choix de leurs congénères et qu'une seule femelle peut s'apparier à un mâle, les femelles auraient avantage à modifier leur choix lorsqu'elles sont en présence de compétitrices afin de diminuer la compétition pour le mâle préféré. Cette modification de la préférence devrait être d'autant plus forte lorsque la femelle préfère les mâles les plus rares, puisque les femelles généralisent leur préférence en fonction des phénotypes (Drullion et Dubois, 2008). Puisque, par définition, moins de mâles de type rare/nouveau sont présents dans la population, induire une préférence pour ceux-ci chez des compétitrices devient alors plus coûteux que lorsque les femelles choisissent un mâle

commun. Les femelles ayant des préférences plus fortes pour les mâles rares/nouveaux devraient donc modifier leur préférence en présence d'une audience de façon plus marquée que les femelles montrant une préférence pour les mâles communs.

Chapitre 2

Méthodologie

Le protocole qui suit a été autorisé par le comité de déontologie de l'expérimentation sur les animaux (CDEA) de l'Université de Montréal (protocole #13-029)

Sujets

18 femelles et 14 mâles diamants mandarins ont été utilisés au cours de l'expérience, tous naïfs et approximativement du même âge (6 mois). Ils ont été achetés à un fournisseur commercial (Exotic Wings & Pet things) afin d'assurer que les individus ne soient pas apparentés. Les oiseaux étaient maintenus dans des cages unisexes (48 x 39 x 39 cm) contenant de deux à quatre femelles ou deux mâles. À l'exception des périodes de familiarisation et des tests de choix de partenaires, mâles et femelles étaient isolés les uns des autres. Durant toute la durée de l'expérience, ceux-ci avaient accès *ad libitum* à de l'eau fraîche, des graines, de la pâtée d'œufs, des coquilles d'huîtres et, deux fois par semaine, à des fruits et légumes. Les oiseaux étaient soumis à une photopériode de 14 heures de lumière et 10 heures d'obscurité, afin de simuler la photopériode des saisons de reproduction. La température ambiante se situait aux environs de 23°C.

Les femelles étaient identifiées à l'aide de bagues numérotées de dimension 4 x 4 mm de couleur orange, blanche ou bleu pâle. Les mâles portaient différentes couleurs de bague sur la patte droite selon la période de tests. Ces bagues étaient légèrement plus grosses que celles des femelles (5 x 5mm) et de couleur jaunes, vertes, bleues ou rouges.

Nous avons formé 3 groupes de 6 femelles assignées au hasard à une population spécifique (groupe A, B et C) afin d'éviter les biais dus à une préférence de couleur. Chacun de ces groupes fût de nouveau divisé afin de former deux sous-groupes comprenant chacun 3

femelles (groupe A1, A2, B1, B2, C1 et C2). Ces deux sous-groupes ont été formés afin de balancer l'ordre des traitements des tests avec audience et sans audience. Deux femelles sont mortes à différentes étapes lors des expériences, diminuant le nombre de femelles assignées au groupe C à 5 pour la section 1 et 3, et à 4 pour la section 2.

Dispositif expérimental

Nous avons mesuré les préférences d'appariement dans un dispositif binaire classique (figure 1) composé d'un compartiment d'observation (A), d'une zone neutre (B) et de deux zones de choix (C - droite et gauche). Deux mâles étaient présentés à la femelle dans les compartiments D (droite et gauche). La femelle était d'abord introduite dans le compartiment d'observation pour une période de 3 minutes, durant laquelle elle avait la possibilité d'observer les deux mâles présentés devant elle à la fois. Suite aux 3 minutes, la cloison transparente séparant la zone d'observation du compartiment de choix était soulevée et la femelle était libre de se poser soit sur le perchoir de la zone neutre (zone B) soit sur les perchoirs présents devant chacun des deux mâles (zone C). Le temps passé sur chacun des deux perchoirs de la zone C était considéré comme le temps de choix de la femelle puisque celle-ci ne pouvait observer qu'un des deux mâles à la fois depuis ces perchoirs. Chaque test durait 30 minutes et était répété en inversant l'emplacement des deux mâles afin de contrôler les biais de côté possiblement présents chez la femelle testée. Ces deux tests étaient effectués la même journée, mais avec un délai variant entre 3h et 6h. Ce type de tests de préférence est couramment utilisé chez les diamants mandarins et permet de déterminer le choix réel qu'aurait fait la femelle pour se reproduire (Witte, 2006).

Lorsqu'une audience était présente lors des tests, deux femelles (toujours les mêmes) étaient introduites dans les compartiments E.

Mesure de la qualité des femelles

La qualité des femelles a été mesurée selon le résidu de la régression linéaire entre leur poids et la longueur de leur tarse (RPT) (Smith et al., 1993). En complément de cette mesure, nous avons utilisé l'échelle de l'indice de masse (IM) (*scaling mass index*: Peig et Green, 2009, 2010). Le poids a été mesuré lorsque les femelles étaient soumises à une photopériode normale de 12 heures de lumière et 12 heures de noirceur pour éviter qu'il soit trop variable d'un jour à l'autre. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'une balance précise à ± 0.1 g durant trois journées consécutives et le poids final a été calculé comme la moyenne de ces mesures. La répétabilité de ces mesures a été vérifiée afin de s'assurer que les données soient fiables. La longueur des torses droits a été mesurée trois fois aléatoirement sur des photos prises par une caméra digitale (Microsoft LifeCam Studio) et mesurée à l'aide de l'outil «règle» du programme Adobe Photoshop CS6. Les mesures différant entre elles de plus de 2 % pour le même tarse étaient supprimées et de nouvelles mesures étaient alors prises. La mesure du tarse final correspond à la moyenne des trois mesures retenues.

Les résidus de la régression linéaire entre le poids et la longueur des torses ont été calculés à l'aide du logiciel IBM SPSS Statistic 20. L'échelle de l'indice de masse a été calculée à l'aide du logiciel R Project for Statistical Computing et Microsoft Office Excel 2007.

Mesures de préférence

Avant de mesurer les préférences des femelles pour les phénotypes rares et nouveaux par rapport au phénotype le plus commun, les femelles ont été familiarisées aux différents phénotypes pendant une semaine. Pendant cette période elles étaient en contact visuellement et acoustiquement (mais non physiquement), avec 4 mâles portant des couleurs de bagues suivant le ratio 3:1. Spécifiquement, les femelles du groupe A étaient en contact avec 3 mâles portant une bague verte et un mâle portant une bague jaune, les femelles du groupe B avec 3 mâles portant une bague bleue et un mâle portant une bague verte et les femelles du groupe C, avec 3 mâles portant une bague jaune et un mâle une bague bleue (figure 2). Les mâles portant la couleur de bague présente trois fois étaient considérés comme les mâles communs et le mâle portant la couleur de bague présente une fois était considéré comme le mâle dont le phénotype était rare. De cette façon, chaque couleur de bague était alternativement assignée aux phénotypes communs, rares et nouveaux.

Afin que les femelles n'associent pas un phénotype à un mâle en particulier, la population de mâles présentée à la femelle était modifiée au milieu de la semaine.

Les mesures de préférence ont été prises les journées suivant directement la familiarisation. La familiarisation était d'ailleurs répétée entre deux journées de tests de préférence en fin et début de journée. Pour les tests de préférence, un mâle portant la couleur de bague X et un mâle portant la couleur de bague Y étaient présentés à la femelle dans les compartiments D du dispositif de choix (figure 1). Ces mâles ne faisaient pas partie des mâles utilisés lors de la familiarisation et chaque sous-groupe de femelles a été testé avec une paire de mâles

différente. Ainsi, deux paires de mâles ont été utilisées pour les tests de préférence pour le mâle rare et deux autres paires pour les tests de préférence pour le mâle nouveau.

Puisque chaque test était répété en inversant la position des mâles, deux tests de préférence de 30 minutes ont été effectués pour chaque femelle entre un mâle rare et un mâle commun les journées 1 et 2 suivant la familiarisation. Deux autres tests ont été effectués entre un mâle nouveau et un mâle commun les journées 3 et 4 suivant la familiarisation (tableau 1).

Ces quatre mêmes tests ont été refaits en présence d'une audience femelle. Afin d'éviter un effet de l'ordre dans les résultats, la moitié de la population de femelles (groupe 1) a été testée en premier lieu sans audience et en deuxième lieu avec une audience. La deuxième moitié (groupe 2) a d'abord été testée en présence d'une audience, puis sans audience (tableau 1). Chaque femelle a donc été testée un total de huit fois au cours des quatre journées suivant la familiarisation.

Préférences pour les mâles rouges

Nous avons utilisé la même procédure que décrite précédemment afin de familiariser les femelles à une population de mâles portant des bagues de couleur rouge ou bleue. La couleur bleue fût choisie aléatoirement entre les couleurs de bague pour lesquelles les femelles n'avaient pas de biais initial (voir section résultats). Cette familiarisation a eu lieu 5 mois après la première.

Le nombre de mâles portant une bague rouge ou bleue différaient entre les femelles en fonction de leur préférence pour les mâles rares : pour les femelles présentant une préférence pour les mâles rares (n=10), trois mâles portaient des bagues de couleur rouge

et un mâle portait une bague de couleur bleue et vice-versa pour les femelles ayant une aversion pour les mâles rares (n=6). Les mâles portant des bagues rouges étaient ainsi communs chez les femelles préférant les phénotypes rares, et rares chez les femelles préférant les phénotypes communs.

Les tests de préférence étaient conduits de la même façon que ceux décrits précédemment, avec un mâle portant une bague de couleur rouge et un mâle portant une bague de couleur bleue.

Au total, deux tests de préférence de 30 minutes ont été effectués pour chaque femelle pour cette section.

Préférences contrôles

Nous avons calculé la préférence des femelles envers chaque mâle préalablement testé, mais cette fois-ci, sans familiarisation précédant ces tests, afin d'obtenir une mesure de préférence contrôle. Ces tests ont été conduits trois mois suite aux premiers tests, afin de s'assurer que les femelles avaient oublié les familiarisations précédentes. Ils ont été effectués pour les tests de préférence pour les mâles rares et nouveaux (total de quatre tests par femelle - tableau 1) ainsi que pour les tests de préférence pour les mâles rouges (total de deux tests par femelle). Lors de ces tests, les mâles portaient la même couleur de bague que lors de tests précédents et étaient présentés face au même compétiteur.

Tableau 1 : Récapitulatif des tests effectués pour les sections : *Préférences pour les mâles rares, Préférences pour les mâles nouveaux, Préférences en présence d'une audience et Préférences contrôles*

Jour	Groupe	Présence d'une audience	Tests	Nombre de tests / femelles
1	A	Non	Rare VS Commun	2
	B	Oui	Commun VS Rare	
2	A	Oui	Rare VS Commun	2
	B	Non	Commun VS Rare	
3	A	Non	Nouveau VS Commun	2
	B	Oui	Commun VS Nouveau	
4	A	Oui	Nouveau VS Commun	2
	B	Non	Commun VS Nouveau	
Jour	Groupe	Présence d'une audience	Tests Contrôles	Nombre de tests / femelles
91	A	Non	Rare VS Commun	2
	B	Non	Commun VS Rare	
92	A	Non	Rare VS Commun	2
	B	Non	Commun VS Rare	
Total				12

Analyses des résultats

Résultats présentés dans l'article

Nous avons calculé pour chaque femelle la préférence pour le mâle rare et nouveau comme étant le pourcentage de temps relatif passé devant chacun soustrait de la préférence contrôle (PCBI : préférence contrôlée pour le biais initial).

Les femelles ayant présenté des préférences contrôles se situant au-dessus de 75% ou en dessous de 25% ont été éliminées des analyses afin d'éviter les effets plafonds.

Afin de déterminer la préférence générale des femelles, nous avons effectué des tests t afin de vérifier si la préférence des femelles était significativement différente de 50%. De plus, nous avons vérifié si la préférence pour les mâles rares et nouveaux était corrélée à la qualité des femelles en utilisant des mesures de corrélations de Pearson.

Résultats non présentés dans l'article

Section 1 : Sélection fréquence-dépendante

Afin de déterminer s'il existait une préférence pour une couleur de bague en particulier, nous avons effectué un test de corrélation de Pearson entre la qualité des femelles et la préférence moyenne pour chacune des couleurs de bague lors des tests de préférence contrôles (tests rare vs commun et nouveau vs commun combinés).

Des tests t au seuil 50% ont aussi été effectués avec ces moyennes de préférence afin de déterminer s'il existait une préférence unanime pour une couleur en particulier.

Section 2 : Sélection condition-dépendante pour le trait rouge

Afin de vérifier si les mâles bagués en rouge sont considérés comme des mâles de meilleure qualité, nous avons effectué un test de corrélation de Pearson entre la qualité des femelles et leur préférence pour les mâles portant une bague rouge. Nous avons aussi effectué des tests t au seuil 50 pour les préférences contrôles et les préférences suivant la familiarisation,

ainsi qu'un test t au seuil 0 pour les PCBI afin de vérifier s'il existait une préférence qui n'est pas dépendante de la qualité des femelles pour ces mêmes mâles.

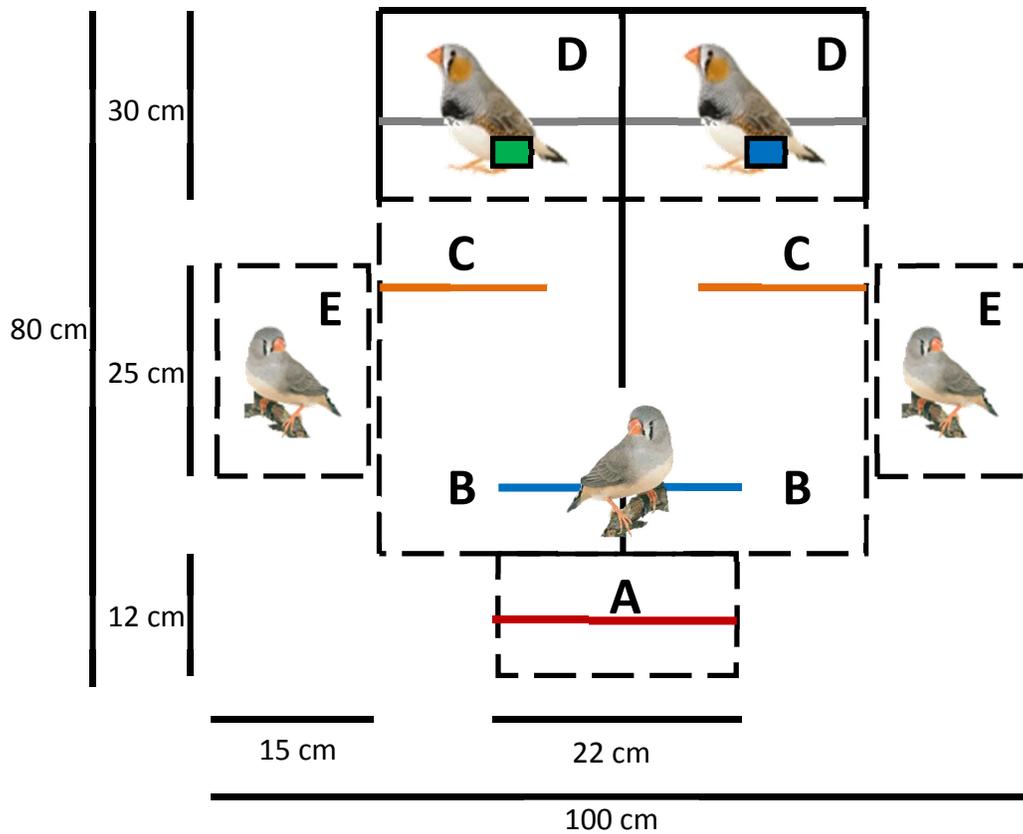
Ces mêmes analyses ont été reprises respectivement pour les femelles testées lorsque les mâles portant des bagues rouges étaient communs (n=10) et rares (n=6)

Section 3 : Effets d'audience

Afin d'obtenir une mesure du taux de modification de la préférence en présence d'une audience, nous avons soustrait les mesures de préférence avec audience des mesures de préférence sans audience. Ces mesures de changement de préférence ont ensuite été corrélées aux valeurs de PCBI pour les femelles ayant démontré une préférence pour les mâles rares et celles ayant démontré une préférence pour les mâles nouveaux, afin de déterminer si les femelles qui modifient le plus leur préférence en présence d'une audience sont aussi celles qui préfèrent les mâles les plus rares. Nous avons aussi effectué des corrélations entre les mesures de préférence pour le mâle rare ou nouveau lors du test effectué en premier et celui effectué en deuxième afin de détecter un possible effet de l'ordre des traitements.

Toutes les analyses statistiques ont été conduites à l'aide du programme IBM SPSS Statistic 20.

Figure 1 : Dispositif expérimental utilisé lors des tests de choix de partenaire



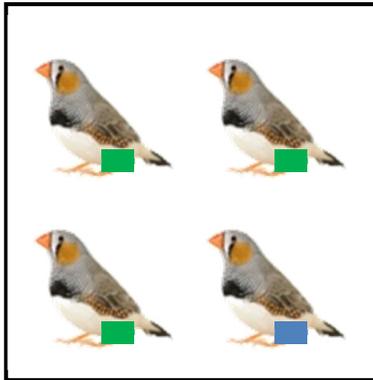
Légende:

- A: Compartiment d'observation
- B: Zone neutre
- C: Zones de choix
- D: Compartiments des mâles
- E: Compartiments des audiences

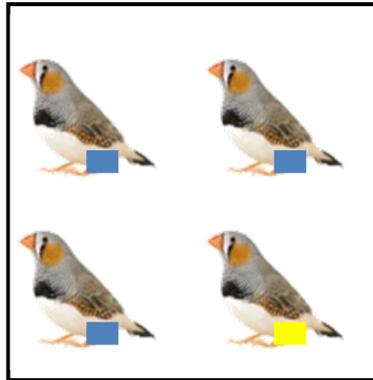
Figure 2 : Couleur de bagues portées par les mâles en fonction lors de la familiarisation et des tests de préférence pour les 3 groupes de femelles.

Familiarisation

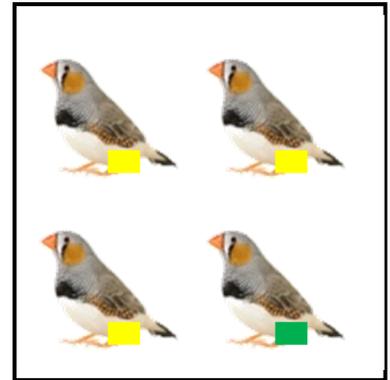
A



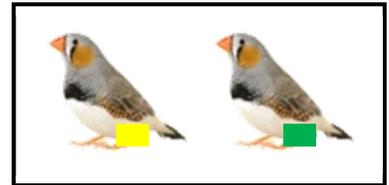
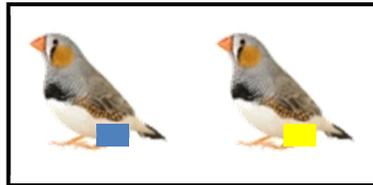
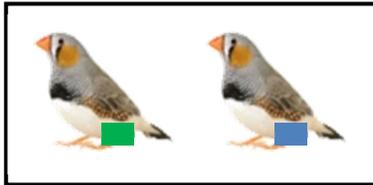
B



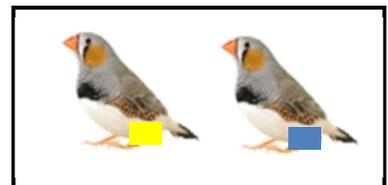
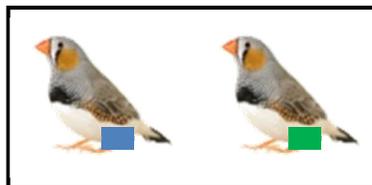
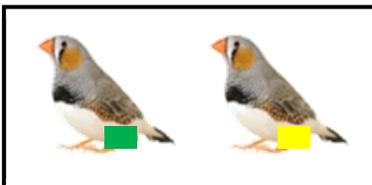
C



Test de préférence pour le mâle rare



Test de préférence pour le mâle nouveau



Chapitre 3

HIGH-QUALITY FEMALES PREFER RARE BUT NOT NOVEL MALES IN THE MONOGAMOUS ZEBRA FINCH

Cynthia Hébert-Brassard and Frédérique Dubois

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128,

Succursale Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Soumis à *Biology Letters*

Correspondance : Frédérique Dubois, Département de Sciences biologiques,
Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-Ville, Montréal (Québec),
Canada H3C 3J7

Déclaration des coauteurs

Identification de l'étudiant du programme

Cynthia Hébert-Brassard

M.Sc. Sciences biologiques

Description de l'article:

Auteurs : Cynthia HÉBERT-BRASSARD et Frédérique DUBOIS

Titre : HIGH-QUALITY FEMALES PREFER RARE BUT NOT NOVEL MALES IN THE MONOGAMOUS ZEBRA FINCH

État de l'article : Soumis

Déclaration de tous les coauteurs autre que l'étudiant

À titre de coauteure de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Cynthia Hébert-Brassard inclue l'article identifié ci-dessus dans le mémoire de maîtrise qui a pour titre « L'influence de la sélection fréquence-dépendance dans le choix de partenaire du diamant mandarin ».

Frédérique Dubois

Signature

Date

**HIGH-QUALITY FEMALES PREFER RARE BUT NOT NOVEL MALES IN
THE MONOGAMOUS ZEBRA FINCH**

Cynthia Hébert-Brassard and Frédérique Dubois

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, Canada

SUMMARY

Females in several animal species have been found to prefer rarer males. Yet, the existence of such a preference has been demonstrated to date only in polygamous species, in which males reproduce with several females. Conversely, when individuals have only one partner, both sexes are selective in their choice and females should then adjust their preference according to their quality. In this study, we measured the preference of female zebra finches (*Taenyopigia guttata*) for males whose phenotypes were manipulated with colored leg bands. Although rare males were considered as more attractive mates, preference for rare males was positively correlated to female body condition. If it takes longer for rare phenotypes to become common, females who reproduce with rare males may expect to produce sons with a phenotype that will remain relatively rare. Hence, our findings suggest that frequency-dependent mate choice should be widespread in species with positive assortative mating. On the other hand, novel phenotypes were not favoured by females, irrespective of their quality, probably because female preference for novel males reflects a

trade-off between the risk of mating with a related male and that of producing offspring that are poorly adapted to local conditions.

INTRODUCTION

Frequency-dependent selection is a dynamic evolutionary process where the fitness of a particular phenotype depends on its frequency in the population. This selection pressure has been observed in a number of predator-prey [1] and host-parasite [2] interactions and may govern mate choice as well. There is indeed empirical evidence that females in some species show a frequency-dependent sexual preference for either common [3] or rare phenotypes [e.g. 4-6], with important evolutionary consequences for genetic diversity [7]. More precisely, in positive frequency-dependent selection, common types are preferred over rare ones, which is expected to reduce polymorphism through directional selection [8,9]. Conversely, negative frequency-dependent selection favors rare over common phenotypes, thereby maintaining variation in phenotypic traits: because rare morphs are favored over common ones, they initially tend to increase in frequency until they become common and so are no longer preferred, which generates oscillations in the frequency of the different morphs over time [10,11]. Thus, negative frequency-dependent selection is a form of strong balancing selection that may explain how genetic diversity is maintained in natural populations.

Choosing a rare mate would offer several advantages including reduced risk of diseases [12] or predation [1] on offspring in addition to prevent inbreeding [13]. Such benefits may result in a higher fitness of rare phenotypes [4,14]. Yet, the existence of an overall

(unanimous) preference for rare males has been demonstrated to date only in polygamous species, in which males reproduce with several females. Conversely, in monogamous species, both males and females have one social partner in a breeding season. As a consequence, both sexes are selective in their choice and mating generally occurs assortatively. Accordingly, experiments with zebra finches (*Taenyopigia guttata*) have demonstrated that females adjust their mate preferences based on the quality of males they are likely to attract and successfully retain as mates [15,16]. In monogamous species, therefore, the effect of the rare male advantage should be dependent on female quality. Specifically, we would expect only high-quality females to express a preference for rare males while low-quality females should prefer common males who are unlikely to reject them as mates. Furthermore, if the rare male advantage arises because a preference for rare phenotypes reduces the risk of inbreeding or predators have developed a search image for common morphs [17], high-quality females should prefer both rare and novel males over common ones. We addressed these predictions by measuring the preference of female zebra finches for males whose phenotypes were manipulated with colored leg bands. Contrary to previous studies on rare male advantages, we found no unanimous preference of females for rare males. Instead preference for rare but not novel males was strongly dependent on female quality.

MATERIAL AND METHODS

(a) Subjects

We used 18 female and 14 male unrelated zebra finches that were all naive and had approximately 6 months. We manipulated the males' phenotype by adding on their right

leg a coloured band that was either yellow, green or blue. Individuals were housed in cages (50 x 40 x 39 cm) with a maximum of 3 same-sex congeners. They were kept on 14:10 h light: dark photoperiod at a constant temperature of $23\pm 1^\circ\text{C}$ with *ad libitum* access to fresh water and food. Females and males were housed in separate rooms and were in contact only during the familiarization and testing periods.

(b) Mate preference tests

Females were familiarized to males during a one week-period, and then we measured their preference first for the rare over the common male and second after a 24h-delay for the novel over the common male. In addition, to control for female preferences for particular males, irrespective of their frequency [18], we re-tested each female after a 3 month-delay, with the same two pairs of males as those used for the mate preference tests (i.e. control condition).

Females were divided into three groups that were each tested with a different combination of male phenotypes. Each group of females was familiarized to 4 males at a time. Among them 3 wore a band of the same color (i.e., the common type) while the fourth male wore a band of a different color (i.e., the rare type). During the familiarization period, males and females were visually and acoustically in contact but could not reproduce. To prevent females from associating the band colours with some phenotypic characteristics of the males, they were exposed to two sets of different males that were changed at the middle of the familiarization period. Furthermore, we used for each female two different pairs of unfamiliar males (i.e., different males from those used in the familiarization step) for measuring their preference for the rare and novel phenotypes.

We measured female mating preferences with a binary choice apparatus (figure 1). The focal female was introduced in the observation compartment where she could simultaneously observe the 2 stimulus males that were separated from each other by an opaque partition. After a 3 min resting period, the partition between the observation and choice compartments was gently lifted, and we then measured the female's preference during 30 min as the relative percent of time she spent in front of each male in the choice zone. In order to control for side bias, we performed each preference test twice inverting the males' position from one trial to the next, with an interval between two consecutive trials that varied between 3 and 6 hours.

(c) Measure of female quality

As an index of quality, we calculated body condition for each female as the residual from the linear regression between body weight and tarsus length [19]. Females were weighted 5 consecutive days outside the reproduction period (i.e., under a 12:12 light: dark photoperiod) to the nearest 1mg, and then we calculated their average weight. In addition, we measured their right tarsus length from digital photographs. Three measures were taken randomly using ruler tool in Adobe Photoshop CS6 program and we then estimated the average tarsus length from these three measures.

(d) Analyses

We calculated for each female her preference for rare and novel males as the mean relative time she spent in front of the less common male after the familiarization period minus the relative time spent in front of the same in the control condition. To assess the overall preference of females for rare and novel phenotypes, we tested whether the average relative time spent in front of the two types of males significantly differed from 50% using t tests. Also, we tested if the expression of females' preference for rarer males was dependent on their condition with Pearson correlation coefficients. To prevent a ceiling effect, females that spent more than 75% of their choosing time in front of one particular male in the control condition were excluded from the analyses.

RESULTS AND DISCUSSION

On average, neither rare ($t_{10} = -0.664$, $p = 0.522$) nor novel ($t_{10} = 0.439$, $p = 0.670$) males were preferred over common males. On the other hand, we found a positive correlation between the body condition of the females and their preference for the rare males ($r = 0.757$, $p = 0.007$; figure 2). This finding indicates that zebra finch females consider rare males as more attractive mates. Yet, because competition among females is severe in monogamous species, only those that are in good condition may express their ideal preference, while low-condition females tend to preferentially choose the most common males in order to reduce their risk of remaining unpaired [15,16]. Given that zebra finches live in large colonies and matings between relatives lead to reduced reproductive success in this species [20,21], our results suggest that the female preference for rare males would have evolved as a mechanism for inbreeding avoidance. If zebra finch females prefer males with unusual colour because they are genetically more distant, however, one would expect

high-quality females to exhibit a strong preference for both rare and novel phenotypes. Conversely, we found no significant relation between body condition and female preference for novel males ($r = 0.337$, $p = 0.260$). The most likely explanation for this apparent contradiction is that female preference for novel males reflects a trade-off between the risk of mating with a related male and that of producing no offspring or offspring that are poorly adapted to local conditions. Indeed, monogamous, as opposed to polygamous, females have only one mate in a season. Zebra finch females, therefore, should be prudent in their choice of a mating partner in order to avoid wasting a breeding season, especially given their relatively short life expectancy [22]. This explanation is supported by the fact that the direction and the strength of preferences for the novel type were highly variable among females, suggesting that they value these risks differently depending on their characteristics. Notably, we believe that females preferring the novel over the common males should be more risk-prone compared to those that express a preference for common males. Further work would be required to test this hypothesis and explore the conditions expected to favor the invasion of novel traits in monogamous species.

Our study is the first one to show that when females compete among each other for males, they adjust their mate preferences for rare males based on their quality. Because this mechanism tends to limit the number of females that express a preference for rare phenotypes, it might contribute in maintaining a mating preference for rarity. Therefore, our results suggest that female preference for rare male traits should be widespread in species in which intense competition among females prevents some of them from

expressing their preference. This prediction arises because rare males, if unanimously preferred by females, become common, and hence unattractive, in the offspring generation. Conversely, if common males, though considered as less attractive, succeed in mating with some females, it takes longer for rare phenotypes to become common and females who reproduce with rare males, therefore, may expect to produce sons with a phenotype that will remain relatively rare [10]. Further experimental and theoretical studies are now needed to evaluate the relative importance of negative frequency dependent selection in monogamous species, particularly when the trait is an indicator of male quality and hence is under directional selection as well.

ACKNOWLEDGMENTS

C. Hébert-Brassard was supported from a research grant awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. The research was carried out under animal care permit 13-029 provided by Université de Montréal.

REFERENCES

1. Merilaita S. 2006 Frequency-dependent predation and maintenance of prey polymorphism. *J. Evol. Biol.* **19**, 2022-2030. (doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01137.x)
2. Koskella B, Lively C. 2009 Evidence for negative frequency- dependent selection during experimental coevolution of a freshwater snail and a sterilizing trematode. *Evolution.* **63**, 2213–222. (doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00711.x)

3. McLain DK. 2005 Female soldier beetles display a flexible preference for selectively favored male phenotypes. *Evolution*. **59**, 1085–1095. (doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb01045.x)
4. Hughes K, Houde AE, Price AC, Rodd H. 2013 Mating advantage for rare males in wild guppy populations. *Nature*. **503**, 108-110 (doi:10.1038/nature12717)
5. Singh BN, Sisodia S. 2004 Rare male mating advantage for inversion karyotype in *Drosophila ananassae*. *Behav. Gen.* **34**, 335-342. (doi:10.1023/B:BEGE.0000017877.04396.d1)
6. Janif ZJ, Brooks RC, Dixson BJ. 2014 Negative frequency-dependent preferences and variation in male facial hair. *Biol. lett.* **10**, 20130958. (doi:10.1098/rsbl.2013.0958)
7. Ishii Y, Shimada M. 2012 Learning predator promotes coexistence of prey species in host-parasitoid systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **109**, 5116–5120 (doi:10.1073/pnas.1115133109)
8. Thompson V. 1984 Polymorphism under apostatic and aposematic selection. *Heredity*. **53**, 677–686 (doi:10.1038/hdy.1984.126)
9. Endler, JA, Greenwood JJD. 1988 Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. **319**, 505–523 (doi:10.1098/rstb.1988.0062)
10. Kokko H, Jennions Md, Houde A. 2007 Evolution of frequency-dependent mate choice: keeping up with fashion trends. *Proc. R. Soc. B*. **274**, 1317-1324. (doi:10.1098/rspb.2007.0043)

11. Takahashi Y, Kawata M. 2013 A comprehensive test for negative-frequency-dependant selection. *Popul. Ecol.* **55**, 499-509. (doi:10.1007/s10144-013-0372-7)
12. Lively CM, Dybdahl M F. 2000 Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature.* **405**, 679-681(doi:10.1038/35015069)
13. Kelley JL, Graves JA, Magurran AE. 1999 Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature.* **401**, 661–662. (doi:10.1038/44314)
14. Olendorf R, Rodd HF, Punzalan D, Houde AE, Hurt C, Reznick DN, Hughes KA. 2006 Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature.* **441**, 633-636. (doi:10.1038/nature04646)
15. Burley NT, Foster VS. 2006 Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Anim. Behav.* **72**, 713-719. (doi:10.1016/j.anbehav.2006.01.017)
16. Holveck, M. J., & Riebel, K. (2010). Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc. R. Soc. B.* **277**, 153-160. (doi:10.1098/rspb.2009.1222)
17. Sherratt TN, Harvey IF. 1993 Frequency-dependent food selection by arthropods: a review. *Biol. J. Linn. Soc.* **48**, 167-186. (doi:10.1111/j.1095-8312.1993.tb00885.x)
18. Patridge, L. 1988. The rare-male effect: what is its evolutionary significance. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **319**, 525-539.
19. Smith HG, Ottosson U, Ohlsson, T. 1993 Interclutch variation in egg mass among Starlings *Sturnus vulgaris* reflects female condition. *Ornis Scand.* **24**, 311-316.

20. Arct A, Rutkowska J, Martyka R, Drobniak SM, Cichoń, M. 2010 Kin recognition and adjustment of reproductive effort in zebra finches. *Biol. lett.* **6**, 762-764. (doi: 10.1098/rsbl.2010.0417)
21. Bolund E, Martin K, Kempenaers B, Forstmeier W. 2010 Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Anim. Behav.* **79**, 947-955. (doi: 10.1016/j.anbehav.2010.01.014)
22. Zann, RA. 1996 *The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies*. New York, NY: Oxford University Press.

FIGURE

Figure 1. Top view of the mate-choice apparatus with: the observation compartment (A), the male compartment (D) and the choice compartment divided into the neutral zone (B) and the choice zone (C). The grey lines represent the perches while the black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

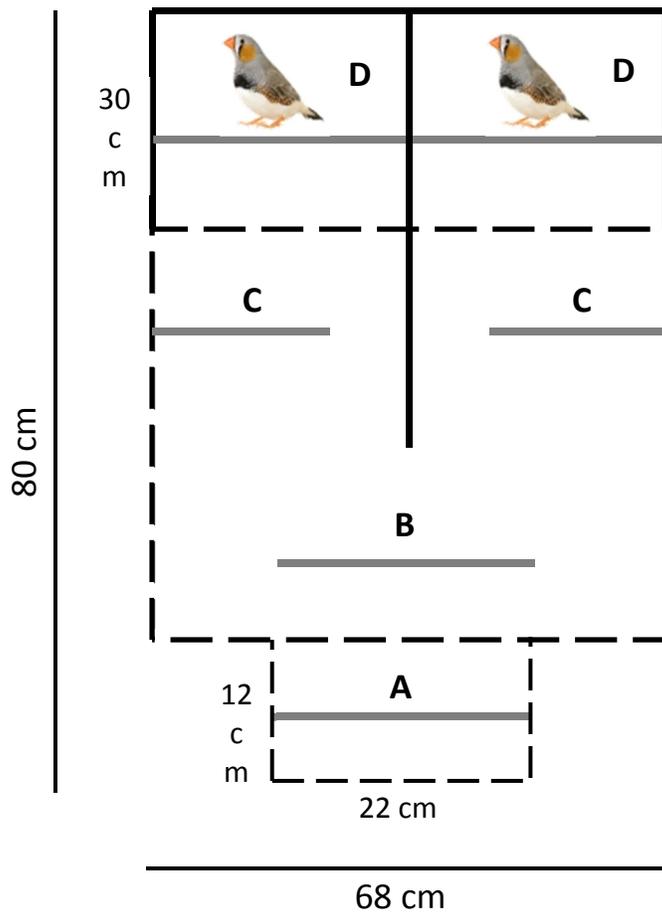
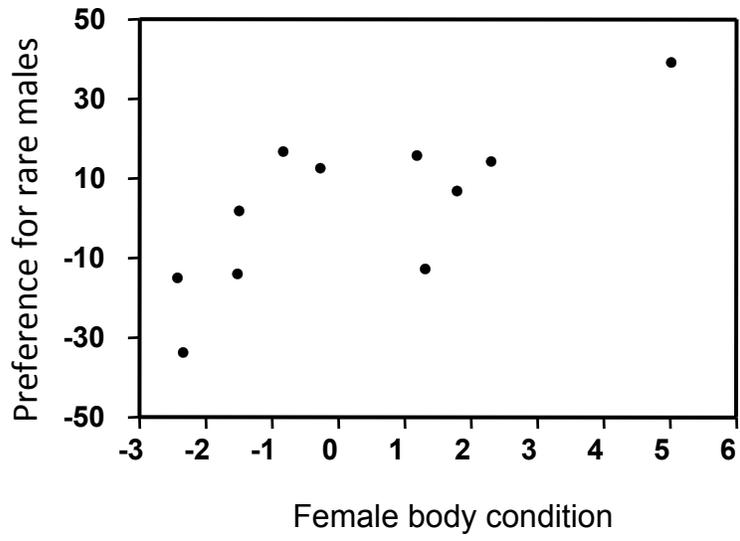


Figure 2. Preference for rare males in relation to female body condition.



Chapitre 4
Résultats non présentés
dans l'article

Mesures de qualité

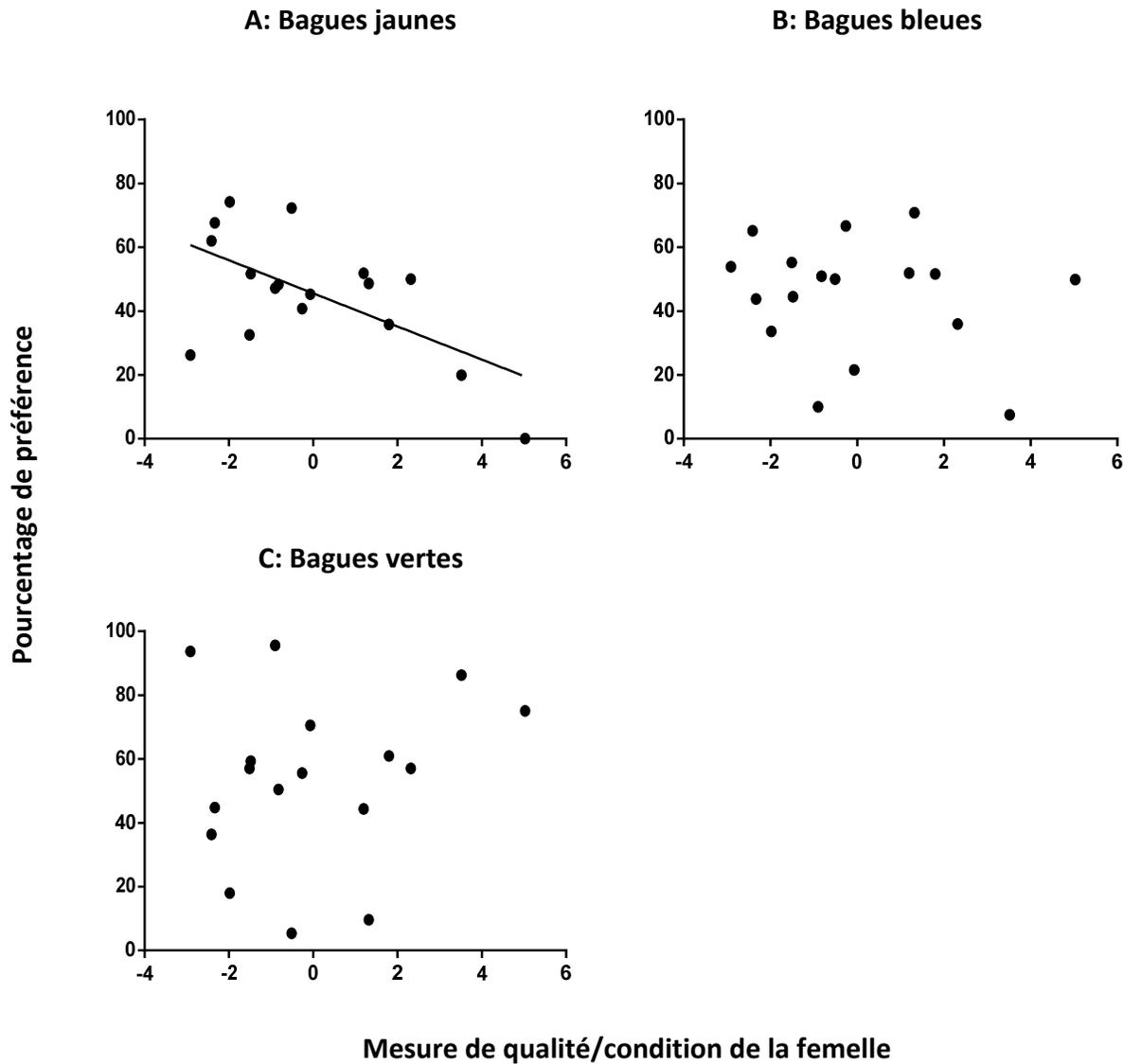
Les mesures de la condition/qualité des femelles nous semblent très fiables puisque l'IM et le RPT montrent une très forte corrélation ($r= 0.980, p= < 0.001$).

Ainsi, afin de ne pas alourdir le texte, les résultats présentés ici sont en corrélation avec le RPT. Notez que tous les résultats obtenus avec l'IM appuient de façon identique les résultats et conclusions présentés précédemment ou prochainement. Ces résultats sont présentés intégralement dans l'annexe 1.

De plus, les mesures de poids des femelles montrent une très forte répétabilité (variance intraclasse: 0.026 et interclasse: 15.754), ce qui montre la fiabilité de ces mesures.

Section 1 : Fréquence-dépendance des phénotypes

Figure 3: Préférence des femelles pour les mâles bagués en jaune (panneau a), bleu (panneau b) et vert (panneau c) en fonction de leur qualité lors des tests contrôlés

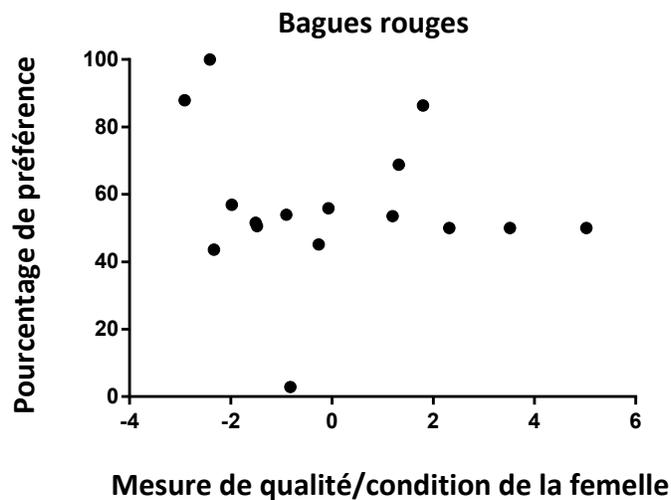


Les mâles sont moins préférés par les femelles de meilleure qualité lorsque ceux-ci portent une bague jaune ($r = -0.607$, $p = 0.010$). Il n'existe pas de préférence corrélée à la qualité des

femelles en ce qui concerne les bagues bleues et vertes (bleue : $r = -0.181$, $p = 0.488$; verte : $r = 0.173$, $p = 0.506$). Il n'existe pas de préférence moyenne générale et unanime pour aucune des couleurs de bague (jaune: $t_{16} = -0.963$, $p = 0.350$; bleu: $t_{16} = -1.159$, $p = 0.263$; vert: $t_{16} = 0.638$, $p = 0.532$).

Section 2 : Sélection condition-dépendante sur le trait rouge

Figure 4 : Préférence des femelles pour les mâles bagués en rouge par rapport aux mâles bagués en bleu en fonction de leur qualité lors des tests contrôles



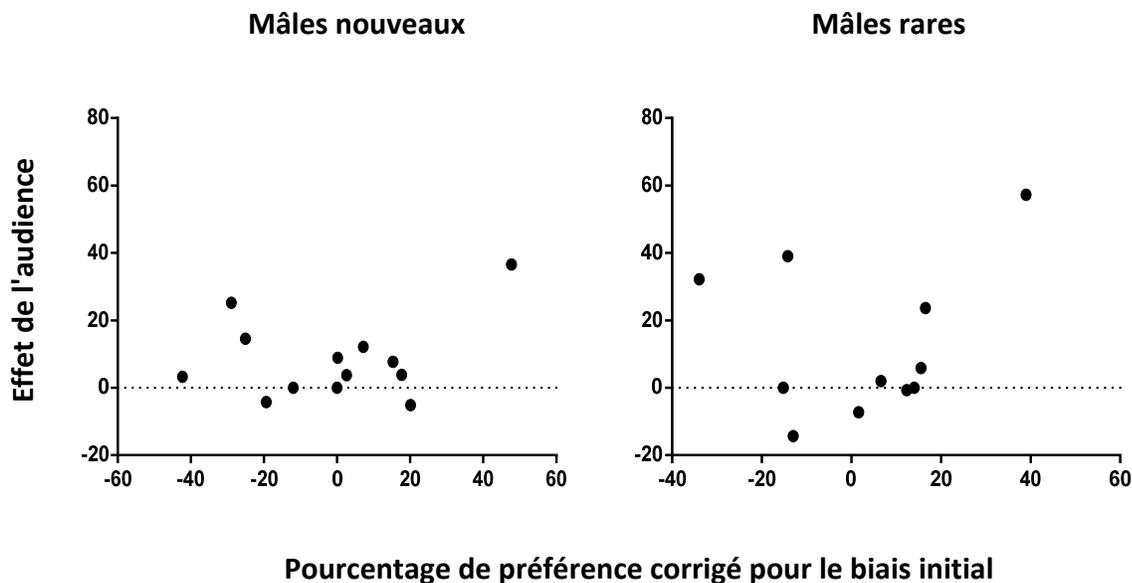
Les tests contrôles indiquent qu'il n'existe pas de corrélation entre la qualité des femelles et la préférence pour la bague de couleur rouge ($r = -0.139$, $p = 0.607$) ni de préférence générale et unanime pour ce trait : ($t_{16} = -0.511$, $p = 0.616$).

Suite aux familiarisations, les valeurs de préférence corrigées pour les biais initiaux (PCIB) ne montrent toujours pas de préférence pour les mâles bagués en rouge (corrélation: $r = -0.344$, $p = 0.192$; tests t: $t_{15} = -1.186$, $p = 0.254$).

De plus, le phénotype rouge n'a pas été plus favorisé lorsqu'il a été testé comme phénotype commun ($t_{10} = 0.150$, $p = 0.883$; valeurs corrigées: $t_{10} = 0.519$, $p = 0.615$, $d = 0.026$) ou rare ($t_5 = -1.114$, $p = 0.3160$; valeurs corrigées: $t_5 = -2.426$, $p = 0.060$, $d = -0.33$), ce qui indique que les femelles n'ont pas favorisé les phénotypes rares ou communs dans cette expérience.

Section 3 : Effet de l'audience

Figure 5: Modification de la préférence en présence d'une audience en fonction de la préférence pour les mâles rares et nouveaux



Il n'existe pas de corrélation entre l'effet de l'audience et la PCIB pour les mâles rares ($r=0.266$, $p=0.380$) et nouveaux ($r=0.194$, $p=0.567$). Les femelles qui préfèrent les mâles rares ou nouveaux ne modifient donc pas leur préférence lorsqu'elles sont en présence d'une audience.

Il n'existe pas d'effet de l'ordre des traitements (avec ou sans audience) pour ces tests si nous considérons les tests de préférence pour les mâles rares et nouveaux ensemble ($r=0.271$, $p=0.109$). Par contre, nous trouvons un intéressant schéma lorsque nous considérons ces deux tests séparément. En fait, il n'existe toujours pas d'effet de l'ordre des traitements en ce qui concerne les tests de préférence pour le mâle rare ($r=-0.120$, $p=0.635$), mais un effet est détecté en ce qui concerne les tests de préférence pour les mâles nouveaux ($r=0.701$, $p=0.001$). Il semble donc que les femelles ont augmenté significativement leur préférence pour le mâle rare lorsqu'elles ont été testées une deuxième fois avec ce mâle et ce, indépendamment de la présence d'une audience ou non.

Chapitre 5

Discussion et conclusions générales

Section 1 : La sélection fréquence-dépendante

Il n'existe pas de préférence unanime ou générale pour un certain type de phénotype, comme chez les espèces polygames chez lesquels une SFD a été démontrée. Les résultats de cette expérience montrent plutôt que le choix de partenaire chez les femelles diamants mandarins suit un patron particulier de SFD. Les femelles de meilleure qualité augmentent significativement leur préférence pour un mâle lorsqu'elles le savent rare et vice-versa pour les femelles de moins bonne qualité. Par contre, cette corrélation n'existe pas pour les mâles aux phénotypes nouveaux.

Il semble donc que les mâles possédant des traits rares sont considérés comme de meilleurs partenaires potentiels par les femelles. Puisque les diamants mandarins vivent en grégarité dans des colonies de centaines d'individus et que l'appariement entre apparentés diminue fortement le fitness des individus (Arct et al., 2010 ; Bolund et al., 2010), ce mécanisme pourrait avoir évolué afin de diminuer les risques de consanguinité en favorisant les mâles possédant des allèles plus rares dans la population (Ayala, 1972 ; Kelley et al., 1999).

Cependant, suivant cette logique, ce sont les mâles aux traits les plus rares, donc nouveaux, qui auraient dû être préférés par les femelles, puisqu'ils sont susceptibles d'apporter de plus grands avantages liés à leur condition, notamment au niveau de la diversité génétique. Nous croyons que ces résultats peuvent s'expliquer par une certaine prudence des femelles vis-à-vis des nouveaux traits, car s'il est possible que ceux-ci apportent différents bénéfices à la progéniture. Il est aussi possible que ces nouveaux traits soit mal adaptés, ce qui expliquerait leur très faible présence dans la population. Dans ce cas, ce choix ne représenterait pas un avantage, mais bien un très grand désavantage pour la progéniture de

la femelle. Choisir un mâle de ce type présente donc un risque, d'autant plus grand que cette espèce est monogame saisonnier et que seul un faible pourcentage des adultes survit annuellement (Zann, 1996). Choisir un mâle mal adapté dans ces conditions peut signifier la perte d'une saison de reproduction complète.

Ainsi, choisir un mâle aux caractères intermédiaires, rares, mais sans être inconnus, permettrait probablement aux femelles de profiter des bénéfices reliés aux traits rares, sans risquer les inconvénients d'un trait mal adapté. En somme, ce choix posséderait les avantages sans les désavantages et correspondrait probablement au meilleur compromis pour les femelles.

Puisque les mâles aux traits nouveaux ne sont pas particulièrement rejetés par les femelles, il est possible que le choix de ces mâles soit dépendant de l'évaluation du risque que ceux-ci représentent pour les femelles. En effet, il est possible que les femelles possédant une personnalité plus encline aux risques soient portées plus fortement à choisir ces mâles et, dans ce cas, le choix de ces types de mâles ne serait donc pas corrélé à la qualité des femelles, mais plutôt à leur personnalité. Cette hypothèse nécessite de plus amples observations et reste toujours à vérifier.

Nos résultats montrent aussi une intéressante aversion des femelles pour la couleur de bague jaune. Nos tests contrôles montrent que les mâles bagués en jaune sont fortement évités par les femelles de bonne qualité tandis que les bagues bleues ou vertes correspondent plutôt à des couleurs neutres, qui ne sont ni favorisées, ni évitées. Suite à la publication de Burley (1982), il semble généralement admis que les femelles présentent une aversion pour les traits de couleur verte (couleur opposée au rouge). Nos propres

résultats ne soutiennent pas cette affirmation et semblent plutôt indiquer une aversion pour la couleur jaune. Cependant, sachant que les oiseaux ont une vision des couleurs particulière (notamment due à la présence de cellules réceptrices inexistantes chez les mammifères, dont l'homme) (Bennett et Cuthill, 1994 ; Varela et al., 1993), et que chaque couleur peut être perçue différemment selon sa brillance, sa saturation, mais aussi la lumière ambiante, il est possible que les variances obtenues entre les différents résultats s'expliquent par les différents matériels utilisés pour baguer les oiseaux, ainsi que par les éclairages utilisés durant l'expérience. Ces résultats et ceux obtenus pour la deuxième section de l'expérience (sélection condition-dépendante du trait rouge) incitent à la prudence quant à l'interprétation de la préférence ou l'aversion des diamants mandarins pour une couleur en particulier.

Section 2 : La sélection condition-dépendante du trait rouge

Les tests de préférence pour le trait rouge ont été effectués avec des mâles bagués en rouge versus des mâles bagués en bleu (couleur qui semble neutre suite aux résultats obtenus en section 1). Les femelles utilisées dans notre expérience n'ont pas préféré les mâles bagués en rouge, ce qui était inattendu. Lors des tests contrôles (sans familiarisation) nos résultats n'ont révélé aucune préférence pour le trait rouge, qu'elle soit unanime ou corrélée à la qualité des femelles. Nous obtenons les mêmes résultats après avoir corrigé les mesures de préférence finale (après familiarisation) avec les préférences contrôles. Les femelles de

notre expérience n'ont donc démontré aucune préférence particulière pour les mâles bagués en rouge.

Il est possible qu'il nous soit difficile d'émettre des conclusions à l'aide des PCIB tout simplement parce que les deux sélections, aux forces opposées, «s'annulent» entre elles. Par exemple, les femelles ayant augmenté leur préférence pour les mâles rares lors des tests de la section 1 ont été testées suite à une familiarisation avec le phénotype commun qui correspondait aux mâles bagués en rouge et le phénotype rare qui correspondait aux mâles bleus. Il est donc possible qu'elles aient gardé une préférence pour les rares (ici bleu), mais qui est moins forte que lors des tests de la section 1 puisqu'ils sont en compétition avec un mâle rouge (trait *possiblement* plus attirant).

Dans tous les cas, puisque les tests contrôles n'ont pas permis de déterminer une préférence initiale pour les mâles rouges, il nous est impossible d'émettre des conclusions quant à l'importance d'un trait sous sélection directionnelle lorsqu'il est confronté à la SFD. Afin de tester de nouveau cette hypothèse, il serait nécessaire de modifier le matériel utilisé pour le baguage ou la lumière ambiante en s'assurant d'une préférence initiale des femelles pour certains mâles. D'autres critères indicateurs du fitness du mâle pourraient aussi être utilisés, comme par exemple, le succès reproducteur du mâle lors d'une reproduction antérieure (Drullion et Dubois, 2011).

De plus, nous n'avons pas pu établir de préférence pour le trait rare dans cette partie de l'expérience, ce qui peut s'expliquer par la présence du trait rouge et l'effectif réduit dans les deux différents groupes (rouge commun: $n= 11$ et rouge rare: $n= 6$). Cependant, notons qu'il semble exister une préférence marginale pour les mâles rares bagués en rouge, et ce,

malgré un nombre d'effectifs très réduit et le fait que les femelles de ce groupe préféraient auparavant les mâles communs. Ces résultats suggèrent la possibilité qu'un trait sous sélection condition-dépendante soit favorisé par tous les types de femelles, indépendamment de leur qualité (i.e. condition). Cependant, le fait que cette préférence ne s'observe pas chez le premier groupe de femelles appuie l'hypothèse que, dans une certaine mesure, les deux types de sélections s'opposent entre elles.

Section 3 : L'effet d'une audience

Contrairement aux prédictions, nos résultats indiquent qu'il ne semble pas y avoir d'effet de l'audience chez les femelles des diamants mandarins. Celles-ci ne modifient pas plus leur préférence lorsqu'elles préfèrent un mâle rare ou nouveau et n'ajustent pas non plus leur préférence en fonction de leur qualité afin de s'adapter aux femelles compétitrices.

Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les diamants mandarins vivent en colonies de plusieurs centaines d'individus dans des milieux plutôt arides (Nager et Law, 2010). Ce type de terrain ouvert laisse peu d'opportunités aux diamants mandarins de cacher leur choix face à des compétitrices. De plus, puisque les saisons de reproduction sont abruptes et courtes (Zann, 1996), la capacité à faire un choix optimal rapidement est probablement sous fortes contraintes évolutives, incitant donc les femelles à choisir un mâle en fonction de leur propre qualité afin d'éviter les risques de rejet (Holveck et Riebel, 2010). Ainsi, nos résultats obtenus et ceux de Holveck et Riebel (2010) indiquent que les femelles diamants mandarins ajustent dès le départ leur choix en fonction de leur propre qualité. L'ajout de

compétitrices n'affecte donc pas leur choix subséquemment puisque celles-ci sont constamment présentes en nature.

Les mécanismes qui permettraient d'éviter les risques d'être imitées quant à leur choix de partenaire ne semblent pas avoir évolué dans le contexte de vie des femelles diamants mandarins. Notons toutefois que nos femelles étaient toutes naïves et relativement jeunes et que les femelles observatrices étaient plus âgées. Les expériences de Dugatkin et Godin (1993) indiquent que, chez les guppys, les femelles plus âgées ne copient pas le choix des femelles plus jeunes, ce qui pourrait aussi expliquer pourquoi les femelles ne se sont pas ajustées en présence d'une audience plus âgée.

Le fait que nous détectons un effet de l'ordre des traitements (avec ou sans audience) uniquement dans les tests de préférence pour les mâles nouveaux et que cet effet n'apparaît pas dans les tests de préférence pour les mâles rares est difficile à expliquer. Il est possible que cet effet se détecte plus fortement dans le cas des mâles nouveaux, car il n'y a pas, à la base, une préférence particulière pour ces types de mâles, contrairement aux mâles rares auxquels les femelles ajustent leur préférence en fonction de leur qualité. Cela concorde aussi avec certains résultats obtenus en laboratoire qui démontrent que les femelles ont tendance à augmenter leur préférence pour le mâle préalablement non préféré lors du deuxième test (résultats non publiés). Cet effet ne se détecte possiblement pas dans le cas du test de préférence pour le mâle rare, car les femelles ont une plus forte pression de sélection pour choisir (ou non) un mâle dont elles détectent la qualité par le fréquence du phénotype, elles augmentent donc moins leur préférence pour le mâle initialement moins préféré, car l'effet serait dilué par une pression de sélection opposée.

Conclusions

Notre expérience est la première à démontrer que le choix de partenaire chez le diamant mandarin est soumis à une sélection SFDN particulière, où les traits rares sont favorisés par les femelles de meilleure qualité/condition par rapport aux traits communs et nouveaux. De plus amples recherches seront nécessaires afin de déterminer s'il est possible que les traits nouveaux soient favorisés par les femelles aux personnalités plus enclines à prendre des risques.

Puisque le trait rouge ne semble pas être un trait particulièrement favorisé dans notre expérience, il nous est malheureusement impossible d'émettre de conclusions quant à la force de la sélection directionnelle versus la SFDN. Afin de développer ce champ d'investigation, il sera nécessaire d'effectuer les tests contrôles nécessaires et de modifier les matériels utilisés. De plus, cette étude apporte quelques questionnements sur l'utilisation des couleurs dans les études faites sur les oiseaux. Certaines affirmations concernant la préférence chez les femelles diamants mandarin pour les bagues de couleur rouge (Burley, 1988) et l'aversion pour les bagues de couleur verte (Burley, 1982) se sont pas confirmée ici, les femelles exprimant plutôt une aversion pour la couleur jaune. Il est donc nécessaire de faire preuve de prudence dans l'interprétation de ce type de résultats, les oiseaux possédant une faculté visuelle différente et souvent plus développée que la nôtre sur bien des aspects (Varela et al., 1993). Il serait nécessaire d'effectuer des études centrées sur ce thème afin d'obtenir des explications claires et précises concernant la préférence ou l'aversion générale d'une espèce pour une couleur ou une longueur d'onde en particulier.

Les femelles diamants mandarins ne modifient pas leur préférence en présence de congénères, probablement parce que celles-ci sont constamment présentes en nature. Cependant, les expériences antérieures indiquent qu'il serait nécessaire d'effectuer des tests à l'aide de femelles à différents stades de vie. Toutefois, nos résultats nous semblent valables en ce qui concerne les femelles naïves.

Afin de mieux cerner l'importance de la SFD dans le processus de choix de partenaire chez les espèces monogames, il sera évidemment nécessaire d'investiguer si ce mécanisme est présent et répandu à travers d'autres espèces. Cette étude, en parallèle avec celle faite chez les humains (Janif et al., 2014) démontre bien la possibilité d'un mécanisme répandu, d'où l'importance d'étude à plus grande échelle d'espèces.

Ces résultats apportent tout de même certaines réponses quant au maintien des variations génétiques dans les populations naturelles. Le mécanisme de sélection balancée dans le choix de partenaire trouvé ici contribue sans contredit au maintien des variabilités génétiques dans les populations sauvages de diamants mandarins. De plus, ces résultats démontrent que les préférences pour certains phénotypes sont mobiles dans le temps, d'où l'importance de faire preuve de prudence lors de l'interprétation des diverses études faites dans ce domaine. Des résultats tout à fait valables pour un certain type d'environnement ne le seront plus dans un environnement où la fréquence des phénotypes est modifiée (i.e. à un temps différent). De plus, ce mécanisme n'est possiblement pas uniquement limité au choix de partenaire. D'autres traits comportementaux comme le choix d'un habitat de vie, de nidification ou de dispersion sont possiblement sous SFDN.

Évidemment, l'étendue de ce mécanisme pourra être mieux compris une fois que des études plus concluantes seront conduites sur l'effet des traits condition-dépendants (ou traits sous SFDP) lorsqu'ils sont confrontés à un mécanisme sous SFDN. Notamment, la viabilité de ce processus peut être questionnée puisque le fait de choisir des mâles rares augmente automatiquement leur nombre dans la population ce qui, ultimement, diminue leur fitness. Le choix d'un type de mâle rare afin de profiter des différents avantages associés peut donc être questionné. Cependant, il est probable que ces avantages soient plus permanents chez les espèces monogames puisque le nombre de femelles pouvant s'accoupler à un mâle particulier est limité. Ainsi, le développement de modèles théoriques serait aussi nécessaire afin d'évaluer la viabilité d'un tel processus en nature.

Références

Alcock, J. et Pyle, D.W. (1979) The complex courtship behavior of *Physiphora demandata* (F.) (*Diptera: Otitidae*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49: 4, 352-362.

Arct, A., Rutkowska, J., Martyka, R., Drobnik, S.M. et Cichoń, M. (2010) Kin recognition and adjustment of reproductive effort in zebra finches. *Biology letters*, 6: 6, 762-764.

Arpin, S. L. et Cushing, J. M. (2008) Modeling frequency-dependent selection with an application to cichlid fish. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 5: 4, 889-903.

Ayala, F.J. (1972) Frequency-dependent mating advantage in *Drosophila*. *Behavior genetics*, 2: 1, 85-91.

Ayala, F.J. et Campbell, C. A. (1974) Frequency-dependent selection. *Annual review of Ecology and systematics*, 5, 115-138.

Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press, 624 pages.

Bateman, A.J. (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.

Bennett, A.T.D. et Cuthill, I. C. (1994) Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision research*, 34: 11, 1471-1478.

Bolund, E., Martin, K., Kempnaers, B. et Forstmeier, W. (2010) Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Animal Behaviour*, 79: 4, 947-955.

Borer, M., Van Noort, T., Rahier, M., et Naisbit, R. E. (2010) Positive frequency-dependent selection on warning color in alpine leaf beetles. *Evolution*, 64: 12, 3629-3633.

Burley N., Krantzberg G. et Radman P. (1982) Influence of colour banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behavior*, 30: 2, 444–455.

Burley, N. (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*, 127: 4, 415-445.

Burley, N. et Copersmith, C.B. (1987) Bill colour preferences of zebra finches. *Ethology*, 76: 2, 133–151.

Burley, N. (1988) Wild zebra finches have band-colour preferences. *Animal Behavior*, 36: 4, 1235–1237.

Burley, N.T. et Foster, V.S. (2006) Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour*, 72: 3, 713-719.

Clutton-Brock, T. H., et Guinness, F. E. (1982) *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. University of Chicago Press, 374 pages

Dall, S.R., Giraldeau, L.A., Olsson, O., McNamara, J.M. et Stephens, D.W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 4, 187-193.

Danchin, E., Giraldeau, L. et Cézilly, F. (2005) *Écologie comportementale*. Sciences Sup, Dunod, 664 pages.

Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London.

Darwin, C. (1874) The descent of man, and selection in relation to sex. 2^e éd. Murray, London.

Deutsch, C.J., Haley, M.P. et LeBoeuf, B.J. (1990) Reproductive effort of male northern elephant seals : Estimate from mass loss. Canadian Journal of Zoology, 68: 12, 2580-2593

Doucet, S.M., Yezerinac, S.M. et Montgomerie, R. (2004) Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? Canadian journal of zoology, 82: 1, 1-7.

Drullion, D. et Dubois, F. (2008) Mate-choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information? Behavioral Ecology and Sociobiology, 63: 2, 269-276.

Drullion, D. et Dubois, F. (2011). Neighbours' breeding success and the sex ratio of their offspring affect the mate preferences of female zebra finches. PloS one, 6: 12, e29737.

Dugatkin, L.A. et Godin, J.G.J. (1993) Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. Behavioral Ecology, 4: 4, 289-292.

Dugatkin, L.A. et Höglund, J. (1995) Delayed breeding and the evolution of mate copying in lekking species. Journal of theoretical biology, 174: 3, 261-267.

Dunn, P.O., Afton, A.D., Gloutney, M.L. et Alisauskas, R.T. (1999) Forced copulation results in few extrapair fertilizations in Ross's and lesser snow geese. Animal Behaviour, 57: 5, 1071-1081.

Endler, J. A., et Greenwood, J. J. D. (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 319: 1196, 505-523.

Faivre, B., Pr eault, M., Salvadori, F., They, M., Gaillard, M., et C ezilly, F. (2003) Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Animal Behaviour*, 65: 6, 1125-1131.

Fisher, R. A. (1958) Polymorphism and natural selection. *The Journal of Ecology*, 46: 2, 289-293.

Folstad, I. et Karter, A.J. (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 139: 3, 603-622.

Gibson, R.M. et H oglund, J. (1992) Copying and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 7: 7, 229-232.

Hamilton, W.D. et Zuk, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218, 384-387.

Hasson, O. (1989) Amplifiers and the handicap principle in sexual selection: a different emphasis. *Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences*, 235: 1281, 383-406.

Holveck, M.J. et Riebel, K. (2010) Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 1678, 153-160.

Hughes, K.A., Du, L., Rodd, F. et Reznick, D. (1999) Familiarity leads to female mate preference for novel males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal behavior*, 58: 4, 907-916.

Hughes, K.A., Houde, A.E., Price, A.C. et Rodd, F.H. (2013). Mating advantage for rare males in wild guppy populations. *Nature*, 503: 7474, 108-110.

Janif, Z.J., Brooks, R.C., et Dixon, B.J. (2014) Negative frequency-dependent preferences and variation in male facial hair. *Biology letters*, 10: 4, 20130958.

Johnson, A.M., Chappell, G., Price, A.C., Helen Rodd, F., Olendorf, R., et Hughes, K.A. (2010) Inbreeding depression and inbreeding avoidance in a natural population of guppies (*Poecilia reticulata*). *Ethology*, 116: 5, 448-457.

Kelley, J., Graves, J. Et Mgurran, A. (1999) Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature*, 401: 6754, 661-662.

Knoppin, P. (1985) Rare male mating advantage: A review. *Biological Reviews*, 60: 1, 81-117.

Kokko, H., Jennions, M. et Houde, A. (2007) Evolution of frequency-dependent mate choice: keeping up with fashion trends. *Proceedings of the Royal Society Biological sciences*, 274: 1615, 1317-1324.

Koskella B., et Lively, C. (2009) Evidence for negative frequency- dependent selection during experimental coevolution of a freshwater snail and a sterilizing trematode. *Evolution*, 63: 9, 2213-2221.

LeBoeuf, B.J. (1974) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 14: 1, 163-176.

Little, A.C., Burt, D.M., Penton-Voak, I.S. et Perrett, D.I. (2001) Self-perceived attractiveness influences human female preferences for sexual dimorphism and symmetry in male faces. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268: 1462, 39-44.

Lively, C.M. et Dybdahl, M.F. (2000) Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature*, 405: 6787, 679-681.

Maynard-Smith, J. (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, 224 pages.

McLain, D. K. (2005) Female soldier beetles display a flexible preference for selectively favored male phenotypes. *Evolution*, 59: 5, 1085–1095.

Merilaita, S. (2006) Frequency-dependent predation and maintenance of prey polymorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 6, 2022-2030.

Molly, R., Morris, W.E., Wagner, J. R. et Michael, J.R. (1996) A negative correlation between trait and mate preference in *Xiphophorus pygmaeus*. *Animal Behavior*, 52: 6, 1193-1203.

Nager, R. G. et Law, G. (2010). The zebra finch. *The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory and Other Research Animals*, Eighth Edition, 674-685.

Olendorf, R., Rodd, F.H., Punzalan, D., Houde, A.E., Hurt, C., Reznick, D.N., et Hughes, K.A. (2006) Frequency-dependent survival in natural guppy populations. *Nature*, 441: 7093, 633-636.

Peig, J. et Green, A. J. (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118: 12, 1883-1891.

Peig, J. et Green, A. J. (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, 24: 6, 1323-1332.

Plath, M., Blum, D., Schlupp, I. et Tiedemann, R. (2008) Audience effect alters mating preferences in a livebearing fish, the Atlantic molly, *Poecilia mexicana*. *Animal Behaviour*, 75: 1, 21-29.

Pruett-Jones, S. (1992) Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? *American Naturalist*, 140: 6, 1000-1009.

Real, L.A. (1991) Search theory and mate choice. II. Mutual interaction, assortative mating, and equilibrium variation in male and female fitness. *American Naturalist*, 138: 4, 901-917.

Rosa, P., Nguyen, V. et Dubois, F. (2012) Individual differences in sampling behaviour predict social information use in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 9, 1259-1265.

Sinervo, B. et Lively, C. M. (1996) The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380: 6571, 240-243.

Singh, B. N. et Sisodia, S. (2004) Rare male mating advantage for inversion karyotype in *Drosophila ananassae*. *Behavior Genetics*, 34: 3, 335-342.

Slagsvold, T. et Lifjeld, J. T. (1994) Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *American Naturalist*, 143: 1, 59-94.

Smith, S.M. (1988) Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of the female. *Behaviour*, 107: 1, 15-23.

Smith, H.G., Ottosson, U. et Ohlsson, T. (1993) Interclutch variation in egg mass among starlings *Sturnus vulgaris* reflects female condition. *Ornis Scandinavica*, 24: 4, 311-316.

Svensson, E. I., Abbott, J. et Härdling, R. (2005) Female polymorphism, frequency dependence, and rapid evolutionary dynamics in natural populations. *The American Naturalist*, 165: 5, 567-576.

Swaddle, J.P., Cathey, M.G., Correll, M. et 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: Biological Sciences*, 272: 1567, 1053-1058.

Takahashi, Y. et Kawata, M. (2013) A comprehensive test for negative frequency-dependent selection. *Population Ecology*, 55: 3, 499-509.

Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man*, 136–179.

Valone, T.J. et Templeton, J.J. (2002) Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357: 1427, 1549-1557.

Van Gossum, H., Stoks, R. et DeBruyn, L. (2001) Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceeding of the Royal Society Biological Sciences* London, 268: 1462, 83–85.

Varela, F.J., Palacios, A.G. et Goldsmith, T.H. (1993) *Vision, brain, and behavior in birds*, Bradford book, 415 pages.

Wagner, R.H. (1991) Evidence that female razorbills control extra-pair copulations. *Behaviour*, 118: 3, 157-169.

Witte, K. (2006) Time spent with a male is a good indicator of mate preference in female zebra finches. *Ethology Ecology & Evolution*, 18: 3, 195-204.

Zann, R.A. (1996) *The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies*. Vol. 5. Oxford: Oxford University Press, 352 pages.

Annexe 1

Tableau 2 : Comparaison des résultats obtenus avec l'indice de l'échelle de masse (IM) et le ratio poids/tarse (RPT) comme mesure de qualité dans les différentes corrélations présentées dans ce mémoire

Corrélation	Résultats IM		Résultats RPT	
	r	<i>p</i>	r	<i>p</i>
Préférence pour le mâle rare	0.780	0.005	0.757	0.007
Préférence pour le mâle nouveau	0.241	0.427	0.337	0.260
Préférence pour le mâle bagué en jaune	-0.584	0.014	-0.607	0.010
Préférence pour le mâle bagué en bleu	-0.194	0.455	-0.181	0.488
Préférence pour le mâle bagué en vert	0.146	0.576	0.173	0.506
Préférence pour le mâle bagué en rouge	-0.297	0.264	-0.344	0.192
Effet de l'audience : mâle rare	0.212	0.531	0.266	0.380
Effet de l'audience : mâle nouveau	-0.314	0.295	0.194	0.567