

Université de Montréal

Influence des capacités cognitives et du niveau d'incertitude sur l'utilisation d'information sociale chez le diamant mandarin

Par

Guillaume Pilon

Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maître en sciences biologiques

Août 2020

© Guillaume Pilon

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Influence des capacités cognitives et du niveau d'incertitude sur l'utilisation d'information sociale chez le diamant mandarin

Présenté par :

Guillaume Pilon

A été présenté à un jury composé des personnes suivantes :

Sandra Binning

Présidente- Rapportrice

Frédérique Dubois

Directrice de recherche

Louis Lefebvre

Membre du jury

Résumé

Plusieurs organismes ont besoin d'information à propos de la valeur des alternatives afin de prendre la meilleure décision dans plusieurs contextes importants tels que l'approvisionnement, le choix d'un habitat ou d'un partenaire de reproduction. L'utilisation d'information sociale qui provient des congénères est généralement considérée comme avantageuse, dans la mesure où elle est peu coûteuse à acquérir. Cependant, elle peut s'avérer néfaste lorsque celle-ci est incorrecte, désuète ou émise par un émetteur malhonnête dans le but de duper. Ainsi, deux questions cruciales se posent lorsque qu'un organisme a accès à de l'information sociale : quand copier ? et qui copier ? Parmi plusieurs autres facteurs, les capacités cognitives des individus pourraient affecter leur probabilité de copier et d'être copié. Spécifiquement, un individu ayant de bonnes capacités d'apprentissage serait plus certain de son information personnelle et devrait de ce fait moins utiliser l'information sociale qu'un individu moins performant. Les démonstrateurs ayant de meilleures aptitudes (en termes par exemple de capacité à résoudre de nouveaux problèmes) devraient également être considérés comme plus fiables et, de ce fait, être copiés préférentiellement. Afin de tester ces deux hypothèses, nous avons effectué une expérience avec des diamants mandarins (*Taenyopigia guttata*), dans laquelle les sujets pouvaient copier le choix de 2 démonstrateurs qui leur procuraient tous les deux une information sociale contradictoire à leur information personnelle mais différaient dans leur capacité à résoudre un problème. Les sujets étaient par la suite testés dans une tâche d'apprentissage associatif. À l'encontre de nos hypothèses, les individus plus performants dans la tâche d'apprentissage n'ont pas utilisé l'information sociale moins souvent que ceux qui ont eu besoin d'un grand nombre d'essais pour atteindre le critère d'apprentissage. Par contre, nous avons trouvé que les sujets qui avaient une préférence plus marquée utilisaient moins l'information sociale que ceux qui avaient fait un choix plus aléatoire.

De plus, les individus qui ont utilisé l'information sociale ont copié plus fréquemment le choix du démonstrateur qui avait été observée en train de réussir une tâche de résolution de problème plutôt que celui qui avait échoué. Ainsi notre étude démontre que les diamants mandarins évaluent la pertinence de l'information personnelle et social en considérant leur niveau d'incertitude et les performances cognitives des démonstrateurs dans une tâche de résolution de problème.

Mots clés : utilisation d'information sociale, cognition, apprentissage, résolution de problème, diamants mandarins, incertitude.

Abstract

Animals frequently rely on others' choice to decide with whom to mate or what to eat. Because social information use may lead to maladaptive decisions, individuals should not rely on social information unconditionally. In particular, reliance on social information should be more frequent when uncertainty about how to behave is high, and hence in individuals with poor learning abilities. When individuals who are copied provide contradictory social information, social learners should also preferentially copy the decisions of the most reliable model, and so, for instance, better-performing models in cognitive tasks. Here we conducted an experiment with zebra finches (*Taeniopygia guttata*) on which we measured (i) the preference for three colored feeders before and after they had received conflicting information from two models that respectively succeeded or failed to resolve a novel problem and (ii) the performance on an associative learning task. We found no evidence that individuals that were quicker to learn a new association relied less on social information compared to slower learners. Yet, the birds who exhibited a stronger initial preference used social information to a lesser extent compared to those who showed a less pronounced preference. Furthermore, we found that individuals copied more frequently the choice of the problem-solver over the non-solver model. Thus, our findings demonstrate that zebra finches weight personal and social information based on their level of uncertainty and the models' performance in cognitive tasks.

Keywords: Social information use, copy when uncertain strategy, Zebra finches, model reliability, problem-solving ability

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	v
Table des matières.....	vi
Liste des Figures.....	viii
List des sigles et abbreviations	x
Remerciement.....	xi
Chapitre I Introduction.....	12
1.1 Les types d'information.....	14
1.2 L'utilisation d'information sociale	16
<i>Le moment d'utilisation</i>	<i>16</i>
<i>La source de l'information ou qui copier ?</i>	<i>18</i>
1.3 Choix de l'espèce.....	21
1.4 Questions de recherche.....	21
1.5 Hypothèses.....	22
Chapitre II Who copies who? Effects of uncertainty and model reliability on social information use.....	23
Contribution des co-auteurs.....	24
Abstract.....	25

Introduction.....	26
Material and methods.....	29
Animals and housing conditions.....	29
Social information use experiment	29
<i>a) Acquisition of personal information.....</i>	<i>30</i>
<i>b) Initial color preference test</i>	<i>31</i>
<i>c) Observation of the problem-solving ability of the models.....</i>	<i>32</i>
<i>d) Acquisition of social information</i>	<i>35</i>
<i>e) Final color preference test.....</i>	<i>36</i>
Color discrimination test.....	36
Results.....	39
Discussion.....	40
References.....	44
Chapitre III Discussion et Conclusion générale.....	48
Bibliographies.....	53

Liste des Figures

Chapitre 2 :

Figure 1. Top view of the experimental device used for the acquisition of personal information and feeding preference tests. The device comprised an observation section (A) with a perch (brown line) and a choice section (B) that contained 9 feeders (i.e. 3 of each color) with variable rewards, the orange, brown and purple feeders containing, respectively, 2(\pm 2), 5(\pm 2) and 8(\pm 2) millet seeds hidden within dry peas.

Figure 2. Problem-solving tasks that required a model to either pull a string (A) or push away a piece of wood (B) in order to slide the cover on the two food dispensers (F) and get access to the food. The red arrows represent the direction of the action required in order for the model to gain access to the food dispensers.

Figure 3. Top view of the experimental device used for the demonstration of the models' ability to solve a task. The observation (A) and the model (B) sections were separated by a one-way mirror (dotted line), thereby allowing the subject (in the observation section) to observe the models while they attempted in turn to solve a different task each. For each subject, one model was assigned the role of the solver and the other was assigned the role of the non-solver. The task was placed in the middle of the model section so that only one model (the one on the right in the figure) could attempt at solving the task (here the string-pulling task) at a time, but both models could access a food dispenser if successful. When a model was provided a task that it could attempt to solve, the other model (the one on the left in the figure) was confined in the area behind the task. The two

compartments of the model section were separated by an opaque partition and the two sections were equipped with perches (brown lines).

Figure 4. Top view of the experimental device used for the acquisition of social information. The device was arranged as for the demonstration of the models' ability to solve a task (Fig. 3) but the two compartments of the model section each contained 3 colored feeders (i.e. one of each color). For each model, only one feeder contained food and the colors preferred by the models differed between each other and from the subject's preference. In this figure, for instance, the subject demonstrated an initial preference for the purple feeder so that the models preferred the brown (for the one on the right) or the orange (for the one on the left) feeder.

Figure 5. Change in feeding preferences (estimated as the difference in the percent of seeds eaten between the final and initial tests) for the three types of food (i.e. the initially preferred food, the food preferred by the solver model and the food preferred by the non-solver model). The changes in feeding preference towards the colors preferred by the solver and the non-solver are represented only for the subjects that relied on social information (i.e. without the 3 individuals that increased their initial preference).

List des sigles et abbreviations

&	et
±	plus ou moins
°C	degrés Celsius
cm	centimètre
et al.	et les autre
etc.	etcetera
H	heure
i.e.	id est (c'est-à-dire)
LED	light-emitting diode
min	minutes
P _(i)	initial preference
S	Strength of preference
SEM	Standard Error of the mean

Remerciement

Je voudrais tout d'abord remercier la personne qui m'a offert cette opportunité exceptionnelle, ma directrice Frédérique Dubois, sans qui ce projet n'aurait jamais eu lieu. Merci de m'avoir encadré dans cette aventure, ton encadrement ferme mais flexible, m'as permis de réaliser un projet qui est propre à moi. Tes conseils et ton jugement, on permis de mettre à terme un projet qui m'as ma tenu à cœur pendant ces deux folles années.

Un merci à tous les membres qui ont fait partie du laboratoire Dubois pendant mon passage. Julie Gibelli, Camille Chia, Marie Fabienne Claude Barou-Dague, Étienne Richard et Victoria Thelamon. Que ce soit pour vos conseil, votre aide à l'élaboration de mon projet ou simplement décompresser entre deux sessions d'expérimentation, votre présence et votre soutien ont été inestimables. Bien plus que de simples collègues, tous, vous êtes de véritables amis.

Je tiens aussi remercier mes colocs, Jérémy De Bonville, Georges Hraoui et Marie Baby. Une belle gang qui a su me soutenir dans les moments difficiles, comme dans les succès. Il n'y a pas de meilleurs colocs et je vous remercie encore de me tolérer.

Un remerciement particulier à Charlotte Capt qui a su me motiver dans les moments plus difficiles et qui a été une source d'inspiration pour terminer ce projet.

Finalement, je remercie mes parents et ma sœur, sans qui cette aventure n'aurait pas été possible. Votre soutien et votre confiance en moi ont permis de réaliser ce projet et m'ont permis de m'épanouir dans le secteur académique et sportif par la bande. Je ne vous serai jamais assez reconnaissant.

Chapitre I

Introduction

Les avancées technologiques permettent un accès rapide et efficace à toute l'information que l'on désire. Les sociétés humaines n'ont jamais été autant bombardées d'information. Cependant, ce n'est pas toute l'information qui est véridique. En effet, la propagation de « fake news » peut s'avérer néfaste (Islam et al., 2020) et savoir distinguer une bonne d'une mauvaise source d'information est donc primordiale.

Dans le monde animal, un organisme a aussi accès à une panoplie d'information. La différenciation entre une bonne source et une mauvaise source d'information peut avoir des conséquences néfastes. L'information est décrite par Jablonka (2002) comme étant la propriété d'une source qui a le potentiel de provoquer un changement fonctionnel chez un organisme et celle-ci est omniprésente dans l'environnement. Cette information permet d'optimiser entre autres la recherche de nourriture, de partenaires ou de lieu de reproduction (Templeton & Giraldeau, 1996; Katz & Lachlan, 2003; Machovsky-Capuska et al., 2014). Chez les espèces sociales, l'information fournie par les autres n'est pas à négliger. En effet, la proximité des congénères et le partage d'un même environnement rendent pertinent l'utilisation émise par les autres. Cependant, se fier sur l'information émise par les autres peut s'avérer néfaste, si cette information est incorrecte, désuète ou malintentionnée (Giraldeau et al., 2002; Flower, 2011; Dubois et al., 2012; Avarguès-Weber et al., 2018). Les animaux doivent être capables de distinguer 1) le moment auquel se fier aux autres plutôt que sur l'information acquise personnellement et 2) les individus qui sont le plus susceptibles de fournir une information juste et actuelle (Laland, 2004). Dans cette optique, le projet présenté se penchera sur la propension à copier et le choix du démonstrateur qui est copié en relation avec les capacités cognitives.

1.1 Les types d'information

Il y a deux façons d'obtenir de l'information, de façon privée ou sociale. L'information privée est celle qu'un individu obtient par lui-même. Chez la plupart des animaux, l'information privée est acquise par une méthode d'essais-erreurs (Danchin et al., 2004). Généralement, échantillonner son environnement est coûteux énergétiquement, mais l'information est fiable à ce moment (Kendal et al., 2005). Outre l'utilisation de l'information privée, un individu peut aussi utiliser l'information sociale disponible. L'information sociale est l'information dont la source est un autre organisme. La source de l'information peut être inter- ou intraspécifique (Dawson & Chittka, 2012). L'information sociale peut être transmise de deux façons. La première se manifeste par la transmission volontaire de l'information vers un auditoire, il s'agit d'un signal. Le célèbre cri d'alarme des suricates est un bon exemple de signal d'alarme en présence de prédateurs (Manser et al., 2001). Le deuxième moyen d'acquérir l'information sociale est en analysant des indices qui ne sont pas directement dirigés vers un récepteur. On distingue dans la littérature trois formes de transmission d'informations sociales par inadvertance soit : l'indiscrétion sociale (« *social eavesdropping* »), l'apprentissage social et l'utilisation d'information publique (Bonnie & Earley, 2007).

L'indiscrétion sociale consiste à observer l'interaction entre deux ou plusieurs individus pour déduire les caractères qualitatifs de ceux-ci (McGregor, 2005). Par exemple, lors d'une confrontation entre mâles, sans participer au combat, un individu peut déterminer la capacité compétitive des participants selon le résultat de la rencontre (Paz-Y-Miño et al., 2004; Magnhagen, 2006). Une femelle peut aussi épier les combats entre mâles et retenir les qualités d'un possible partenaire de reproduction (Mennill et al., 2002; Leboucher & Pallot, 2004). Cela permet d'avoir une meilleure estimation des qualités des individus lors d'une rencontre subséquente avec un de

ceux-ci. On peut observer l'intégration de l'indiscrétion sociale lorsqu'un sujet focal change son comportement face à un individu déjà observé, mais ne le change pas face à un nouvel individu (Bonnie & Earley, 2007).

Contrairement à l'indiscrétion sociale, l'apprentissage social ne nécessite pas l'observation d'une interaction entre deux ou plusieurs individus. Cet apprentissage résulte de l'observation du comportement ou de l'interaction d'un seul individu avec l'environnement. La plupart du temps, l'apprentissage se fait par l'imitation d'un comportement (Bonnie & Earley, 2007). L'apprentissage social apporte à un individu de nouvelles techniques, des outils, une compréhension des conséquences de certains comportements et/ou des habiletés motrices. Cela a pour conséquence une meilleure exploitation de l'environnement dans lequel un individu se développe (Galef & Laland, 2005).

L'utilisation de l'information publique se produit lorsqu'un individu observe le résultat de l'exploitation de l'environnement par un autre. À la différence de l'apprentissage social, l'information publique fournit des indices relatifs à la qualité de l'environnement plutôt que des techniques pour l'exploiter (Valone & Templeton, 2002; Danchin et al., 2004). Dans tous les cas, l'individu n'acquière pas une nouvelle technique ou une meilleure compréhension de son environnement, mais discerne plutôt des indices sur la qualité des ressources que les autres exploitent. Par exemple, le succès d'un congénère dans sa quête de nourriture peut indiquer que cette parcelle mérite d'être examinée (Templeton & Giraldeau, 1996). Cela peut s'appliquer au site de nidification ; les endroits où les nids produisent une progéniture plus abondante et de meilleure qualité sont susceptibles d'être de bons sites où nicher (Danchin et al., 1998; Doligez et al., 2002, 2003). Tout comme l'apprentissage social, l'utilisation de l'information publique se manifeste lorsqu'il y a une différence entre le comportement dans une situation, avant et après une

exposition à d'autres individus. Le sujet, à la suite de cette exposition, fait face à un choix : copier ou non (Bonnie & Earley, 2007).

1.2 L'utilisation d'information sociale

L'utilisation d'information sociale est généralement considérée comme bénéfique, car elle demande moins d'investissements énergétiques que l'essai-erreur (source). L'information sociale est intimement liée à l'exploitation de l'environnement. Par l'obtention de nouvelles techniques ou l'observation du succès des autres, le résultat est possiblement une meilleure exploitation de l'environnement. Conséquemment, il est plus probable d'obtenir une information fiable si l'environnement est prévisible ou stable. Dans le cas contraire, un environnement changeant augmente la possibilité que l'information soit désuète ou mal adaptée lorsqu'elle est utilisée. Dans ce cas, l'utilisation de l'information sociale peut être plus désavantageuse que profitable (Giraldeau et al., 2002; Dubois et al., 2012; Avarguès-Weber et al., 2018).

Le moment d'utilisation

Un individu doit décider quand il peut utiliser l'information sociale. Étant donné que l'usage d'informations sociales est dépendante des autres individus, il est nécessaire que deux décisions soient prises. La première est de copier ou de ne pas copier. La deuxième, quel organisme doit-on copier ? Laland (2004) décrit trois situations dans lesquelles l'information sociale devrait être utilisée préférentiellement à l'information privée : 1) lorsque le comportement adopté ne produit pas de gain, 2) lorsque l'utilisation de l'information privée est coûteuse et 3) lorsque l'individu est incertain des conséquences d'un comportement. La dynamique producteur-chapardeur est un exemple où la stratégie de copier si le comportement adopté n'est pas productif serait en jeu (Laland, 2004). En effet, dans cette relation fréquence-dépendance, un chapardeur,

qui profite de la découverte des autres, devrait changer de stratégie s'il n'y pas ou presque pas d'opportunités de chapardage, et donc lorsque son comportement est non productif. (Giraldeau & Lefebvre, 1987; Giraldeau & Caraco, 2000). La stratégie de copier si l'information privée est coûteuse repose sur l'hypothèse de l'information coûteuse de Boyd & Richerson (1985). Cette hypothèse présuppose l'existence d'un compromis entre l'acquisition d'information précise mais coûteuse énergétiquement, et une information moins exacte mais abordable énergétiquement. Dans cette optique, Boyd & Richerson (1985) suggèrent que lorsque l'information est trop coûteuse à acquérir ou à utiliser, les individus auront tendance à se tourner vers l'information sociale qui est relativement peu coûteuse. Dans ce projet, nous nous intéresserons à la situation où un individu devrait copier lorsqu'incertain. Boyd & Richerson (1988) ont élaboré un modèle théorique dans lequel ils ont étudié les avantages adaptatifs de l'utilisation d'information sociale dans un environnement variable. Dans ce modèle, les individus doivent déterminer dans quel genre d'environnement ils sont, entre deux possibilités, et quel comportement est le plus approprié selon l'environnement. Boyd & Richerson (1988), à la lumière du modèle, prédisent qu'un animal se fier sur sa propre expérience lorsqu'il connaît bien l'environnement dans lequel il se trouve, mais qu'il utilisera l'information sociale lorsque la nature de l'environnement est indéterminable. Il est important de faire la différence entre certaines situations. Dans un cas où un animal naïf se retrouve dans un nouvel environnement, ne connaissant pas la nature de cet environnement, il se fier aux autres animaux (Kendal et al., 2004). Un animal expérimenté a, quant à lui, la possibilité de confronter ses expériences passées à l'environnement dans lequel il se trouve, afin de prendre la décision de copier ou d'utiliser son information privée. Un animal expérimenté peut alors avoir un conflit entre l'information privée qu'il détient et l'information sociale qu'il perçoit (Kendal et al., 2005). Dans ce cas, il a été observé chez l'épinoche à neufs épines (*Pungitius pungitius*) qu'un

individu utilisera l'information qui est la plus fiable (Van Bergen et al., 2004). Comme autre exemple, il a été démontré que des rats (*Rattus norvegicus*) dont la nourriture a été empoisonnée, créant une incertitude, utilisent le choix de leurs congénères (Galef et al., 2008). Enfin, dans le cas des singes vervet (*Chlorocebus aethiops*), les individus se conforment à la préférence du groupe, malgré leurs propres préférences (Van De Waal et al., 2013). En revanche, chez des fourmis *Lasius niger*, des individus expérimentés choisissent de prendre le chemin dont ils se rappellent (information privée) plutôt que de suivre la trace de phéromone laissée par une congénère (information sociale) (Grüter et al., 2011). Ainsi, il ne semble pas y avoir de stratégie claire face à l'utilisation de l'information sociale dans un contexte incertain. Plusieurs auteurs se sont penchés sur le conflit entre l'information privée et sociale (Van Bergen et al., 2004; Grüter et al., 2008; Trompf & Brown, 2014). Dans le présent projet le sujet aura la possibilité de choisir entre deux sources d'information sociale qui contredisent sa propre information privée.

La source de l'information ou qui copier ?

Outre le moment opportun pour copier, la source d'information sociale est importante. Comme mentionné ci-haut, une information pourrait être désuète et avoir des conséquences néfastes sur l'utilisateur (Giraldeau et al., 2002; Dubois et al., 2012; Avarguès-Weber et al., 2018). Dans sa revue, Laland (2004) examine aussi les stratégies efficaces pour déterminer les individus qui devraient être imités. En effet, les différentes caractéristiques du démonstrateur peuvent influencer l'utilisation d'information sociale (Coussi-Korbel et al., 1995). Coussi-Korbel & Fragasz (1995) proposent notamment que le rang social, le sexe, ou l'âge puissent influencer l'utilisation d'information sociale. Certaines caractéristiques individuelles en effet dictent l'utilisation et l'efficacité de l'utilisation d'information sociale. Par exemple, dans plusieurs situations, les individus semblent préférer l'information sociale lorsqu'elle est fournie par un

individu familial (Swaney et al., 2001; Kavaliers et al., 2005). Dans l'optique de l'utilisation de l'information publique où l'on se base sur les bénéfices qu'un individu retire de son choix afin de déterminer les caractéristiques de l'environnement, une stratégie proposée est de copier si les bénéfices engendrés (en termes par exemple de quantité ou qualité de nourriture) sont meilleurs que les siens (Laland, 2004). Cette stratégie, néanmoins, demanderait beaucoup de processus cognitifs. En effet, un individu doit comparer ses gains à ceux d'un autre, confirmer qu'ils sont meilleurs que les siens et prendre la décision de copier. Laland (2004) propose une stratégie alternative qui est de copier si l'individu est insatisfait. Cette stratégie requiert l'estimation des ressources obtenues par soi-même, sans avoir besoin de déterminer le gain d'autrui. Lorsqu'il y a insatisfaction, il est plus probable qu'un individu copie le comportement d'un autre. Cependant, dans ce contexte, un individu insatisfait peut copier le comportement d'un autre individu totalement au hasard. La stratégie qui consiste à copier lorsqu'un individu est insatisfait s'implante plus facilement dans une population, mais ne minimise pas les erreurs et pourrait s'avérer peu efficace dans le cas où un individu utiliserait de l'information sociale désuète (Schlag, 1996).

Afin de décider le meilleur individu à copier la plupart des stratégies requièrent de comparer le résultat d'un comportement qui semble plus productif avec le siens. Un aspect intéressant est donc lié à l'identité et aux qualités des individus dont on peut copier le comportement ou le choix. Il y a quelques indices qui suggèrent qu'il y aurait des facteurs comme le sexe (Guillette & Healy, 2014), la familiarité (Swaney et al., 2001; Kavaliers et al., 2005) et la personnalité (Rosa et al., 2012; Carter et al., 2014; Trompf & Brown, 2014) qui influenceraient l'utilisation de l'information sociale. Par exemple, chez le diamant mandarin (*Taenopygia guttata*), les femelles vont préférentiellement copier l'information fournie par des mâles (Katz & Lachlan, 2003). Chez les guppies, il a été observé que la familiarité influence l'apprentissage social (Swaney

et al., 2001), puisque les observateurs plus familiers avec leur démonstrateur sont capables d'apprendre plus vite. Une caractéristique encore peu étudiée, en revanche, est l'influence de la cognition des individus, que ce soit celle de celui qui copie ou celle de celui qui est copié. La cognition est définie comme la capacité des individus d'acquérir, traiter, retenir et utiliser de l'information sur l'environnement à l'aide de leurs sens (Shettleworth, 2001). La cognition est une caractéristique qui varie entre les espèces (Sol et al., 2005), mais aussi entre les individus (Cole et al., 2011 ; Thornton & Lukas, 2012). Il a été montré que chez les chimpanzés, des individus naïfs copient ceux qui ont plus de connaissances, en l'occurrence les individus capables de manipuler un appareil fournissant de la nourriture (Kendal et al., 2015). En revanche, les capacités cognitives d'un individu ne semblent pas être associées à de meilleures performances en recherche de nourriture (Cole & Quinn, 2012; van Horik & Madden, 2016) bien que les espèces avec des capacités cognitives plus développées démontrent un plus haut taux de survie dans un nouvel environnement ou un environnement qui est instable et/ou hostile (Sol et al., 2005). De plus en plus d'études établissent un lien entre les capacités cognitives et certains proxy de l'aptitude (fitness). Par exemple, chez les femelles cassinées flûteurs (*Cracticus tibicen*), les performances cognitives générales sont positivement corrélées au nombre d'oisillons produits (Ashton et al., 2018). Également il a été montré que le changement d'indice de masse corporelle (proxy de l'aptitude) peut être prédit par les capacités de résoudre des problèmes chez le microcèbe mignon (*Microcebus murinu*) (Huebner et al., 2018). Alors il pourrait être avantageux de copier un individu qui a des capacités cognitives supérieures. La difficulté associée à copier un individu ayant des capacités cognitives plus grandes, est d'estimer ses propres capacités cognitives relatives à celles de l'individu observé (Laland, 2004). Peu d'études empiriques ont examiné les différents facteurs

possibles dans la relation cognition et information sociale. Notre étude tentera de déterminer si la cognition influence l'utilisation d'information sociale et le choix de la source de cette information

1.3 Choix de l'espèce

Le diamant mandarin est une espèce aviaire grégaire qui peut former de grands groupes allant jusqu'à des milliers d'individus (Zann, 1996). Les diamants mandarins ont donc constamment accès à de l'information sociale en nature. De plus, ils sont capables d'accomplir des tâches de résolution de problème (Schmelz et al., 2015) et d'autres tâches cognitives (Healy et al., 2010). Finalement, cette espèce utilise l'information sociale (Katz & Lachlan, 2003 ; Rosa et al., 2012; Guillette & Healy, 2014), ce qui en fait un modèle parfait pour étudier l'utilisation d'information sociale et les individus susceptibles d'être copiés.

1.4 Questions de recherche

Le projet de ma maîtrise portera sur les facteurs qui dictent l'utilisation de l'information privée et celle de l'information sociale, lorsque celles-ci sont conflictuelles. Il cherchera à répondre aux questions suivantes :

- Est-ce qu'un individu qui apprend plus rapidement utilise moins l'information sociale?

- Est-ce que les capacités cognitives d'un tuteur affectent l'utilisation d'information sociale?

Répondre à ces questions permettrait d'éclaircir les facteurs qui permettent l'apparition et le maintien de l'utilisation de l'information sociale. Cela pourrait aussi nous donner des indices sur les critères préférés lorsqu'un individu copie. Finalement, déterminer si les diamants mandarins sont capables de reconnaître les capacités cognitives des autres pourrait avoir des impacts sur la vision que nous avons de la transmission de la culture ou du savoir chez les animaux.

1.5 Hypothèses

Hypothèse 1 : Les individus qui identifieront la couleur la plus profitable utiliseront peu ou pas l'information sociale

En considérant qu'un individu qui performe bien dans un nouvel environnement aura plus confiance dans sa préférence, je m'attends à observer que ces individus se fient davantage à l'information privée qu'à l'information sociale. Au contraire, les individus devraient utiliser l'information sociale et copier le choix d'un démonstrateur, lorsqu'ils ne seront pas capables d'identifier la couleur la plus profitable.

Hypothèse 2 : Les individus qui décident d'utiliser l'information sociale auront tendance à sélectionner le tuteur qui réussit une tâche de résolution de problème.

Un individu qui sera incertain et qui a de la difficulté à déterminer la couleur la plus profitable pendant l'acquisition d'information privée, copiera la source d'information sociale la plus fiable. Dans cette situation, l'individu qui semble avoir des capacités cognitives plus élevées, c'est-à-dire l'individu qui réussit une tâche de résolution de problème.

Chapitre II

Who copies who? Effects of uncertainty and model reliability on social information use

Guillaume Pilon, Marie Barou-Dagues & Frédérique Dubois
Département de sciences biologique, Université de Montréal, C.P. 6128,
Succursale Centre-Ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

État : Soumis à Behavioural Ecology and Sociobiology

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

Contribution des co-auteurs

L'article soumis dans ce mémoire est entièrement le résultat de travaux effectués dans le cadre de ma maîtrise sous la direction de Frédérique Dubois. J'ai personnellement et entièrement effectué les manipulations et expérimentations décrites dans cet article. J'ai également recueilli l'entièreté des données que j'ai ensuite analysées sous la supervision de ma directrice et de Marie Barou-Dagues.

La rédaction de cet article s'est fait en collaboration avec ma directrice et Marie, autant dans le contenu que dans la forme.

Abstract

Animals frequently rely on others' choice to decide with whom to mate or what to eat. Because social information use may lead to maladaptive decisions, individuals should not rely on social information unconditionally. In particular, reliance on social information should be more frequent when uncertainty about how to behave is high, and hence in individuals with poor learning abilities. When individuals who are copied provide contradictory social information, social learners should also preferentially copy the decisions of the most reliable model, and so, for instance, better-performing models in cognitive tasks. Here we conducted an experiment with zebra finches (*Taeniopygia guttata*) on which we measured (i) the preference for three colored feeders before and after they had received conflicting information from two models that respectively succeeded or failed to resolve a novel problem and (ii) the performance on an associative learning task. We found no evidence that individuals that were quicker to learn a new association relied less on social information compared to slower learners. Yet, the birds who exhibited a stronger initial preference used social information to a lesser extent compared to those who showed a less pronounced preference. Furthermore, we found that individuals copied more frequently the choice of the problem-solver over the non-solver model. Thus, our findings demonstrate that zebra finches weight personal and social information based on their level of uncertainty and the models' performance in cognitive tasks.

Keywords: Social information use, copy when uncertain strategy, Zebra finches, model reliability, problem-solving ability

Introduction

Decisions of where to live, what to eat or who to mate with have important fitness consequences, and individuals, therefore, would benefit from getting the most relevant information about the different available options before making any of those decisions. To do that, they may rely on the information they acquired by directly sampling the environment (thereby using personal information) or on the choice or success of others (thereby using social information). If the acquisition of personal information is considered costly (in terms, for instance, of predation risk or missed opportunities), it is more accurate than social information (Kendal et al. 2005; Galef 2009). Reliance on social information, indeed, can lead to arbitrary and even maladaptive traditions in animals (Laland and Williams 1998; Giraldeau et al. 2002; Pongrácz et al. 2003). Consequently, animals should not rely on social information unconditionally, but rather switch between reliance on social and personal information based on their respective reliability and cost (Laland 2004). The benefits of using social information may vary according to the ecological conditions that animals experience, but also to the likelihood of acquiring erroneous information that is expected to depend on the age, personality or learning ability of the individuals. For these reasons, reliance on social information should vary both between and within species.

Specifically, one would expect individuals to rely on social information when they lack relevant knowledge or when they are uncertain as to which option is the most appropriate (Boyd and Richerson 1988). Accordingly, van Bergen et al. (2004) reported that nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) ignore conflicting social information when the reliability of personal information is high but copy others' decision when it is low. Because the likelihood of acquiring

erroneous information is high (and so personal information is less reliable) when rewards are highly variable, Smolla et al. (2016) also found evidence for the *copy-when uncertain* strategy by demonstrating that bumble bees (*Bombus terrestris*) use social information only when the rewards are variable, while Jones et al. (2019) reported that *Lasius niger* ants show decreasing reliance on personal visual information when light levels decrease. Thus, these studies support the idea that animals weight personal and social information appropriately depending on circumstances. Yet, because individuals of the same population may differ among each other in their ability to accurately assess the value of the available options, they should also differ in their likelihood of using social information (Kendal et al. 2004; Watson et al. 2018). In agreement with this expectation, a number of studies have found that the extent to which animals rely on social information is correlated in some species with their personality traits (i.e. sampling behaviour: Rosa et al. 2012; exploration tendency: Marchetti and Drent 2000) or learning performance (Katsnelson et al. 2011). More precisely, animals that are more uncertain about how to behave, because they explore their environment less widely (Marchetti and Drent 2000; Rosa et al. 2012) or need more time to learn a new association (Katsnelson et al. 2011), tend to be more influenced by others' decisions compared to more exploratory and/or fast learning individuals.

For social learning to be adaptive, however, individuals have to decide not only when but also from whom they should acquire social information. Indeed, although most experimental studies offer the subjects the opportunity to observe only one model that provides them with conflicting information, individuals are likely, in natural conditions, to frequently observe the choice of several models that can make contradictory decisions. As a consequence, they could benefit from preferentially copying the decision of one over the other models. In agreement with this idea, there

is evidence that some characteristics of the models (such as their age, dominance status or kinship) do have the potential to influence reliance on social information (Dugatkin and Godin 1993; Kavaliers et al. 2005; Jones et al. 2017). By contrast, however, there is no evidence yet, that animals would rely on behavioral or phenotypic traits to assess the reliability of the models and then acquire social information from the most reliable one. The most reliable models, in particular, could be the most innovative individuals, as individual differences in the ability to solve a novel problem are related to differences in exploration (Overington et al. 2011; Miller et al. 2016) and learning speed (Overington et al. 2011). Better problem solvers, therefore, would have the ability to collect accurate, updated personal information at a higher rate, thereby reducing uncertainty (Dall et al. 2005). In order to address this question, we conducted an experiment with adult zebra finches (*Taeniopygia guttata*) since they have been found to use social information for mating and feeding decisions (e.g. Rosa et al. 2012). First, we measured the initial feeding preference of each subject for one of three colored feeders with variable rewards. Second, we allowed the subjects to observe two models while they succeeded (for one model) or failed (for the other one) to resolve a novel problem four consecutive times, each. Third, we let the models demonstrate their preference for one of the two initially non-preferred colored feeders, each, and fourth we measured the subjects' final feeding preferences to test whether they had changed following the acquisition of conflicting and contradictory social information. We also measured the performance of the subjects on an associative learning task. As individuals capable of learning very quickly should be more certain about their choices, we predicted that they should rely less on social information compared to slow learners. In addition, we predicted that social learners should copy more often the choice of the problem-solver over the non-solver model.

Material and methods

Animals and housing conditions

We used 12 male and 12 female adult zebra finches that came from a local breeder (Oisellerie de l'Estrie, Thetford Mines, Canada) ensuring that all individuals were unrelated to each other. Four birds (two males and two females) were trained as models while the 20 others were used as subjects. One male subject, however, did not participate in any of the experiments, while a female subject died before the color association experiment and so had no learning score. Outside the experiments, the birds were housed in same-sex cages (36x38x48 cm) with a photoperiod of 12H/12H at a temperature of 23 °C ($\pm 1^\circ\text{C}$) with ad libitum access to food and water. The subjects and the models were housed in separated cages.

Social information use experiment

We used an experimental device that contained three sections: an observation section (38x42x38 cm), a model section (42x84x38 cm) that was divided into 2 compartments (themselves divided into two areas) and a choice section (42x84x38 cm). The 3 sections were removable, thereby allowing to change the configuration of the device by removing one or 2 sections (Fig. 1, 3, 4). The model section was separated from the observation section with a one-way mirror so that the subjects could observe the models (while they were interacting with the problem-solving tasks or expressing their feeding preference), but not the reverse. In addition, both model compartments were separated by an opaque partition. Prior to testing, individuals had been familiarized with the experimental

device and all subjects experienced the following a five-step experiment: a) acquisition of personal information, b) initial color preference test, c) observation of the problem-solving ability of the models, d) acquisition of social information and e) final color preference test.

a) Acquisition of personal information

This first step of the experiment consisted in allowing the birds to acquire personal information about the value of 3 different colored feeders with variable rewards. More precisely, we presented the birds with 9 feeders (i.e. 3 of each color) that were randomly placed in the choice section of the device and arranged in a 3x3 array, 13 cm apart from each other (Fig. 1). The feeders were either orange, brown and purple and contained, respectively, $2(\pm 2)$, $5(\pm 2)$ and $8(\pm 2)$ millet seeds, the number of seeds in each feeder being randomly chosen from the set of possible values. To acquire personal information about the value of the colored feeders, each subject was placed in the observation section and introduced after one min in the choice section where it could search for food until it had visited all feeders or was inactive for one min.

Before the acquisition of personal information, we habituated the birds to obtain food from the colored feeders for three days, with a same-sex congener for the first day and then alone. During the first training trials, the feeders were filled only with millet seeds and then the seeds were progressively hidden within dry peas to prevent the birds from seeing the food and force them to search within the feeders. The habituation was considered over when a bird successfully searched for food in all colored feeders.

b) Initial color preference test

Once the birds had acquired personal information about the value of each colored feeder, we fasted them for 6h before measuring their initial preference. Each bird was individually introduced in the choice compartment that contained 9 feeders, as above, except that all feeders contained 10 millet seeds, hidden within dry peas. We noted the color of the chosen feeder each time the bird consumed a seed and considered that the trial was over after it had eaten 20 seeds. For each bird, we then calculated its initial preference for each colored feeder (P_i) as the percent of seeds eaten from each of them. We also measured the strength of its preference (S) as:

$$S = \sum_{i=1}^3 |P_i - 0.33|$$

According to this equation, an individual with no preference (i.e. that has consumed the same amount of food in the three types of feeders, that is 33% of each) will have a value S of zero, whereas an individual that has only consumed the food of one over the three colored feeders will have a maximum value of 1.33.

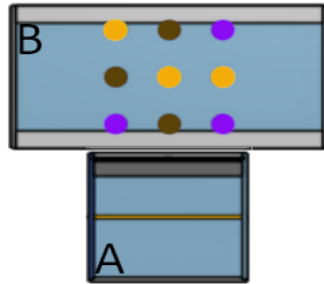


Figure 1. Top view of the experimental device used for the acquisition of personal information and feeding preference tests. The device comprised an observation section (A) with a perch (brown line) and a choice section (B) that contained 9 feeders (i.e. 3 of each color) with variable rewards, the orange, brown and purple feeders containing, respectively, $2(\pm 2)$, $5(\pm 2)$ and $8(\pm 2)$ millet seeds hidden within dry peas.

c) Observation of the problem-solving ability of the models

After having expressed a color preference, we allowed the focal bird to observe two models that were either capable (for one of them) or incapable (for the other) of resolving a task. Before the experimental trials, the focal bird was introduced in the observation section while both models were each placed in one compartment of the model section. Four models (i.e. two birds of each sex) had been previously trained to solve one of two problem-solving tasks. Specifically, one male and one female had been trained to pull a string (Fig. 2A) while the two other models had been trained to push away a piece of wood to access food (Fig. 2B). For both problem-solving tasks, only one individual could solve the task, but if successful, it gave access to two food dispensers, each placed on one side of the task, thereby allowing the two models to get a food reward (Fig 2, 3). The training was conducted individually and consisted in first leaving the task with the two

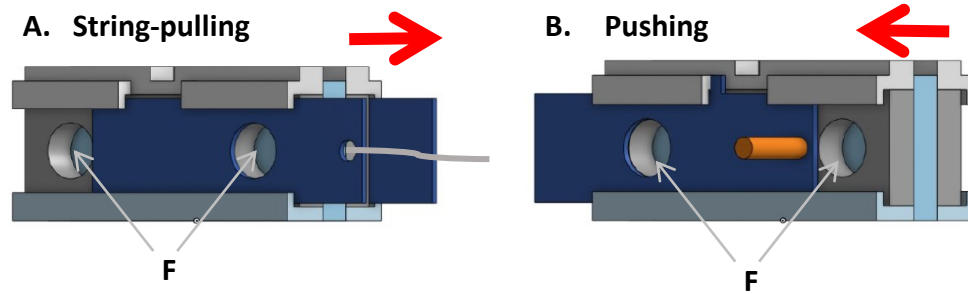


Figure 2. Problem-solving tasks that required a model to either pull a string (A) or push away a piece of wood (B) in order to slide the cover on the two food dispensers (F) and get access to the food. The red arrows represent the direction of the action required in order for the model to gain access to the food dispensers.

food dispensers totally open and filled with millet seeds. Once a model could eat without fear, the dispensers were then gradually closed in order to force it to pull the string or push away the piece of wood to open the dispensers and get access to food. The training was over when a model has solved the task 10 consecutive times in less than 10 sec.

For the observation of the models' ability to solve a problem, each subject was always placed in front of the two same-sex models that had been trained to solve a different task, each. The 2 problem-solving tasks were placed in turn in the middle of the model section (Fig. 3) so that only one model could attempt at solving the task at a time, but both models could access the food dispensers if successful. Each of the two models could then in turn attempt at solving the task with which they had been trained. To ensure that the non-solver model always failed, it was provided a task that was blocked, making it impossible to solve. For half of the subjects, the solver had the string-pulling task and the non-solver the pushing task, and the reverse for the other half of the subjects. In total, the subjects observed 8 demonstrations in a row (i.e. 4 successes or failures per model) with each model having access to its task in turn. Between two consecutive demonstrations,

the models were confined to the area behind the task that was separated from the model compartment by a transparent partition (Fig. 3). Once the model had access to the task, it had a maximum of 30 sec to solve it. When the solver model resolved the task, the experimenter lifted the partition thereby allowing the non-solver model to have access to the food dispenser and both models to eat 5 millet seeds. Then they were returned to the areas behind the task for 30 sec before the next demonstration. Inversely, after 30 sec during which the non-solver model failed in solving the task, it was returned to the area behind the task. After 4 demonstrations (i.e. 2 successes and 2 failures) the position of both the tasks and the models were switched to control for potential side biases.

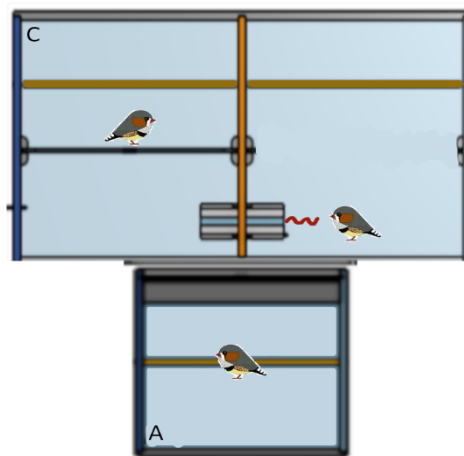


Figure 3. Top view of the experimental device used for the demonstration of the models' ability to solve a task. The observation (A) and the model (B) sections were separated by a one-way mirror (dotted line), thereby allowing the subject (in the observation section) to observe the models while they attempted in turn to solve a different task each. For each subject, one model was assigned the role of the solver and the other was assigned the role of the non-solver. The task was placed in the middle of the model section so that only one model (the one on the right in the figure) could attempt at solving the task (here the string-pulling task) at a time, but both models could access a food dispenser if successful. When a model was provided a task that it could attempt to solve, the other model (the one on the left in the figure) was confined in the area behind the task. The two compartments of the model section were separated by an opaque partition and the two sections were equipped with perches (brown lines).

d) Acquisition of social information

After the focal bird had observed the models' problem-solving ability, it was provided with conflicting and contradictory information. Specifically, after the 8 demonstrations were completed, the models were returned to the area behind the task for 3 min during which we replaced the problem-solving task by 3 colored feeders (i.e. one of each color) in both model sections (Fig. 4). For each model, we filled only one feeder with 20 millet seeds while the two other feeders were kept empty. Naturally the subject could not see the quantity of food in each colored feeders. In addition, the colored feeder containing the food was different for each model and the two rewarded colors were also different from the subject's initial preferred color, thereby providing the subject with conflicting and contradictory information. The models were allowed to eat until the rewarded feeders were empty or for a maximum of 5 min.

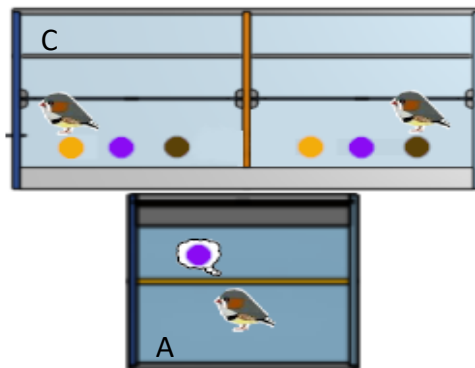


Figure 4. Top view of the experimental device used for the acquisition of social information. The device was arranged as for the demonstration of the models' ability to solve a task (Fig. 3) but the two compartments of the model section each contained 3 colored feeders (i.e. one of each color). For each model, only one feeder contained food and the colors preferred by the models differed between each other and from the subject's preference. In this figure, for instance, the subject demonstrated an initial preference for the purple feeder so that the models preferred the brown (for the one on the right) or the orange (for the one on the left) feeder.

e) Final color preference test

Once the subject had observed the models' feeding preferences, it was submitted to a final color preference test, using the same procedure as for the initial preference test (step b).

Color discrimination test

All the subjects (except the female that died before the beginning of the test) participated in a color discrimination test. The birds were tested in individual cages (52 x 29 x 37 cm) that contained a central perch and two upper perches placed in the corners in front of two colored feeders (i.e. a white feeder and a yellow one). The top, the back and each side were covered with opaque material and the cage contained a LED band to light the inside. The experimenter could then stand behind the cage and observe the birds thanks to a mirror without been seen by them.

The colored feeders contained different amounts of food: one colored feeder (i.e. the yellow one for half of the birds or the white one for the other half) always contained five millet seeds while the other was empty. Before the beginning of the test, we individually familiarized each bird to eat in each of the two feeders and progressively trained them to the experimental procedure for four days. During training, both feeders always contained the same amount of seeds. They were first full of seeds and then we progressively reduced the number of seeds and insured that the birds ate in both colored feeders and had no side biases.

The experimental phase took place the fifth day and consisted of four blocks of 10 consecutive trials each, with a 20 min break between two consecutive blocks. At the beginning of a trial, we insured that the bird was on the central perch. The experimenter then placed both feeders simultaneously and removed the unchosen feeder, immediately after the bird perched in front of one colored feeder. The bird could then eat during 30 sec before the chosen feeder was removed. In the eventuality that the bird didn't make a choice after one min, both feeders were removed. The position of the feeders was alternated in a way that each feeder was 20 times each side, but no more than twice successively on the same side. All subjects were tested with the same color sequence. At each trial we noted the color of the chosen feeder, and then used as a learning score for each bird the number of trials required to succeed in 8 over 10 consecutive trials.

Statistical analyses

To determine if the birds had expressed a preference for one of the three colored feeders in the initial color preference test (i.e. step b), we tested whether the average strength of initial preference (S) differed from zero using a two-sided t-test. We also tested whether the percentage of seeds eaten in the most rewarded feeders (i.e. the purple ones) during the initial color preference test was significantly different from 33% (i.e. random choice) with a two-sided t-test and whether the initial preference of the birds for the most rewarded colored feeder was correlated with their learning score in the color discrimination test using Pearson's correlation analysis.

We performed a Linear Mixed Model (LMM) to test whether the birds significantly changed their initial preference after having acquired contradictory social information and whether the change

in individuals' feeding preference was affected by their learning performance in the color discrimination test or the problem-solving task attributed to the solver model. We used the percentage of seeds eaten in the initially preferred colored feeder as the response variable and included the individual identity nested in the models' identity as random effects allowing intercepts to vary between individuals. As fixed effects, we included the sex (i.e. as a confounding factor), the preference test (i.e. initial or final) and the interactions between the preference test and (i) the z-scored performance in the associated learning task and (ii) the problem-solving task of the solver (i.e. pulling or pushing). We also used a Pearson's correlation test to assess the association between the strength of initial preference (S) and the change in feeding preference (estimated as the difference in seeds eaten between the final and the initial tests).

Finally, we used LMMs to test whether the change in feeding preference was biased towards the color of the solver over the non-solver model. We used the percentage of seeds eaten by the subjects in the solver's preferred colored feeder as the response variable and included the individual identity nested in the models' identity as random effect allowing intercepts to vary between individuals. We also included as fixed effects, the sex, the preference test and the interaction between the preference test and the percentage of seeds eaten in the non-solver's preferred colored feeder. We performed the same analysis by replacing the response variable by the percentage of seeds eaten in the non-solver's preferred colored feeder and the fixed effect by the percentage of seeds eaten in the solver's preferred colored feeder. To further analysis whether social learners preferentially copied the choice of the solver, we excluded the birds that increased their preference after having acquired social information (and hence did not rely on social information) and used two-sided t-tests to determine whether the change in feeding preference (estimated as the difference in the percent of seeds eaten between the final and initial tests) for the

colored feeder preferred by the solver and the non-solver models were significantly different from 0.

Results

The strength of initial preference significantly differed from zero ($t_{18}=8.374$, $P<0.001$), hence indicating that individuals, on average, had a marked preference for one colored feeder. The initial preference for the most rewarded feeder, however, did not deviate from 33% (mean \pm SEM preference: 0.334 ± 0.047 , $t_{18}=0.025$, $P=0.980$) and individuals' initial preference for the most rewarded feeder was not correlated with their learning performance in the color discrimination test ($n=18$, $r=-0.263$, $P=0.293$).

The birds significantly decreased their feeding preference for their initially preferred colored feeder after having acquired social information (LMM, $t_{36}=3.585$, $P<0.001$, table 1a, Fig. 5) irrespective of the problem-solving task attributed to the solver model (LMM, $t_{36}=-1.011$, $P=0.319$, table 1) or the sex of the subject (LMM, $t_{36}=1.161$, $P=0.253$, table 1a). In addition, there was no the interaction between the preference test and the learning performance (LMM, $t_{36}=0.033$, $P=0.974$, table 1a), which means that individuals with poor learning performance did not strongly decrease their feeding preference between the final and initial preference tests compared to the others. Yet, we found that the change in feeding preference was negatively associated with the strength of initial preference ($n=19$, $r=-0.749$, $P<0.001$), hence indicating that individuals with a more pronounced initial preference relied less on social information.

We found that the subjects significantly increased their preference for the solver's preferred colored feeder (LMM, $t_{38}=-2.025$, $P=0.049$, table 1b) when controlling for the change in preference

for the non-solver's preferred colored feeder. In contrast, the birds did not increase their preference for the non-solver's preferred colored feeder (LMM, $t_{38}=-1.365$, $P=0.180$, table 1c) when controlling for the change in preference for the solver's preferred colored feeder. Thus, the birds copied more frequently the choice of the solver over the non-solver models. This conclusion is further supported by our result that the change in feeding preference between the final and initial preference tests was significantly different from zero for the color of the solver (mean (\pm SEM) change in feeding preference: 0.187 ± 0.054 ; $t_{15}=3.466$, $P=0.003$) but not for the color of the non-solver (mean (\pm SEM) change in feeding preference: 0.056 ± 0.074 ; $t_{15}=0.763$, $P=0.457$; Fig. 5), when we excluded the birds that increased their preference for their initially preferred food.

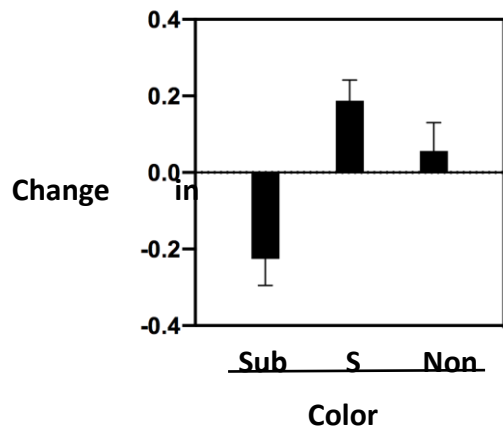


Figure 5. Change in feeding preferences (estimated as the difference in the percent of seeds eaten between the final and initial tests) for the three types of food (i.e. the initially preferred food, the food preferred by the solver model and the food preferred by the non-solver model). The changes in feeding preference towards the colors preferred by the solver and the non-solver are represented only for the subjects that relied on social information (i.e. without the 3 individuals that increased their initial preference).

Discussion

We found that zebra finches significantly decreased their preference towards their initially preferred colored feeder after having observed the two models demonstrating their preference for

the two other colored feeders. Thus, our results confirm that male and female adult zebra finches use social information to make foraging decisions (Benskin et al. 2002; Rosa et al. 2012; Templeton et al. 2017). In addition, although the observers, on average, modified their feeding preference after having acquired conflicting social information, individuals differed widely among each other in the weight they gave to personal versus social information. However, we found no evidence that individuals that were quicker to learn a new association relied less on social information compared to individuals that performed less well in the learning test. This finding does not support our hypothesis that individuals with better learning abilities should demonstrate a lower propensity to use social information than slower learners and contradicts a previous study that reported a negative association between individuals' performance in a learning task and their tendency to subsequently use social information (i.e. to scrounge) in house sparrows (*Passer domesticus*) (Katsnelson et al. 2011). This apparent contradiction probably arises because the majority of the birds, in our study, had a low degree of certainty about the most profitable option for which the average preference did not deviate from random. This result may be explained by the fact that 1) the quantity of food that the birds could obtain was variable among the three same color feeders and 2) the seeds were hidden within dry peas during the sampling process. Hence, the majority of the birds did not consume the totality of the seeds during the acquisition of personal information and then may have been unable to acquire a preference or may have acquired a preference for one of the two less profitable colored feeders, regardless of their learning ability. Our results are nevertheless consistent with the *copy when uncertain* strategy as we found that individuals who exhibited a more pronounced initial preference for one of the three colored feeders, regardless of the value of their preferred feeder, used social information to a lesser extent compared to individuals who ate more randomly in the three colored feeders during the initial

preference test. Thus, our results tend to support the hypothesis that individuals with stronger preferences rely less on social information than more uncertain individuals. However, the link between learning capacity and social information use still remains poorly understood. Additional studies, therefore, would be needed to determine whether individual differences in the importance given to personal and social information result from differences in the ability to accurately assess the value of the alternatives, per se, or in other correlated individual characteristics that affect the rate at which individuals acquire social information, such as their social network position (Kulahci and Quinn 2019).

As anticipated, the birds copied more often the choice of the problem-solver over the non-solver model. More precisely, we found that the birds that relied on social information (and hence did not increase their initial preference after having acquired conflicting social information) significantly increased their preference towards the color of the solver but not towards the color of the non-solver. This effect is robust as we detected differences in the magnitude of change towards the solver's and non-solver's preferred colored feeders, when we both excluded asocial learners and considered the entire set of subjects. Thus, our results are consistent with a previous study that reported a copying bias for knowledgeable over naïve individuals in chimpanzees (*Pan troglodytes*) (Kendal et al. 2015) and support our hypothesis that individuals are capable of adaptively adjusting the weight given to social information depending on the models' problem-solving ability. In addition, as we controlled for the models' identity, our study demonstrates that social learners can choose to preferentially copy one over the other models, based on their ability to perform complex cognitive tasks rather than on individual characteristics such as their age (Dugatkin and Godin 1993) or dominance status (Kendal et al. 2015; Jones et al. 2017). The bias

towards the solver's preference was also independent of the problem-solving tasks attributed to the solver and non-solver models, which further supports the hypothesis that social learners would use the problem-solving ability of potential models to assess their reliability in a foraging context. Finally, because we used problem-solving tasks that allowed both models to concurrently have access to food, the solver and non-solver models were both as efficient at obtaining food. We can then exclude the possibility that the birds would have relied on the foraging success of the models (Chantal et al. 2016) rather than on their cognitive skills. Copiers would benefit from assessing models' reliability based on their ability to solve a problem rather than on phenotypic traits that influence cognitive performance (Thornton and Lukas 2012) since the performances of the same individuals in different cognitive tasks are generally weakly correlated among each other (Shaw and Schmelz 2017). The most efficient individuals at performing different cognitive tasks, therefore, are not necessarily always the same, thereby providing a possible fitness advantage to individuals capable of always selecting the most reliable model in every context. Specifically, social information use has been found to confer various fitness benefits (e.g. growth, reproduction, predator avoidance). Future studies should then determine which abilities are required to perform best in different contexts, and test whether individuals are capable of adjusting the importance attributed to each of them depending on the circumstances.

References

- Benskin CMWH, Mann NI, Lachlan RF, Slater PJB (2002) Social learning directs feeding preferences in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 64: 823-828.
- Boyd R, Richerson PJ (1988) An evolutionary model of social learning: The effects of spatial and temporal variation. In: Zentall TR, Galef Jr GB (eds) *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*. Lawrence Erlbaum Assoc, Hillsdale, pp. 29–48.
- Chantal V, Gibelli J, Dubois F (2016) Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches. *Peer J* 4:e2409.
- Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 20:187-193.
- Doucet SM, Yezzerinac SM, Montgomerie R (2004) Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? *Can J Zool* 82:1-7.
- Drullion D, Dubois F (2008) Mate-choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information? *Behav Ecol Sociobiol* 63: 269-276.
- Dugatkin LA, Godin JGJ (1993) Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behav Ecol* 4: 289-292.
- Galef BG (2009) Strategies for social learning: testing predictions from formal theory. *Adv Stud Behav* 39: 117-151.
- Giraldeau L-A, Valone TJ, Templeton JJ (2002) Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philos T R Soc B* 357: 1559-1566.

Jones S, Czackes TJ, Gallager AJ, Oberhauser FB, Gourlay E, Bacon JP (2019) Copy when uncertain: light levels increase trail pheromone depositing and reliance on pheromone trails in ants. *Anim Behav* 156: 87-95.

Jones TB, Aplin LM, Devost I, Morrand-Ferron J (2017) Individual and ecological determinants of social information transmission in the wild. *Anim Behav* 129: 93-101.

Katsnelson E, Motro U, Fledman MW, Lotem A (2011) Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *P Roy Soc B-Biol Sci* 278:582-589.

Kavaliers M, Colwell DD, Choleris E (2005) Kinship, familiarity and social status modulate social learning about “micropredators” (biting flies) in deer mice. *Behav Ecol Sociobiol* 58:60-71.

Kendal RL, Coolen I, Laland KN (2004) The role of conformity in foraging when personal and social information conflict. *Behav Ecol* 15: 269–277.

Kendal RL, Coolen I, van Bergen Y, Laland KN (2005) Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Adv Stud Behav* 55: 333-379.

Kendal R, Hopper LM, Whiten A, Brosnan SF, Lambeth SP, Schapiro SJ, Hoppitt W (2015) Chimpanzees copy dominant and knowledgeable individuals: implications for cultural diversity. *Evol Hum Behav* 36:65-72.

Kniel N, Muller K, Witte K (2017) The role of the model in mate-choice copying in female zebra finches. *Ethology* 123: 412-418.

Kulahci IG, Quinn JL (2019) Dynamic relationships between information transmission and social connections. *Trends Ecol Evol* 34: 545-554.

Laland KN, Williams K (1998) Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behav Ecol* 9: 493-499.

Laland KN (2004) Social learning strategies. *Learn Behav* 32: 4-14.

Marchetti C, Drent PJ (2000) Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Anim Behav* 60: 131-140.

Miller R, Schwab C, Bugnyar T. 2016. Explorative innovators and flexible use of social information in Common Ravens (*Corvus corax*) and Carrion Crows (*Corvus corone*). *J Comp Psychol* 130: 328-340.

Overington SE, Cauchard L, Côté KA, Lefebvre L (2011) Innovative foraging behavior in birds: what characterizes an innovator? *Behav Processes* 87: 274-285.

Pongrácz P, Miklósi A, Kubinyi E, Topal J, Csányi V (2003) Interaction between individual experience and social learning in dogs. *Anim Behav* 65: 595-603.

Rosa P, Nguyen V, Dubois F (2012) Individual differences in sampling behaviour predict social information use in zebra finches. *Behav Ecol Sociobiol* 66:1259-1265.

Shaw RC, Schmelz M (2017) Cognitive test batteries in animal cognition research: evaluating the past, present and future of comparative psychometrics. *Anim Cogn* 20: 1003-1018.

Smolla M, Alem S, Chittka M, Schultz S (2016) Copy when uncertain: bumblebees rely on social information when rewards are highly variable. *Biol Lett* 12: 20160188.

Templeton CN, Philp K, Guillelte LM, Laland KN (2017) Sex and pairing status impact how zebra finches use social information in foraging. *Behav Processes* 139: 38-42.

Thornton A, Lukas D (2012) Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philos Tr Soc B* 367: 2773-2783.

van Bergen Y, Colen I, Laland KN (2004) Nine-spined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict. *P Roy Soc B-Biol Sci* 271: 957-962.

Watson SK, Lambeth SP, Schapiro SJ, Whiten A (2018) Chimpanzees prioritize social information over pre-existing behaviours in a group-context but not in dyads. *Anim Cogn* 21: 407-418.

Chapitre III

Discussion et

Conclusion générale

Dans un premier temps, l'étude confirme l'utilisation d'information sociale dans le contexte de recherche de nourriture chez le diamant mandarin. Les individus, à la suite de la démonstration d'information sociale, ont diminué leur préférence pour leur couleur favorite et augmenté leur préférence pour une des couleurs associées aux tuteurs. Les hypothèses de départ concernant les effets de la cognition étaient les suivantes : 1) Les individus qui apprennent plus rapidement dans de nouveaux contextes auront moins tendance à se fier à l'information sociale étant plus confiants en leurs capacités (et donc plus confiants de leurs choix) que ceux qui apprennent plus lentement. 2) Les individus devraient copier préférentiellement les tuteurs qui réussissent une tâche de résolution de problème plutôt que les ceux qui l'échouent.

En ce qui concerne la première hypothèse, il ne semble pas y avoir de lien entre la rapidité d'apprentissage et la propension à utiliser l'information sociale. En fait, une faible proportion des individus a réussi à identifier la couleur la plus profitable. Ce résultat pouvait être attendu étant donné que les récompenses étaient variables et se chevauchaient dans un ensemble pour chaque couleur. Il est possible que l'acquisition d'information privée était trop complexe. En effet, les pots à échantillonner contenaient, en plus de la nourriture, des pois secs afin de cacher le nombre exact de graines de millet, ce qui forçait la recherche de nourriture. Il est possible que cacher les graines de millet augmente encore plus la variance que l'on croyait rendant la tâche difficile pour les individus. De plus, afin de ne pas créer un apprentissage trop fort pour la couleur récompensée et de garder la motivation d'utiliser l'information sociale, les individus participaient à seulement un essai pour échantillonner tous les pots avant d'être soumis à un test de préférence. Ce nombre d'essais est peut-être trop faible pour apprendre et préférer la couleur la plus récompensée. Cependant, nous avons trouvé une corrélation entre la force de la préférence et la propension à copier. Les oiseaux qui ont une préférence plus élevée pour une couleur durant le test initial,

comparée à ceux qui échantillonnent aléatoirement, ont tendance à moins utiliser l'information sociale. Ce résultat est concordant avec la stratégie de copier lorsqu'incertain. Lorsque les individus sont incertains ou préfèrent moins une couleur, ils ont tendance à copier. Le lien entre la capacité d'apprentissage et l'utilisation d'information sociale demanderait davantage de recherche. Il serait intéressant d'examiner plus en profondeur l'importance donnée à l'information privée ou sociale avec les capacités d'un individu à accéder et évaluer l'information sociale.

Les sujets ont diminué leur préférence pour leur couleur initialement favorite, en accord avec notre hypothèse, et plus souvent copié le choix du démonstrateur qui avait réussi une tâche de résolution par rapport à celui qui avait échoué. Pour être plus exact, les individus qui se sont fiés sur l'information sociale, c'est-à-dire ceux qui n'ont pas augmenté leur préférence initiale à la suite de l'acquisition d'information sociale, ont augmenté de façon significative leur préférence pour la couleur choisie par le tuteur qui réussissait à résoudre la tâche et ne l'ont pas augmenté pour celui qui l'échouait. Cet effet est robuste, puisque le statut du tuteur (échec ou succès) reste significatif si l'on considère l'entièreté des sujets (et non pas uniquement ceux qui ont copié). Nos résultats sont conséquents avec une autre étude qui a décelé une tendance à copier des individus qui ont plus de connaissances que des individus naïfs chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*) (Kendal et al., 2015). Nos résultats appuient notre hypothèse selon laquelle les individus sont capables d'ajuster l'importance donnée à l'information sociale selon les capacités d'un démonstrateur à résoudre un problème. Étant donné que nous avons contrôlé pour l'identité des démonstrateurs, notre étude appuie qu'un utilisateur de l'information sociale peut choisir de copier préférentiellement un individu plutôt qu'un autre, fondé sur leur capacité de résoudre une tâche cognitive complexe. À cet égard, c'est une alternative à d'autres caractéristiques individuelles telles que l'âge (Dugatkin & Godin, 1993) ou le rang de dominance (Kendal et al., 2005; Jones et

al., 2017). La tendance à préférer le démonstrateur qui réussit est indépendante de la tâche associée au démonstrateur, ce qui supporte l'hypothèse que les utilisateurs d'information sociale utiliseraient la capacité à résoudre des problèmes pour identifier la fiabilité de l'information dans un contexte de recherche de nourriture. De plus, dans nos expérimentations les deux démonstrateurs ont eu accès à la nourriture, et avaient donc le même succès à trouver de la nourriture. On peut donc exclure la possibilité que les sujets se fieraient sur le succès à trouver de la nourriture (Chantal et al., 2016) plutôt que sur leurs capacités cognitives. Il serait avantageux pour un individu qui copie d'estimer la fiabilité d'une source d'information en fondant sa sélection sur l'habileté à résoudre un problème plutôt que des traits qui influencent les capacités cognitives (Thornton & Lukas, 2012), car les performances d'un même individu sont variables selon la tâche cognitive (Shaw & Schmelz, 2017). En d'autres termes l'individu qui performe le mieux dans des tâches cognitives différentes n'est pas toujours le même, et le fait d'être capable d'identifier l'individu le plus fiable, peu importe le contexte, pourrait conférer un avantage adaptatif.

En conclusion, notre étude expérimentale a testé empiriquement et directement des facteurs qui pourraient influencer l'utilisation d'information sociale, soit la capacité de résoudre des problèmes. En présentant directement au sujet deux sources d'information sociale opposées à sa propre information privée où l'une de ces sources semblait avoir des capacités cognitives plus élevées que l'autre. Nous avons trouvé des indices sur les possibles mécanismes de sélection d'information. Nos résultats indiquent que la stratégie « copier-quand-incertain » est plausible. En effet, les oiseaux avec une force de préférence plus élevée ont moins utilisé l'information sociale. De plus, il y a une tendance à sélectionner le tuteur qui réussit à résoudre la tâche. Sélectionner l'information sociale en se fiant aux capacités cognitives d'un individu dans un contexte donné

pourrait être avantageux. Peut-être que cela permettrait d'avoir une meilleure information sociale et d'éviter celle qui est mal adaptée ou désuète. Il y a encore énormément de questions à répondre afin d'identifier et de comprendre les mécanismes sous-jacents. Les paramètres qui dictent la sélection d'une bonne source d'information devraient être examinés davantage. Identifier de tels mécanismes pourrait permettre de mieux comprendre comment l'utilisation d'information sociale évolue et peut-être même donner des indices sur l'apparition de phénomènes tels que la culture chez les animaux.

Bibliographies

- Ashton, B. J., Ridley, A. R., Edwards, E. K., Thornton, A. (2018). Cognitive performance is linked to group size and affects fitness in Australian magpies. *Nature*, 554(7692), 364–367. <https://doi.org/10.1038/nature25503>
- Avarguès-Weber, A., Lachlan, R., Chittka, L. (2018). Bumblebee social learning can lead to suboptimal foraging choices. *Animal Behaviour*, 135, 209–214. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.022>
- Benskin, C. M. H., Mann, N. I., Lachlan, R. F., Slater, P. J. B. (2002). Social learning directs feeding preferences in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 64(5), 823–828. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2005>
- Bonnie, K. E., Earley, R. L. (2007). Expanding the scope for social information use. *Animal Behaviour*, 74(2), 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.009>
- Boyd, R., Richerson, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: Univ. Press, Chicago.
- Boyd, R., Richerson, P. J. (1988). An evolutionary model of social learning: the effects of spatial and temporal variation. *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*, 29–48.
- Carter, A. J., Marshall, H. H., Heinsohn, R., Cowlshaw, G. (2014). Personality predicts the propensity for social learning in a wild primate. *PeerJ*, 2014(1), 1–22. <https://doi.org/10.7717/peerj.283>
- Chantal, V., Gibelli, J., Dubois, F. (2016). Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches. *PeerJ*, 2016(8), e2409.

<https://doi.org/10.7717/PEERJ.2409>

Cole, E. F., Cram, D. L., Quinn, J. L. (2011). Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491–498. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.025>

Cole, E. F., Quinn, J. L. (2012). Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731), 1168–1175. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1539>

Coussi-Korbel, S., Fragaszy, D. M., Fragaszyt, M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50(6), 1441–1453. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80001-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80001-8)

Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(4), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>

Danchin, E., Boulinier, T., Massot, M. (1998). Conspecific Reproductive Success and Breeding Habitat Selection : Implications for the Study of Coloniality. *Cit*, 7(7), 2415–2428.

Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., Wagner, R. H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, 305(5683), 487–491. <https://doi.org/10.1126/science.1098254>

Dawson, E. H., Chittka, L. (2012). Conspecific and heterospecific information use in bumblebees. *PLoS ONE*, 7(2), 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031444>

Doligez, B., Danchin, E., Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in

- a wild bird population. *Science (Washington D C)*, 297(5584), 1168–1170.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., Boulinier, T. (2003). When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66(5), 973–988. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2270>
- Dubois, F., Drullion, D., Witte, K. (2012). Social information use may lead to maladaptive decisions: A game theoretic model. *Behavioral Ecology*, 23(1), 225–231. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr179>
- Dugatkin, L. A., Godin, J. G. J. (1993). Female mate copying in the guppy {*poecilia reticulata*): Age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, 4(4), 289–292. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.4.289>
- Flower, T. (2011). Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm calls to steal food. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1711), 1548–1555. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1932>
- Galef, B. G., Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, 55(6), 489–499. [https://doi.org/doi:10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0489:SLIAES\]2.0.CO;2](https://doi.org/doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0489:SLIAES]2.0.CO;2)
- Galef, B. G., Dudley, K. E., Whiskin, E. E. (2008). Social learning of food preferences in “dissatisfied” and “uncertain” Norway rats. *Animal Behaviour*, 75(2), 631–637. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.024>
- Galef, B. G. (2009). *Strategies for Social Learning. Testing Predictions from Formal Theory. Advances in the Study of Behavior* (1st ed., Vol. 39). Elsevier Inc.

[https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(09\)39004-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(09)39004-X)

Giraldeau, L.-A., Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behaviour in pigeons. *Animal Behaviour*, 35(2), 387–394. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80262-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80262-2)

Giraldeau, L.-A., Caraco, T. (2000). *Social Foraging Theory*. Princeton University Press. Retrieved from <https://books.google.ca/books?id=9uM9DwAAQBAJ>

Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1427), 1559–1566. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1065>

Grüter, C., Balbuena, M. S., Farina, W. M. (2008). Informational conflicts created by the waggle dance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1640), 1321–1327. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0186>

Grüter, C., Czaczkes, T. J., L. W. Ratnieks, F. (2011). Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 141–148. <https://doi.org/10.1007/s00265-01>

Guillette, L. M., Healy, S. D. (2014). Mechanisms of copying behaviour in zebra finches. *Behavioural Processes*, 108, 177–182. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.10.011>

Healy, S. D., Haggis, O., Clayton, N. S. (2010). Zebra Finches and cognition. *Emu*, 110(3), 242–250. <https://doi.org/10.1071/MU10004>

Huebner, F., Fichtel, C., Kappeler, P. M. (2018). Linking cognition with fitness in a wild primate: Fitness correlates of problem-solving performance and spatial learning ability. *Philosophical*

Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 373(1756).
<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0295>

Islam, M. S., Sarkar, T., Khan, S. H., Mostofa Kamal, A.-H., Hasan, S. M. M., Kabir, A., ... Seale, H. (2020). COVID-19-Related Infodemic and Its Impact on Public Health: A Global Social Media Analysis. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 1–9.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.20-0812>

Jablonka, E. (2002). Information: Its Interpretation, Its Inheritance, and Its Sharing. *Philosophy of Science*, 69(4), 578–605. <https://doi.org/10.1086/344621>

Jones, S., Czaczkes, T. J., Gallager, A. J., Oberhauser, F. B., Gourlay, E., Bacon, J. P. (2019). Copy when uncertain: lower light levels increase trail pheromone depositing and reliance on pheromone trails in ants. *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.007>

Jones, T. B., Aplin, L. M., Devost, I., Morand-Ferron, J. (2017). Individual and ecological determinants of social information transmission in the wild. *Animal Behaviour*, 129, 93–101.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.011>

Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., Lotem, A. (2011). Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705), 582–589. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1151>

Katz, M., Lachlan, R. F. (2003). Social learning of food types in zebra finches (*Taenopygia guttata*) is directed by demonstrator sex and feeding activity. *Animal Cognition*, 6(1), 11–16.
<https://doi.org/10.1007/s10071-003-0158-y>

Kavaliers, M., Colwell, D. D., Choleris, E. (2005). Kinship, familiarity and social status modulate

- social learning about “micropredators” (biting flies) in deer mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(1), 60–71. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0896-0>
- Kendal, R., Coolen, I., Laland, K. N. (2004). The role of conformity in foraging when personal and social information conflict. *Behavioral Ecology*, 15(2), 269–277. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh008>
- Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., Laland, K. N. (2005). Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. *Advances in the Study of Behavior*, 35(May 2014), 333–379. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35008-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35008-X)
- Kendal, R., Hopper, L. M., Whiten, A., Brosnan, S. F., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., Hoppitt, W. (2015). Chimpanzees copy dominant and knowledgeable individuals: Implications for cultural diversity. *Evolution and Human Behavior*, 36(1), 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.09.002>
- Kulahci, I. G., Quinn, J. L. (2019). Dynamic Relationships between Information Transmission and Social Connections. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(6), 545–554. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.02.007>
- Laland, K. N., Williams, K. (1998). Social transmission of maladaptive information in the guppy. *Behavioral Ecology*, 9(5), 493–499. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.493>
- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 4–14. <https://doi.org/10.3758/BF03196002>
- Leboucher, G., Pallot, K. (2004). Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour*, 68(4), 957–963.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.011>

Machovsky-Capuska, G. E., Hauber, M. E., Libby, E., Amiot, C., Raubenheimer, D. (2014). The contribution of private and public information in foraging by Australasian gannets. *Animal Cognition*, 17(4), 849–858. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0716-x>

Magnhagen, C. (2006). Information about an opponent can decrease aggression in male common gobies competing for nest sites. *Animal Behaviour*, 71(4), 879–884. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.017>

Manser, M. B., Bell, M. B., Fletcher, L. B. (2001). The information that receivers extract from alarm calls in suricates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1484), 2485–2491. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1772>

Marchetti, C., Drent, P. J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60(1), 131–140. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1443>

McGregor, P. K. (2005). *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press. Retrieved from <https://books.google.ca/books?id=B58DSFCaQpwC>

Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M., Boag, P. T. (2002). Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science*, 296(5569), 873. <https://doi.org/10.1126/science.296.5569.873>

Miller, R., Schwab, C., Bugnyar, T. (2016). Explorative innovators and flexible use of social information in common ravens (*Corvus corax*) and carrion crows (*Corvus corone*). *Journal of Comparative Psychology*, 130(4), 328–340. <https://doi.org/10.1037/com0000039>

Overington, S. E., Cauchard, L., Côté, K. A., Lefebvre, L. (2011). Innovative foraging behaviour

in birds: What characterizes an innovator? *Behavioural Processes*.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.06.002>

Paz-Y-Miño, G. C., Bond, A. B., Kamil, A. C., Balda, R. P. (2004). Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, 430(7001), 778–781.
<https://doi.org/10.1038/nature02723>

Pongrácz, P., Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topal, J., Csányi, V. (2003). Interaction between individual experience and social learning in dogs. *Animal Behaviour*.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2079>

Rosa, P., Nguyen, V., Dubois, F. (2012). Individual differences in sampling behaviour predict social information use in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9), 1259–1265. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1379-3>

Schlag, K. H. (1996). Why imitate, and if so, how? A bounded rational approach to multi-armed bandits. *Journal of Economic Theory*, 78(1), 130–156. <https://doi.org/ftp://ftp.wipol.uni-bonn.de/pub/RePEc/bon/bonsfb/bonsfb361.pdf>

Schmelz, M., Krüger, O., Call, J., Krause, E. T. (2015). A comparison of spontaneous problem-solving abilities in three estrildid finch (*Taeniopygia guttata*, *Lonchura striata* var. *domestica*, *Stagonopleura guttata*) species. *Journal of Comparative Psychology*, 129(4), 356–365.
<https://doi.org/10.1037/a0039646>

Shaw, R. C., Schmelz, M. (2017). Cognitive test batteries in animal cognition research: evaluating the past, present and future of comparative psychometrics. *Animal Cognition*, 20(6), 1003–1018. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1135-1>

- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61(2), 277–286. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1606>
- Smolla, M., Alem, S., Chittka, L., Shultz, S. (2016). Copy-when-uncertain: Bumblebees rely on social information when rewards are highly variable. *Biology Letters*, 12(6). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0188>
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460–5465. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408145102>
- Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C., Laland, K. N. (2001). Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*, 62(3), 591–598. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1788>
- Templeton, J. J., Giraldeau, L.-A. (1996). Vicarious Sampling : The Use of Personal and Public Information by Starlings Foraging in a Simple Patchy Environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(2), 105–114.
- Templeton, C. N., Philp, K., Guillette, L. M., Laland, K. N., Benson-Amram, S. (2017). Sex and pairing status impact how zebra finches use social information in foraging. *Behavioural Processes*, 139, 38–42. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.12.010>
- Thornton, A., Lukas, D. (2012). Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2773–2783. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0214>
- Trompf, L., Brown, C. (2014). Personality affects learning and trade-offs between private and

social information in guppies, *poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 88, 99–106.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.022>

Valone, T. J., 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. <https://doi.org/DOI.10.1098/rstb.2002.1064>

Van Bergen, Y., Coolen, I., Laland, K. N. (2004). Nine-spined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1542), 957–962. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2684>

Van De Waal, E., Borgeaud, C., Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, 340(6131), 483–485.
<https://doi.org/10.1126/science.1232769>

van Horik, J. O., Madden, J. R. (2016). A problem with problem solving: Motivational traits, but not cognition, predict success on novel operant foraging tasks. *Animal Behaviour*, 114, 189–198. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.006>

Watson, S. K., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., Whiten, A. (2018). Chimpanzees prioritise social information over pre-existing behaviours in a group context but not in dyads. *Animal Cognition*, 21(3), 407–418. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1178-y>

Zann, R. A. (1996). *The Zebra Finch: A Synthesis of Field and Laboratory Studies*. Oxford University Press. Retrieved from <https://books.google.ca/books?id=5KO6cZH0WbEC>