

Université de Montréal

**Les effets du lien social et du niveau de défense des ressources sur
l'utilisation des tactiques producteur et charpateur par les
diamants mandarins**

par
Marie-Claire Desjardins

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et des Sciences

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

Avril 2010

© Marie-Claire Desjardins, 2010

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

**Les effets du lien social et du niveau de défense des ressources sur l'utilisation
des tactiques producteur et charpateur par les diamants mandarins**

présenté par :
Marie-Claire Desjardins

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Jacques Brisson
.....
président-rapporteur

Frédérique Dubois
.....
directrice de recherche

Luc-Alain Giraldeau
.....
membre du jury

RÉSUMÉ

Plusieurs espèces s'alimentant en groupe ont un comportement correspondant au jeu producteur-chapardeur (P-C). Même si à l'origine ce jeu ne prenait pas en compte plusieurs éléments susceptibles d'être présents dans un groupe social, certaines études récentes suggèrent que des facteurs, notamment le niveau de défense des ressources et les liens sociaux, pourraient affecter ses prédictions. Notre étude avait pour but d'étudier les effets de ces facteurs en exposant des groupes de diamants mandarins à quatre traitements expérimentaux faisant varier la taille du groupe et le degré d'attachement des oiseaux. Notre étude est la première à montrer que le niveau de défense des ressources a un réel effet sur les fréquences d'utilisation des tactiques producteur et chapardeur. De fait, contrairement à ce qui est prédit dans le jeu P-C original, nous avons trouvé que la fréquence des chapardeurs n'augmente pas avec la taille du groupe dans un contexte favorisant la défense des ressources. Par ailleurs, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif du lien social sur les fréquences d'utilisation des tactiques. Cependant, nos résultats suggèrent que les liens de couple changent le comportement individuel des sujets en ce qui a trait au chapardage et à l'agressivité : bien que le résultat soit non significatif, les individus chapardent davantage leur partenaire social que les autres membres du groupe, mais avec une agressivité plus faible. Les résultats obtenus sont prometteurs et ouvrent la voie à de nombreuses autres études sur l'effet des liens sociaux et la défense des ressources chez les espèces grégaires.

Mots clés : Défense des ressources, Diamant mandarin, Jeu Producteur-Chapardeur, Liens sociaux, Taille de groupe.

ABSTRACT

Many species foraging in groups show behaviours in agreement with the producer-scrounger (PS) game. Originally, the PS game did not consider many elements likely to be found within feeding groups. However, recent studies suggest that some factors, namely resource defendability and social attachment, could indeed influence the predictions of the PS game. Thus, to investigate the effects of resource defendability and social bonds, we exposed flocks of zebra finches (*Taeniopygia guttata*), a monogamous species, to four different treatments intended to vary: (1) group size and, (2) degree of attachment among birds in a group. For the first time, we show that resource defendability has a true impact on the use of the two foraging tactics in the PS game. As a matter of fact, contrary to what is predicted in the original PS game, we found that the frequency of scrounger tactic did not increase with group size when tested in an economically defendable feeding context. On the other hand, even though pair bonding changed the individual scrounging and aggressive behaviours of the birds, we found no significant influence of this factor on the tactic use. Although the result was not significant, we found that scrounging was more frequent between social pairs than between experimental pairs, but individuals initiated aggressions towards their social partner with a lesser intensity. Thus, our results are promising and they call for many more studies on the effects of social bonds and resource defendability in gregarious species.

Key words: Group size, Pair bonding, Producer-Scrounger game, Resource defendability, Social bonds, Zebra finch.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé	iii
Abstract.....	iv
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	ix
Liste des sigles et abréviations.....	x
Dédicace.....	xii
Remerciements.....	xiii
CHAPITRE 1 : Introduction.....	1
1.1. L’approvisionnement social.....	2
1.1.1. Le jeu producteur-chapardeur.....	5
1.2. Facteurs à l’étude.....	14
1.2.1. La défense des ressources.....	14
1.2.1.1. Le modèle Faucon-Colombe.....	15
1.2.1.2. Un modèle P-C agressif.....	17
1.2.2. Les liens sociaux.....	21
1.3. Objectifs et hypothèses.....	23
CHAPITRE 2 : Méthodologie.....	26
Note à la méthodologie.....	27
2.1. Sujets d’étude.....	28
2.2. Appareillage.....	29
2.3. Conditions expérimentales et formation des groupes.....	31
2.4. Procédure expérimentale.....	32
2.5. Collecte des données et analyses statistiques.....	34

CHAPITRE 3 : Resource defense affects the use of foraging tactics in the producer-scrourer game: an experimental test with zebra finches	38
Contribution des coauteurs	39
3.1. Abstract.....	41
3.2. Introduction	42
3.3. Methods	45
3.3.1. Experimental subjects	45
3.3.2. Apparatus	46
3.3.3. Procedure	46
3.3.4. Data collection and analyses.....	47
3.4. Results	49
3.5. Discussion	56
3.6. Acknowledgments.....	60
3.7. References	61
CHAPITRE 4 : Discussion.....	64
4.1. Les grandes lignes.....	65
4.2. Limitations et critiques	68
4.2.1. Les difficultés à travailler avec un modèle.....	68
4.2.2. Absence de variation du niveau d'agression	68
4.2.3. Comparaison avec un traitement sans défense des ressources	70
4.2.4. Choix de l'espèce.....	71
4.2.5. Gains alimentaires inconnus.....	71
4.2.6. Généralisation des résultats	72
4.3. Perspectives de recherche	72
4.3.1. Les effets de la prédation dans le jeu P-C agressif.....	72
4.3.2. L'approvisionnement social entre individus apparentés	73
4.3.3. La coopération des partenaires sociaux dans un contexte alimentaire compétitif.....	74
4.3.4. Les syndromes comportementaux et les stratégies de recherches de nourriture.....	75

4.4. Une étude intégrative du comportement	76
BIBLIOGRAPHIE	78
ANNEXES	xv
Annexe I : Identification des oiseaux par couleur.....	xvi
Annexe II : Arrangement des groupes.....	xvii
Annexe III : Exemple de feuille de prise de données.....	xix

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1 : Introduction

Tableau 1.1 : Matrice de gains du jeu Faucon-Colombe.....16

Chapitre 3 : Resource defense affects the use of foraging tactics in the producer-scrounger game: an experimental test with zebra finches

Table 3.1 : Results of power and effect size tests done for non-significant results of group size and social bond on the frequency of aggressions and the proportion of scroungers51

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1 : Introduction

Figure 1.1 : Rendements des tactiques du jeu P-C en fonction de la proportion de chapardeurs.....	6
---	---

Chapitre 2 : Méthodologie

Figure 2.1 : Photo de la grille d'alimentation	30
Figure 2.2 : Illustration de la configuration des parcelles et des auvents sur la grille d'alimentation	31

Chapitre 3 : Resource defense affects the use of foraging tactics in the producer-scrounger game: an experimental test with zebra finches

Figure 3.1 : Mean percentage of scrounger behaviour in birds (\pm standard error) as a function of group size (solid bars: groups of 8 birds, empty bars: groups of 4 birds) and social bond	52
Figure 3.2 : Frequency distribution showing inconsistency of individuals in their use of the scrounging tactic.....	53
Figure 3.3 : Mean frequency of aggressions (\pm standard error) of males (\square) and females (\circ) towards experimental partners or social partners	54
Figure 3.4 : Mean intensity of aggressions (\pm standard error) of males (\square) and females (\circ) towards experimental partners or social partners	55
Figure 3.5 : Mean percentage of scrounged food patches (\pm standard error) as a function of the patch finder	56

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

4-CE	Groupe de 4 oiseaux composé de compères expérimentaux
4-EP	Group of 4 individuals composed of experimental pairs
4-PS	Groupe de 4 oiseaux composé de partenaires sociaux
4-SP	Group of 4 individuals composed of social pairs
8-CE	Groupe de 8 oiseaux composé de compères expérimentaux
8-EP	Group of 8 individuals composed of experimental pairs
8-PS	Groupe de 8 oiseaux composé de partenaires sociaux
8-SP	Group of 8 individuals composed of social pairs
<i>a</i>	Nombre d'items consommés par le découvreur de la parcelle
ADN	Acide désoxyribonucléique
<i>a/F</i>	Part au découvreur
<i>C</i>	Coût d'un combat
CCPA	Conseil Canadien de Protection des Animaux
cm	Centimètre
ESS	Evolutionarily Stable Strategy
<i>F</i>	Nombre total d'items dans la parcelle
F-C	Faucon-Colombe (modèle)
<i>G</i>	Taille du groupe
h	Heure ou hour
HD	Hawk-Dove (model)

IS	Information Sharing (model)
m	Mètre
MDF	Medium Density Fiber
min	Minute
p	Proportion de producteurs
P-C	Producteur-Chapardeur (jeu)
P-I	Partage d'Information (modèle)
PS	Producer-scrounger (game)
SEF	Stable equilibrium frequency
SÉS	Stratégie Évolutivement Stable
T	Temps perdu en démonstration
V	Valeur de la ressource à gagner
W	Wound

À mon défunt grand-père, Aimé Desautels.

I hope I have made you proud.

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier ma directrice de recherche, Frédérique Dubois, sans qui je n'aurais jamais pu approfondir mon intérêt pour le comportement animal. Je lui suis reconnaissante de m'avoir autant fait confiance avec un projet de stage ambitieux, alors que je n'étais qu'une étudiante de deuxième année de baccalauréat. Cette expérience qui fut très enrichissante, s'est poursuivie en maîtrise quelques sessions plus tard. Aussi, grâce à sa grande compréhension de ma situation familiale, elle m'a permis de terminer cette maîtrise à mon rythme et sans pression, ce qui a une valeur inestimable à mes yeux. Il va aussi de soi que je remercie tous les membres du laboratoire d'écologie comportementale avec qui j'ai partagé beaucoup, autant sur le plan académique que personnel. Ce remerciement va particulièrement à Dominique Drullion, Karine Larose et Angèle St-Pierre qui m'ont énormément soutenue durant mes quelques années passées au laboratoire.

Je tiens aussi à remercier le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) pour m'avoir octroyé une bourse de recherche de premier cycle (BRPC), ainsi que ma bourse d'études supérieures (ES) pour la maîtrise.

Je me dois aussi de remercier ma famille, principalement mes parents, qui m'ont toujours encouragée à aller plus loin et qui m'ont appuyée, moralement et financièrement, durant mes longues années d'études. Je suis aussi très reconnaissante

envers mes beaux-parents qui ont facilité, avec leur aide et leur disponibilité, l'obtention de ce diplôme. Finalement, je veux remercier mon conjoint Éric pour sa patience et sa compréhension face à mon long chemin académique et surtout pour m'avoir fait le plus beau cadeau au monde : ma fille. Eva-Mai, petit soleil de mon cœur, tes éclats de vie m'ont donné le courage et la persévérance de me dépasser.

CHAPITRE 1 :

INTRODUCTION

L'écologie comportementale est une branche de la biologie vaste et multidisciplinaire. Elle fait appel à l'écologie, la physiologie animale, l'éthologie, l'évolution et plusieurs autres domaines. Lorsqu'il est question d'étudier le comportement, plusieurs champs de recherche s'offrent à nous, autant théoriques qu'empiriques. Le projet de maîtrise présenté ici a su combiner plusieurs de ces champs pour donner lieu à une analyse complexe mais réaliste. Il explore notamment les domaines de l'approvisionnement social et de la défense des ressources, avec un intérêt tout particulier pour les liens sociaux qui unissent nos sujets d'étude monogames. De fait, ce projet a voulu connaître les effets potentiels du niveau de défense des ressources et des liens sociaux unissant les membres d'un couple monogame, sur un modèle fortement connu en approvisionnement social, c'est-à-dire le jeu producteur-chapardeur.

1.1. L'APPROVISIONNEMENT SOCIAL

De manière simple, l'approvisionnement social se définit par tous les moyens utilisés par un animal pour chercher, trouver et entrer en compétition pour des ressources alimentaires (Giraldeau et Caraco 2000). Il se caractérise aussi par un ensemble de questions suscitées par l'alimentation à plusieurs, ainsi que par les décisions qu'un sujet doit prendre lorsqu'il s'alimente en groupe (Danchin et al. 2005). Plusieurs études ont donc exploré le domaine de l'approvisionnement social en posant diverses questions. Existe-t-il une taille de groupe idéale dans lequel s'alimenter (Sibly 1983; Caraco et Pulliam 1984; Clark et Mangel 1984; Giraldeau et Gillis 1985; Giraldeau 1988)? Quels sont les avantages et les inconvénients de l'alimentation en groupe (voir

Danchin et al. 2005, chapitres 6 et 12)? Quelle stratégie de recherche alimentaire est utilisée par chacun des membres du groupe pour trouver sa nourriture (Barnard et Sibly 1981; Vickery et al. 1991)? Pour répondre à ces questions, il faut évidemment tenir compte du fait que s'alimenter de manière sociale crée une interdépendance entre les actions des différents membres du groupe et, par le fait même, vient complexifier l'analyse des comportements observés dans ce contexte. En effet, les gains des individus solitaires ne dépendent que de leurs propres choix, alors que pour les individus sociaux, ils dépendent aussi des choix et des stratégies des autres membres du groupe. La présence des compétiteurs doit donc être prise en considération en utilisant non plus des modèles simples d'optimisation, mais des modèles de théorie des jeux (Maynard Smith 1982). Cette théorie stipule qu'une stratégie sera gagnante si, lorsqu'elle est majoritairement adoptée, elle ne peut être envahie par aucune stratégie alternative et si, lorsqu'elle n'est adoptée que par quelques individus, elle peut envahir n'importe quelle stratégie résidente (Maynard Smith 1982). Il s'agit alors d'une Stratégie dite Évolutivement Stable (SÉS, ou en anglais : Evolutionarily Stable Strategy, ESS) (Maynard Smith 1982). Dans ce contexte, il sera fréquent de trouver des situations qui ne semblent pas optimales car la stabilité l'emportera sur les rendements maximisés.

C'est en s'appuyant sur cette théorie que plusieurs modèles et prédictions ont pu être établis en ce qui concerne les stratégies de recherche de nourriture en groupe. Plus précisément, le modèle de partage d'information (P-I ou, en anglais : Information sharing, IS) et le jeu producteur-chapardeur (P-C ou, en anglais :

Producer-scrounger game, PS) sont deux modèles importants de la branche de l'approvisionnement social. Tous deux cherchent à comprendre le fonctionnement de la recherche de nourriture au sein des groupes. Sommairement, le modèle de P-I stipule qu'un individu peut simultanément chercher de la nourriture par lui-même et être à l'affût des découvertes alimentaires de ses congénères pour s'y joindre. Il y a donc une compatibilité totale entre ces deux comportements (Clark et Mangel 1984). Dans ce cas, la seule SÉS logique et possible est que tous les membres du groupe adoptent une stratégie qui consiste à se joindre automatiquement à chacune des découvertes alimentaires d'autrui. En effet, un individu qui déciderait de ne pas se joindre aux découvertes des autres serait désavantagé car tous les autres membres du groupe profiteraient de ses découvertes, sans que lui ne profite de celles des autres (Danchin et al. 2005). Dans ce contexte, la proportion d'individus qui chapardent ne varie donc pas : elle équivaut à tous les membres du groupe à l'exception du découvreur de la parcelle. Le jeu P-C est différent, en ce sens que chercher de la nourriture (jouer producteur) et surveiller les autres (jouer chapardeur) sont vus comme deux comportements incompatibles (Barnard et Sibly 1981). Pour des raisons environnementales, cognitives ou sensorielles, les deux comportements ne peuvent se faire de manière simultanée. Ceci entraîne que les individus répondant à ce modèle doivent, à un instant donné, choisir entre le rôle de producteur ou le rôle de chapardeur. Toutefois, cela ne veut pas dire qu'un individu est fixé pour une tactique ou pour l'autre. Cela signifie seulement qu'à un moment donné, un individu ne peut pas être chapardeur et producteur en même temps (Giraldeau et Caraco 2000). Selon Giraldeau et Beauchamp (1999), plusieurs études expérimentales suggèrent que les

oiseaux qui s'alimentent au sol, comme le diamant mandarin (*Taenopygia guttata*) utilisé pour cette étude, répondraient davantage au jeu P-C qu'au modèle de P-I. Ces résultats ne sont pas remis en doute dans ce projet et c'est pourquoi l'étude de la problématique s'est effectuée en se basant sur le jeu P-C et non sur le modèle P-I.

1.1.1. LE JEU PRODUCTEUR-CHAPARDEUR

Comme mentionné précédemment, les deux tactiques de recherche de nourriture impliquées dans le jeu P-C ne peuvent être jouées simultanément par le même individu. En raison de cette incompatibilité, le jeu P-C devient fréquence-dépendant, c'est-à-dire que les gains de chaque individu vont dépendre de la proportion de producteurs et de charardeurs dans la population. Comme l'expliquent Giraldeau et Caraco (2000), les charardeurs vont avoir de moins bons gains lorsqu'ils sont très nombreux à se partager les parcelles car le taux moyen de découvertes diminue dû au manque de producteurs. Au contraire, les charardeurs vont être avantagés lorsqu'il y a beaucoup de producteurs à parasiter et peu de charardeurs pour entrer en compétition avec eux. Ces deux réalités vont alors faire tendre le jeu P-C vers un équilibre où les deux tactiques vont rapporter les mêmes gains, c'est-à-dire une SÉS mixte où les producteurs et les charardeurs vont coexister (Figure 1.1, p. 6). En se rapportant à la figure 1.1, il est aisé de voir comment le jeu arrive à une SÉS mixte. Il est impossible de retrouver 100% de charardeurs comme SÉS car ceux-ci ne pourraient s'alimenter en l'absence de producteurs. À l'inverse, une situation de 100% producteurs serait instable car la tactique charardeur pourrait à tout moment envahir la population. Il s'en suit donc que les deux tactiques vont coexister jusqu'à

l'obtention du point d'équilibre où aucune ne rapporte plus que l'autre. Toutefois, il est à noter que le rendement énergétique au point d'équilibre est inférieur à celui qu'aurait une population exclusivement composée de producteurs. Voici donc un exemple où l'évolution mène à de la stabilité et non à des rendements optimaux.

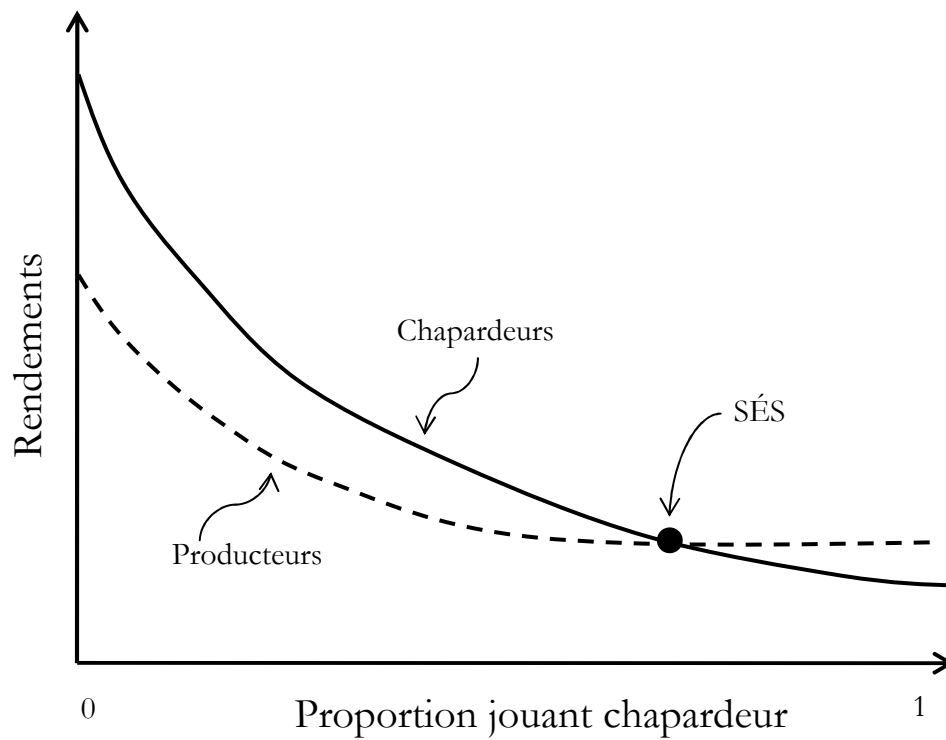


Figure 1.1 : Rendements des tactiques du jeu P-C en fonction de la proportion de charpardeurs. Tirée de Danchin et al. 2005.

Une étude effectuée par Mottley et Giraldeau (2000) a voulu tester les prémisses du jeu P-C. Ils ont voulu savoir si, comme prédit, les rendements de la tactique charpardeur étaient réellement négativement fréquence-dépendants. Cela

implique que lorsque les charardeurs sont nombreux, leurs rendements sont plus faibles que ceux des producteurs et vice-versa. De plus, ils ont voulu savoir si un groupe jouant le jeu P-C pouvait converger vers le point d'équilibre suite à des changements de conditions expérimentales. Cette expérience a été conduite avec des capucins damiers (*Lonchura punctulata*) et les résultats obtenus confirment les prédictions du jeu. Ils ont trouvé que les rendements des charardeurs étaient hautement affectés négativement lorsque davantage d'oiseaux optaient pour cette tactique. Toutefois, un nombre élevé de charardeurs avait un effet négligeable sur les rendements des producteurs. Ces résultats corroboraient une autre étude ayant aussi voulu tester la fréquence-dépendance négative du rendement des charardeurs (Giraldeau et al. 1994). Toutefois, Mottley et Giraldeau (2000) ont aussi trouvé que les joueurs pouvaient atteindre un point d'équilibre, ou plus précisément une fréquence d'équilibre stable (traduction libre de : stable equilibrium frequency, SEF) après quelques jours d'adaptation à une nouvelle condition. Cette étude fut la première à tester empiriquement l'existence d'un point ou d'une fréquence d'équilibre. Plus récemment, des résultats similaires ont été obtenus dans une étude sur le terrain à la Barbade avec une population naturelle de quiscales merles (*Quiscalus lugubris*) (Morand-Ferron et al. 2007).

Le point d'équilibre du jeu P-C est influencé par divers paramètres, tels que la part au découvreur et la taille du groupe (Vickery et al. 1991). Plus précisément, selon le modèle de Vickery et al. (1991), la proportion de producteurs (p) à l'équilibre dans

un groupe contenant un nombre G d'individus devrait augmenter avec la part au découvreur (a/F), tel qu'indiqué par l'équation suivante (Caraco et Giraldeau 2000) :

$$p = \frac{a}{F} + \frac{1}{G} \quad (1)$$

Dans cette équation, F correspond à la valeur de la parcelle, et a représente la quantité de nourriture obtenue par le découvreur avant l'arrivée des charardeurs. La part au découvreur (a/F) représente donc la proportion de nourriture qui est consommée exclusivement par le producteur avant que les charardeurs ne se joignent. Lorsque les items de la parcelle sont longs à consommer et/ou que celle-ci en contient beaucoup, les charardeurs sont favorisés. De fait, dans l'une ou l'autre de ces situations, le producteur n'a pas le temps de consommer une partie importante de la totalité de la parcelle avant l'arrivée des charardeurs. Donc, si seulement une faible partie de la parcelle va au découvreur, la situation devient favorable à une augmentation de la fréquence de charardeurs. Cela est dû à la grande valeur énergétique résiduelle de la parcelle qui la rend profitable pour les charardeurs. Au contraire, si une parcelle est petite ou éphémère, elle pourra être totalement consommée par le producteur avant l'arrivée des charardeurs. Donc, dans cette situation, la part au découvreur est grande, ce qui désavantage les charardeurs. Cette prédiction du modèle a été testée empiriquement à trois reprises. Dans la première étude, Giraldeau et Livoreil (1998), faisaient varier la richesse et le nombre de parcelles offertes à des groupes expérimentaux composés de cinq capucins damiers. Tout en gardant constant un nombre total de graines, l'agrégation de la nourriture changeait en passant par trois niveaux : faible (5 graines \times 40 parcelles), moyen (10 graines \times 20 parcelles) et élevé (20 graines \times 10 parcelles). Tel que prédit par le modèle, les oiseaux ont ajusté leur

utilisation des tactiques producteur et charardeur en fonction de la part au découvreur. La tactique charardeur était plus fréquente dans la condition d'alimentation agrégée qui offrait une plus petite part au découvreur. Deux autres études, utilisant aussi des capucins damiers, sont venues confirmer la prédiction du modèle (Coolen et al. 2001; Coolen 2002). Le but principal de la première (Coolen et al. 2001) était de tester si les tactiques producteur et charardeur étaient associées à un mode de recherche précis. Toutefois, une sous-partie de l'étude faisait aussi varier l'agrégation des ressources alimentaires pour vérifier la prédiction du modèle concernant l'effet de la part au découvreur. La deuxième (Coolen 2002), quant à elle, voulait tester l'effet de la taille groupe en plus de l'effet de la part au découvreur. Malgré seulement deux niveaux d'agrégation dans les deux études, les résultats obtenus sont les mêmes que dans l'étude de Giraldeau et Livoreil (1998), à savoir que la fréquence de charardeurs augmente avec l'agrégation des ressources.

Comme mentionné précédemment, l'autre facteur pouvant influencer les proportions de producteurs et de charardeurs est la taille du groupe. Plus précisément le modèle prédit que si la taille du groupe (G) augmente, la proportion de producteurs devrait décroître (se référer à l'équation 1, p. 8). Au fur et à mesure que la taille du groupe augmente, une plus grande part au découvreur est nécessaire pour rendre la tactique charardeur moins profitable. Si ce n'est pas le cas, la proportion de charardeurs dans le groupe augmentera. Un des buts de l'étude de Coolen (2002) était de tester cette prédiction. En soumettant des groupes de trois ou de six capucins damiers à des conditions d'alimentation similaires, elle a pu observer les variations

dans les fréquences d'utilisation de la tactique charpardeur. Confirmant le modèle P-C, elle a trouvé que l'utilisation de la tactique charpardeur augmentait avec la taille du groupe.

Malgré le fait que la majorité des études sur le jeu P-C a été réalisée en laboratoire, plusieurs chercheurs ont voulu le rendre davantage adapté à un contexte naturel et réaliste. Ainsi, plusieurs études ont fait varier différents facteurs pour étudier leurs effets sur les proportions des tactiques producteur et charpardeur et quelques modèles ont aussi été élaborés en intégrant divers nouveaux paramètres au jeu. C'est notamment le cas de Barta et Giraldeau (2000) qui ont développé un modèle P-C dynamique, en y intégrant l'état interne de l'animal ainsi que les risques de prédation. Les résultats obtenus sont une conséquence du fait que les deux tactiques d'approvisionnement ne comportent pas les mêmes risques. Ils prédisent qu'un animal ayant de faibles réserves énergétiques le matin optera davantage pour le rôle du charpardeur qui apporte de petits gains alimentaires, mais de manière fiable. Une situation similaire se présentant le soir favoriserait toutefois les producteurs qui peuvent apporter soit un gros gain, soit un gain nul. Ceci implique que la tactique producteur est plus encline au risque que la tactique charpardeur. Ces prédictions se sont vues confirmées dans deux études en laboratoire. La première, utilisant des moineaux domestiques (*Passer domesticus*) soumis à différents budgets énergétiques, trouve que les oiseaux ayant peu de réserves énergétiques tôt le matin vont davantage utiliser la tactique charpardeur et aussi que celle-ci apporte un rendement énergétique moins variable que la tactique producteur (Lendvai et al. 2004). Par la suite, en

analysant les taux d'ingestion et en faisant varier les budgets énergétiques des sujets à l'étude, Wu et Giraldeau (2005) ont pu démontrer chez des capucins damiers que la tactique producteur était en effet plus risquée que la tactique chapardeur. La deuxième prédiction du modèle de Barta et Giraldeau (2000) est que le risque de prédation n'a aucun effet notable sur la proportion de chapardeurs, même si le fait de surveiller les autres individus dans le but de les chaparder pourrait être compatible avec une vigilance accrue envers les prédateurs (Ranta et al. 1996; 1998; Beauchamp 2001b). Dans un même ordre d'idée, Coolen et Giraldeau (2003) ont voulu savoir si la vigilance envers les congénères et la vigilance envers les prédateurs étaient deux comportements compatibles en regardant si la proportion de chapardeurs augmentait avec le risque de prédation. Ils ont trouvé que les deux comportements n'étaient pas compatibles et que le risque de prédation ne semblait pas affecter le nombre de chapardeurs.

Plusieurs études ont aussi traité de l'effet du statut de dominance sur les tactiques producteur et chapardeur. Un modèle élaboré par Barta et Giraldeau (1998) avait justement pour but de prédire l'influence du statut de dominance des individus sur leur choix d'une tactique d'approvisionnement. Le modèle prédit que seulement de fortes asymétries individuelles entraîneront des changements dans l'utilisation des deux tactiques. Si la hiérarchie établie dans un groupe est faible, les petites différences de statut de dominance ne devraient pas altérer les proportions de producteurs et chapardeurs. Toutefois, si certains individus sont fortement supérieurs au niveau compétitif, il est attendu que ceux-ci utiliseront principalement la tactique chapardeur,

laissant les individus subordonnés jouer les producteurs. Considérant que le statut de dominance n'a d'effet sur les stratégies que si les asymétries individuelles sont très fortes, il va de soi que certaines études empiriques trouvent un effet de la dominance, tandis que d'autres pas. Par exemple, une étude de Liker et Barta (2002) a trouvé que l'utilisation de la tactique charpardeur augmentait avec le rang de dominance des individus. Durant les tests, les moineaux domestiques utilisés pour l'expérimentation démontraient beaucoup d'agressivité. Cette agressivité résultait principalement des conditions alimentaires imposées, c'est-à-dire des sources de nourriture riches et agrégées. Par ailleurs, une autre étude, cette fois-ci utilisant des diamants mandarins, n'a trouvé que très peu d'effet du statut de dominance sur l'utilisation des tactiques (Beauchamp 2006). Toutefois, dû aux conditions alimentaires qui ne favorisaient pas une forte compétition, les oiseaux utilisés pour cette étude ne démontraient que très peu d'agressivité. Cette caractéristique de l'étude n'a probablement pas créé d'assez grandes asymétries individuelles pour qu'un effet de la dominance soit notable. De plus, un autre facteur ayant pu affecter les résultats est lié au fait que les relations de dominance interindividuelle étaient évaluées séparément des tests concernant l'utilisation des tactiques.

Puisque les modèles P-C supposent que les individus ne présentent pas de différences phénotypiques (Caraco et Giraldeau 1991; Vickery et al. 1991; Giraldeau et Caraco 2000), cela signifie qu'ils sont capables d'adapter leur utilisation individuelle des tactiques producteur et charpardeur aux conditions environnantes. Toutefois, cette prémisse du modèle a reçu peu d'appui expérimental, bien qu'elle mérite davantage

d'attention. Ainsi, Beauchamp (2001) a voulu tester si les individus se prêtant au jeu P-C étaient réellement capables de tous s'ajuster à des changements de conditions expérimentales et ce avec la même capacité. Il y est mentionné que les diamants mandarin montrent des variations individuelles assez importantes dans leur utilisation des tactiques. Les résultats suggèrent que les diamants mandarins s'approvisionnant en petits groupes semblent démontrer à la fois une constance et une flexibilité dans l'utilisation des tactiques producteur et charpateur. Puisqu'une faible flexibilité comportementale suggère que les individus se prêtant au jeu P-C présentent certaines différences phénotypiques, cela signifie que cette prémisse particulière du modèle pourrait être erronée et mériterait davantage d'attention. De fait, plusieurs études ont suivi et ont voulu savoir si tel ou tel facteur pouvait influencer l'utilisation des tactiques. C'est le cas de la dominance et de l'efficacité de recherche de nourriture abordés par Beauchamp (2006) ou les effets de l'apprentissage et des expériences passées explorés par Morand-Ferron et Giraldeau (2010). Toutefois, ce genre d'analyse n'a pas été conduit dans un contexte d'approvisionnement social favorisant la défense des ressources et où les individus sont soumis à des compositions de groupes différentes mettant en jeu les liens sociaux.

Les études portant sur le jeu P-C sont très nombreuses et, pour des raisons de concision, celles mentionnées ci-dessus ne représentent qu'un échantillon de ce qui a été fait. Malgré le fait que les études susmentionnées concernent principalement les oiseaux, il serait faux de croire que ce genre de comportement est limité à ce groupe animal. Effectivement, plusieurs études du jeu P-C ou en approvisionnement social

ont été effectuées avec d'autres groupes, notamment les primates et les poissons (Bitetti et Janson 2001; Hamilton et Dill 2003; Auster 2008; Dyer et al. 2009; King et al. 2009). Toutefois, les oiseaux s'alimentant au sol représentent un groupe facile à traiter pour le jeu P-C. Ceci est dû à l'incompatibilité comportementale entre les deux tactiques qui est imposée par le mode de recherche de la nourriture par ces oiseaux (tête baissée pour les producteurs et tête relevé pour les charardeurs, Coolen et al. 2001). Que les études en approvisionnement social soient effectuées sur des oiseaux ou d'autres espèces, une chose est certaine : elles poussent de plus en plus loin les limites du modèle en tentant d'illustrer les effets de différents facteurs sur les prédictions initiales du jeu. Le présent projet de maîtrise poursuit aussi ce but. Dans la section qui suit, nous présentons les deux facteurs que nous mettrons à l'étude et qui, nous croyons, peuvent affecter les prédictions du jeu P-C.

1.2. FACTEURS À L'ÉTUDE

1.2.1. LA DÉFENSE DES RESSOURCES

La plupart des modèles P-C ont été élaborés en stipulant que les membres du groupe sont soumis à une compétition par exploitation, avec ou sans asymétries individuelles entre les sujets, et la majorité des études empiriques ont promu ce type de situation. Ce genre de compétition est sans agression et consiste à consommer le plus de ressources possibles sans qu'il y ait d'interférence entre les individus. Cependant, la compétition est souvent présente (Hansen 1986; Grant 1993; Grant & Guha 1993; Robb & Grant 1998; Sirot 2000; Johnson et al. 2004) et il est irréaliste de négliger les agressions qu'elle peut susciter lors de l'alimentation en groupe. Ces agressions

peuvent se mesurer de deux manières : en fréquence ou en intensité. De fait, un individu agressif peut montrer des comportements agonistiques fréquents mais peu intenses, peu fréquents mais intenses ou fréquents et intenses. Il est important de faire la différence entre les deux. Toutefois, cette distinction n'a pas toujours été prise en considération (Grant 1993; Sirot 2000; Dubois et al. 2003; Dubois et Giraldeau 2003; voir Dubois et Giraldeau 2005).

Indépendamment des études sur l'approvisionnement social, certains modèles ont été développés pour modéliser l'agression et un des plus connus est le jeu faucon-colombe (F-C ou, en anglais : Hawk and Dove game, HD) (Maynard Smith et Price 1973). Afin de mieux comprendre l'effet que la défense des ressources peut avoir sur le jeu P-C, le jeu original F-C sera premièrement expliqué. Suite à cela, un récent modèle intégrant les jeux P-C et F-C sera présenté.

1.2.1.1. Le modèle Faucon-Colombe

Ce modèle prédit l'issue des rencontres possibles entre deux joueurs qui s'affrontent pour une ressource. Chaque individu peut adopter un comportement agressif (stratégie faucon) ou non agressif (stratégie colombe). Si les deux individus adoptent la stratégie colombe, la ressource est partagée équitablement et de manière pacifique suite à une possible perte de temps due à des démonstrations sans contact. La rencontre de deux individus jouant la stratégie faucon entraîne une compétition et un affrontement entre les deux animaux. Un coût énergétique (C) est subi par le perdant du combat tandis que le vainqueur remporte un gain qui correspond à la valeur de la

ressource (V). Finalement, si un faucon rencontre une colombe, cette dernière quitte immédiatement la parcelle, laissant la totalité de la ressource à l'individu agressif. Ce modèle, opposant deux stratégies contraires, est régi par une matrice de gains qui met en relation le coût d'un combat C (la lettre W était utilisée à l'origine pour 'wound'), le temps perdu en démonstration T et la valeur de la ressource à gagner V (Tableau 1.1; Maynard Smith 1976).

Tableau 1.1 : Matrice de gains du jeu Faucon-Colombe

Gain reçus par	Adversaire	
	Faucon	Colombe
Faucon	$\frac{V-C}{2}$	V
Colombe	0	$\frac{V}{2} - T$

Les valeurs de C et V vont affecter le succès des stratégies et par conséquent la SÉS attendue. Par exemple, si les coûts associés à un comportement agressif augmentent, la stratégie colombe devrait être favorisée et on retrouvera une SÉS mixte où il y aura des faucons et des colombes. Ceci est dû au fait qu'une population de colombes peut toujours être facilement envahie par un faucon et ne peut donc jamais exister sous la forme d'une SÉS pure. Ce genre de situation se présente lorsque de graves blessures peuvent survenir (Goodenough et al. 1993). Par ailleurs, si la valeur de la ressource augmente et vient à dépasser le coût d'un combat, ceux-ci deviendront plus rentables et les individus seront davantage tentés d'opter pour la stratégie faucon. On trouvera alors toujours une SÉS pure faucon. C'est notamment le cas lorsque les parcelles de nourriture sont riches et agrégées, ce qui les rend plus

propices à être défendues (Goodenough et al. 1993). Le modèle F-C prédit donc sous quelles conditions un comportement agressif devrait être observé, en fonction des gains et des coûts associés à un conflit. Depuis l'élaboration initiale du modèle F-C, plusieurs autres versions bonifiées ou transformées ont été développées par diverses équipes (Houston et McNamara 1988; 1991; Sirot 2000; Dubois et Giraldeau 2003; Dubois et al. 2004).

1.2.1.2. Un modèle P-C agressif

L'intégration de la défense des ressources au sein du jeu P-C a été fortement suggérée dans le passé (Giraldeau et Beauchamp 1999; Liker et Barta 2002). Suite à ces suggestions et à toutes les recherches effectuées en approvisionnement social et en défense des ressources, sans qu'un réel lien soit tissé entre ces deux réalités, Dubois et Giraldeau (2005) ont développé un modèle qui incorpore à la fois les jeux P-C et F-C, et fait des prédictions concernant divers facteurs écologiques. Contrairement au modèle F-C initial de Maynard Smith et Price (1973), les prédictions de ce modèle concernent des interactions impliquant plus de deux joueurs. Le modèle de Dubois et Giraldeau (2005) explore les patrons agressifs qui peuvent apparaître lors de l'appropriation et la défense des ressources dans un contexte d'approvisionnement social. À la différence du jeu P-C initial, ce modèle P-C agressif analyse séparément les décisions que doivent prendre les propriétaires d'une ressource (producteurs) de celles que doivent prendre ceux qui veulent usurper cette ressource (chapardeurs). En termes économiques, une appropriation agressive n'a pas la même valeur qu'une défense agressive et donc les décisions respectives des différents joueurs dépendront

des conditions propres à chacune des interactions. Dubois et Giraldeau (2005) font des prédictions sur les fréquences et l'intensité des agressions ainsi que sur les proportions des tactiques producteur et charpardeur en faisant varier cinq facteurs : la taille du groupe, le risque de prédation, la densité et la richesse des parcelles et l'avantage au découvreur. Ici seront donc présentées certaines des prédictions principales du modèle. Toutefois, étant donné que les effets du risque de prédation n'ont pas été pris en compte dans le cadre de ce projet de maîtrise, les prédictions du modèle les concernant ne seront pas détaillées.

Premièrement, le modèle stipule qu'un producteur devrait toujours répondre de manière agressive à tous les individus tentant de s'approprier sa ressource. Ceci s'explique par le fait que le producteur bénéficie de la part au découvreur, donc la partie de la parcelle qui n'est pas disponible au charpardeur. Grâce à cette part au découvreur, le producteur a un gain attendu plus élevé que les charpardeurs et il est alors plus enclin à payer le coût d'un combat qu'un charpardeur n'ayant pas encore eu de gain énergétique. Par ailleurs, les charpardeurs ne devraient être agressifs que dans certaines circonstances et c'est pour cette raison que les niveaux d'agressivité dépendront davantage de ce qui influence l'appropriation agressive des ressources et non leur défense.

D'autre part, Dubois et Giraldeau (2005) prédisent divers effets de la taille du groupe. Premièrement, le modèle prédit que les fréquences d'agressions devraient être maximales aux tailles de groupe intermédiaires et qu'une augmentation du nombre de

compétiteurs a un faible effet négatif sur le niveau d'agressivité. Aux petites tailles de groupe, la fréquence de charardeurs attendue à l'équilibre est faible puisque ceux-ci dépendent des producteurs. On retrouve donc peu d'interactions agressives car le nombre de compétiteurs sur une parcelle est faible. Toutefois, dans cette situation, l'appropriation agressive est peu coûteuse car le nombre de compétiteurs est petit. Donc les charardeurs vont démontrer une forte agressivité lors des interactions qui demeurent peu fréquentes. Lorsque la taille du groupe augmente légèrement, les opportunités pour la tactique charardeur augmentent car le nombre de producteurs augmente. Ceci entraîne des taux de rencontres plus élevés entre les compétiteurs et donc des fréquences d'agression plus grandes. À ce moment, l'appropriation agressive demeure abordable en termes de coût énergétique puisque le nombre de compétiteurs n'est pas encore très grand. Dans ces conditions, on prédit que le nombre de compétiteurs qui adoptent la tactique charardeur augmente lorsque la taille du groupe passe de petite à moyenne (entre 2 et 6 compétiteurs). Si la taille du groupe augmente encore, par contre, le grand nombre de compétiteurs engendre de trop grands coûts énergétiques pour que les appropriations agressives restent avantageuses. À la fois le niveau d'agressivité des individus et la fréquence des interactions agressives devraient diminuer. À ces plus grandes tailles de groupe, la fréquence de charardeurs devrait également diminuer dans un premier temps lorsque le nombre de compétiteurs augmente, jusqu'à atteindre une valeur d'équilibre, au-delà de laquelle elle n'est plus affectée par ce paramètre. Cette prédiction est fort différente de celle du jeu P-C initial (Vickery et al. 1991) selon lequel une augmentation de la taille du groupe devrait accroître la proportion de charardeurs.

D'autres prédictions, similaires cette fois-ci à celles du jeu P-C original, ont été générées à partir du modèle de Dubois et Giraldeau (2003) concernant la densité et la richesse des parcelles. Plus précisément, le modèle prédit que la fréquence des agressions devrait diminuer lorsque la densité des parcelles augmente car cela réduit le temps de recherche des parcelles et favorise par conséquent la tactique producteur. Par contre, une augmentation de la densité des parcelles devrait avoir peu d'effet sur le niveau d'agressivité des individus. Concernant la richesse des parcelles, la fréquence des charardeurs devrait être plus élevée lorsque les parcelles sont plus riches, car la part au découvreur est alors réduite. La fréquence et l'intensité des agressions devraient également augmenter avec la taille des parcelles.

Le modèle de Dubois et Giraldeau (2005), sans appui expérimental jusqu'à date, ouvre la porte à de nombreuses investigations empiriques dans le but de tester ses prédictions. Considérant que les prédictions du jeu P-C agressif concernant la taille du groupe sont différentes des prédictions du jeu sans défense des ressources, il devient alors important de voir si elles peuvent être appuyées en laboratoire ou sur le terrain. Par ailleurs, ce n'est pas le seul but poursuivi dans le cadre de ce projet. De fait, plusieurs autres facteurs peuvent influencer le jeu P-C et le second ayant attiré notre attention, principalement en raison du fait que nos sujets d'étude sont monogames, se trouve à être les liens sociaux existant entre les individus.

1.2.2. LES LIENS SOCIAUX

La monogamie chez les oiseaux est monnaie courante et nombreuses sont les études ayant pris ce sujet comme domaine d'intérêt principal. On retrouve notamment beaucoup d'études sur les copulations hors-couple (Birkhead et al. 1990; Wagner 1992; Weatherhead et Boag 1995; Møller et Tegelström 1997) et sur les divorces chez les espèces monogames (Orell et al. 1994; Dubois et al. 1998; Blondel et al. 2000; Dubois et Cézilly 2002; Jeschke et al. 2007). Malgré ces études captivantes, rares sont celles qui ont voulu connaître l'effet de ce lien social particulier sur d'autres comportements fréquemment observés, notamment ceux présents en approvisionnement social. Bien que les effets des liens sociaux sur le jeu P-C n'aient pas encore été établis, certaines études en approvisionnement social ont utilisé des groupes d'individus mixtes (mâles et femelles) d'espèces monogames en ignorant le biais potentiel que les liens sociaux pourraient avoir sur les résultats (Giraldeau et al. 1990; Beauchamp 2000a; 2001a; 2006; 2007; Coolen 2002; Coolen et Giraldeau 2003; Barrette et Giraldeau 2006). Pourtant, deux études suggèrent fortement que les liens de couple entre les mâles et les femelles pourraient avoir une influence sur la défense ou l'appropriation des ressources. Premièrement, Lefebvre et Henderson (1986) ont voulu étudier la défense et l'accès préférentiel aux ressources pour le partenaire chez des pigeons bisets (*Columbia livia*). En effet, dans des conditions où la compétition alimentaire intraspécifique est élevée, la présence d'un partenaire social peut être avantageuse. Cette étude démontre qu'un oiseau va patrouiller les alentours d'une parcelle et empêcher les autres oiseaux de s'y rendre lorsque son ou sa partenaire est en train de s'y alimenter. De fait, ils ont trouvé une corrélation entre le temps passé à

patrouiller par un partenaire et l'accès prioritaire à la source alimentaire par l'autre membre du couple. Ce comportement était plus fréquent chez les mâles et s'avérait très avantageux pour les femelles qui tendaient à être moins agressives. Puisque le temps passé à patrouiller est coûteux en énergie et en risque de blessure, cette étude illustre qu'il y a un effet du lien de couple sur les comportements alimentaires et la défense des ressources dans ce contexte. Dans le même ordre d'idée, il est reconnu chez plusieurs espèces d'oiseaux que les partenaires sociaux vont plus souvent se trouver à proximité l'un de l'autre dans leurs activités d'approvisionnement (Møller et Ninni 1998). Suivant l'hypothèse qu'une grande proximité spatiale peut avoir des conséquences sur les comportements alimentaires, notamment en réduisant le temps et la distance requis pour se joindre à une découverte alimentaire, Beauchamp (2000b) a voulu savoir si les liens de couple affectaient l'utilisation de la stratégie chapardeur chez le diamant mandarin. Il a trouvé que le chapardage était plus fréquent entre les partenaires sociaux qu'entre des compères expérimentaux et que les membres d'un couple se trouvaient souvent à proximité l'un de l'autre. Malgré le fait que le chapardage entre les membres d'un couple était plus fréquent qu'entre des compères expérimentaux, certains couples démontraient davantage cet effet. Ceci nous indique que le chapardage peut être influencé par les liens sociaux mais qu'il peut aussi être opportuniste. Ces deux études laissent supposer que les liens sociaux pourraient, d'une part affecter les interactions entre les producteurs et les chapardeurs, et d'autre part, jouer sur les fréquences et les niveaux d'agressivité dans un groupe. Néanmoins, l'effet des liens sociaux n'a jamais été testé dans un contexte d'approvisionnement social avec défense des ressources.

1.3. OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

À la vue de ces concepts et études diverses portant sur la défense des ressources et les liens sociaux, nous croyons que ces deux facteurs sont importants à considérer en approvisionnement social et tout nous porte à croire qu'ils ont une influence sur le jeu P-C. Si les effets des liens de couple peuvent être contournés dans une étude, en choisissant une espèce polygame ou en formant des groupes expérimentaux de mâles ou de femelles uniquement, ce n'est pas toujours le cas pour la défense des ressources. Chez certaines espèces ou dans certaines conditions alimentaires, l'utilisation de comportements agressifs peut même être inévitable. Pour cette raison, il est important de bien connaître et comprendre ses effets sur le jeu P-C. Il va aussi de soi que si un effet du lien de couple est notable sur les comportements d'approvisionnement, ce facteur devra dorénavant être pris en considération. L'objectif principal de cette maîtrise était donc d'examiner les effets du niveau de défense des ressources et des liens de couple sur le jeu P-C. Plus précisément, des sujets monogames jouant un jeu P-C ont été soumis à des conditions qui faisaient varier le niveau de lien social et la taille du groupe dans un contexte favorisant la défense des ressources. Pour ce faire, nous avons utilisé en partie les prédictions du modèle de Dubois et Giraldeau (2005) qui inclut la défense des ressources au sein du modèle P-C.

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour cerner la problématique à l'étude. Premièrement, considérant que les deux membres d'un couple sont souvent à

proximité l'un de l'autre (Alberts et al. 1996), nous prédisons que le chapardage devrait être plus fréquent entre les partenaires sociaux qu'entre des compères expérimentaux. Un autre effet de cette proximité spatiale est que le temps requis pour se rendre à une parcelle devrait être plus court pour le partenaire social à proximité du découvreur que pour un compère expérimental se trouvant plus loin. Ceci crée une réduction de la part au découvreur et devrait entraîner une augmentation de la proportion de chapardeurs (Vickery et al. 1991; Dubois & Giraldeau 2005). Nous nous attendons donc à avoir une plus grande proportion de chapardeurs dans les groupes formés avec des couples. De plus, nous avons voulu tirer profit au maximum du fait que nos groupes expérimentaux étaient mixtes et avons voulu savoir si les stratégies producteur et chapardeur étaient davantage associées à un sexe ou l'autre. Ensuite, considérant que les liens de couple peuvent aussi influencer les interactions agressives au sein d'un groupe, nous avons voulu explorer l'effet que ceux-ci peuvent avoir sur les fréquences et les niveaux d'agression. À ce propos, nous stipulons que les fréquences d'agression et l'intensité de celles-ci devraient être moins élevées entre des partenaires sociaux qu'entre des compères expérimentaux. De fait, Zann (1996) rapporte que les mâles diamants mandarins vont se battre moins fréquemment avec des femelles avec qui ils sont accouplés. Finalement, nous avons voulu connaître les effets de la défense des ressources sur le jeu P-C. Pour faire varier le niveau d'agression dans les groupes, nous avons fait augmenter la taille de ceux-ci. Selon les prédictions du modèle de Dubois et Giraldeau (2005), les fréquences d'agression devraient suivre une courbe en forme de dôme inversé par rapport à la taille du groupe. Nous avons donc choisit des tailles de groupes de quatre ou huit individus.

Par contre, si les prédictions du modèle sont justes, nous ne devrions trouver que peu d'effet de la taille du groupe sur l'utilisation des tactiques lorsque les ressources peuvent être défendues agressivement. Toutefois, l'absence de variation dans l'utilisation des tactiques que nous prédisons au niveau du groupe n'entraînera pas nécessairement une absence de variation au niveau individuel. Par conséquent, nous évaluerons aussi si l'utilisation des tactiques producteur et charpateur chez les oiseaux est constante ou non.

Nous souhaitons que les résultats obtenus puissent servir dans l'élaboration des protocoles de futures études dans le domaine de la défense des ressources et de l'approvisionnement social, ou même faire la lumière sur des résultats déjà publiés. De plus, si les résultats démontrent de réels effets des paramètres à l'étude sur le jeu P-C, il sera dorénavant important de les intégrer aux modèles futurs. Ainsi, nos résultats stimuleront autant les études expérimentales que la recherche fondamentale en écologie comportementale.

CHAPITRE 2 :

MÉTHODOLOGIE

NOTE À LA MÉTHODOLOGIE

Dans le but de fournir de plus amples détails au lecteur, une méthodologie a été incluse à ce mémoire. Bien entendu, les aspects les plus importants de la méthodologie sont fournis dans l'article (chapitre 3). Néanmoins, voici certaines parties du chapitre 2 qui ne figurent pas dans la section 'Methods' de l'article et qui valent la peine d'être prises en considération.

Section 2.1. : Sujets d'étude

- Premier paragraphe : Description détaillée des sujets d'étude.
- Deuxième paragraphe : Détails sur la différenciation individuelle des oiseaux et référence à l'annexe I.

Section 2.2. : Appareillage

- Présence des figures 2.1 et 2.2 illustrant le dispositif expérimental.
- Mention des tests préliminaires.

Section 2.3. : Conditions expérimentales et formation des groupes

- Description plus détaillée de l'arrangement des groupes expérimentaux.
- Référence à l'annexe II.

Section 2.4. : Procédure expérimentale

- Premier paragraphe : Section beaucoup plus détaillée que dans l'article.
- Deuxième paragraphe : Détails sur les conditions alimentaires.
- Troisième paragraphe : Détails sur le maintien du lien de couple.

Section 2.5. : Collecte des données et analyses statistiques

- Premier paragraphe : Référence à l'annexe III, exemple de feuille de données.

2.1. SUJETS D'ÉTUDE

Les sujets d'étude ayant été utilisés pour examiner la problématique sont des femelles et des mâles adultes de diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) achetés d'un fournisseur commercial au printemps 2006 ou nés dans notre laboratoire à l'été 2007. Malgré les différences d'âge que présentaient les sujets, aucun d'entre eux n'avait d'expérience dans le jeu P-C. Les diamants mandarins sont de la famille des Estrilidés et originaires d'Australie, ils sont de petite taille et de faible poids. Dans leur habitat naturel, ces oiseaux s'alimentent au sol et sont principalement granivores (Zann 1996). C'est une espèce présentant un dimorphisme sexuel, le mâle étant plus coloré et voyant que la femelle. Ces oiseaux sont très grégaires et ils sont monogames, deux caractéristiques particulièrement importantes pour notre étude (Zann 1996).

Pour effectuer notre étude, nous avons eu besoin de 16 mâles et 16 femelles qui formaient 16 couples stables depuis quelques semaines précédant le début des manipulations. En dehors des périodes d'entraînement et de tests, les oiseaux ont été maintenus en couples dans des cages de $38.5 \times 24.3 \times 40$ cm de hauteur avec une photopériode de 12 heures jour : 12 heures nuit. De l'eau et une mixture de graines étaient fournies à volonté, ainsi que des fruits et légumes à raison de trois fois par semaine. Toute source de nourriture était retirée lors des périodes de test ou de jeûne. Des bains étaient aussi mis à la disposition des oiseaux deux fois par semaine. En plus des variations individuelles du plumage, les individus étaient différenciés à l'aide de petits drapeaux de couleurs différentes accrochés aux pattes (voir Barter et Rush 1992). Les deux membres d'un même couple portaient la même combinaison de

couleur aux pattes et celle-ci leur était exclusive (Annexe I). Les manipulations faites et les soins apportés aux oiseaux sont en accord avec les lignes directrices et les politiques du Conseil Canadien de Protection des Animaux (CCPA).

2.2. APPAREILLAGE

Les oiseaux ont été observés dans une volière intérieure de $1.55 \times 2.25 \times 2.40$ m de hauteur à travers une vitre sans tain. Cette volière était munie de plusieurs perchoirs ainsi que deux bols d'eau pour permettre aux oiseaux de s'abreuver. Les oiseaux s'alimentaient sur une grille faite de deux panneaux de fibres de bois de densité moyenne (MDF) mesurant 1.20×1.20 m. La grille contient 49 parcelles d'un diamètre de 1.91 cm et d'une profondeur de 1.27 cm. Ces parcelles sont disposées à un intervalle de 15 cm d'un point médian à l'autre (Figure 2.1, p. 30). La grille d'approvisionnement était placée à 75 cm du sol pour permettre à l'observateur de filmer et d'observer les oiseaux qui s'alimentaient. Les diamants mandarins sont des oiseaux plus ou moins agressifs, mais il est reconnu qu'ils s'alimentent souvent de manière pacifique (Zann 1996, Beauchamp 2000a, Beauchamp 2001a, Beauchamp 2007). Étant donné que l'agression durant l'approvisionnement est une composante essentielle de cette étude, elle a dû être favorisée lors des manipulations. Pour ce faire, des auvents ont été installés autour de chacune des parcelles pour en restreindre l'accès à un seul côté et par le fait même, à un seul oiseau à la fois (Figure 2.2, p. 31). Par conséquent, pour s'alimenter à plusieurs sur la même parcelle, les oiseaux devaient chercher dans celle-ci en alternance ou utiliser la force pour monopoliser la ressource. Des tests préliminaires ont été effectués aux mois de juin et juillet 2007

pour vérifier l'efficacité et la sécurité de ces dispositifs. Les auvents, tout en favorisant l'agression, n'entravaient ni la recherche de nourriture ni la consommation des graines.



Figure 2.1 : Photo de la grille d'alimentation (Photo : Marie-Claire Desjardins)

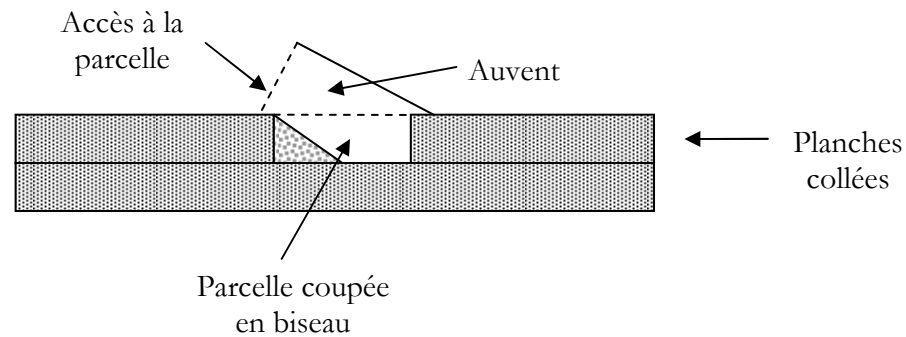


Figure 2.2 : Illustration de la configuration des parcelles et des auvents sur la grille d'alimentation

2.3. CONDITIONS EXPÉRIMENTALES ET FORMATION DES GROUPES

Pour cette étude, nous avons considéré deux variables ayant deux niveaux chacune, pour un total de quatre traitements. La première variable était le lien social des individus. La moitié des groupes était composée uniquement avec des partenaires sociaux (traitement « partenaires sociaux ») et l'autre moitié était formée avec des oiseaux partageant peu de liens, appelés compères expérimentaux, tout en conservant une sex-ratio de 50:50 (traitement « compères expérimentaux »). La deuxième variable était la taille du groupe avec des groupes de quatre ou huit individus. Donc, les quatre traitements spécifiques étaient des groupes de quatre ou huit individus comprenant soit seulement des partenaires sociaux ou soit seulement des compères expérimentaux (4-PS, 4-CE, 8-PS, 8-CE). Pour des fins statistiques, quatre groupes par condition ont été formés ce qui fait un total de 16 groupes expérimentaux. L'ordre dans lequel les groupes étaient testés fut déterminé aléatoirement avant le début des expériences.

Considérant que seulement 32 oiseaux étaient utilisés pour l'étude, la formation des 16 différents groupes devait être effectuée minutieusement afin de respecter les conditions de lien social. Cela impliquait que les oiseaux devant être des compères expérimentaux devaient interagir ensemble le moins de fois possible. Les groupes ont donc été formés en conséquence et l'arrangement initial des groupes avait été fait en sorte que deux compères expérimentaux se retrouvaient dans le même groupe jamais plus de deux fois. Toutefois, suite au décès de deux oiseaux, les groupes ont dû être quelque peu réarrangés (Annexe II). Malgré ce contretemps, seulement deux oiseaux sur les 32 se sont retrouvés dans le même groupe trois fois, et ce sur les cinq mois de manipulations. Puisque le temps passé dans les groupes de test était négligeable en comparaison du temps passé en cage avec son partenaire social, cette situation imprévue et exceptionnelle n'a probablement eu aucun effet sur les rapports partagés entre les individus qui se sont rencontrés plus de deux fois.

2.4. PROCÉDURE EXPÉRIMENTALE

La procédure expérimentale se déroulait en trois étapes. Pour chacun des groupes, les oiseaux avaient un jour d'habituation, deux jours d'entraînement et trois jours de tests. Un groupe était donc utilisé pendant six jours consécutifs. Durant la période d'habituation d'une durée de quatre heures, plusieurs parcelles de la grille, choisies aléatoirement, étaient remplies de graines et cela constituait la seule source de nourriture disponible pour les oiseaux durant cette période. Ils avaient toutefois accès à de l'eau à volonté. Cette journée servait à familiariser les oiseaux avec la volière et leur nouvelle source d'approvisionnement. Le soir de la journée d'habituation, toute

source de nourriture était retirée des cages des oiseaux pour permettre une période de jeûne de 12 heures en vue de la session d'entraînement du lendemain matin. Pour ces périodes d'entraînement, les oiseaux étaient introduits à jeun dans la volière et une période de 30 minutes à une heure leur était accordée avant le début de l'entraînement pour se réhabituer à la volière. Les périodes d'entraînement étaient identiques aux périodes de tests à l'exception qu'aucune donnée n'était prise. La période d'entraînement de deux jours était nécessaire pour que les oiseaux atteignent l'équilibre du jeu producteur-charpeur. Les trois jours suivants étaient les jours de tests et de prise de données. Avant l'introduction dans la volière, les oiseaux étaient à jeun pour une période d'environ 12 heures et le même temps d'habituation à la volière que dans les entraînements leur était accordé. Par la suite, les tests débutaient et un oiseau focal différent, choisi de manière aléatoire, était observé à chacun des tests. Tous les oiseaux du groupe étaient observés dans la même journée. Il y avait donc huit tests par matin avec les groupes de huit oiseaux et quatre tests par matin avec les groupes de quatre oiseaux. Par conséquent, un total de trois observations pour chacun des oiseaux était effectué durant les trois jours de tests. Une pause de 15 minutes suivait chacun des tests.

Une quantité fixe de cinq graines de millet blanc par oiseau était disponible à chacun des tests. Pour les groupes de quatre oiseaux, il y avait donc un total de 20 graines distribuées dans deux parcelles différentes, choisies aléatoirement à tous les tests parmi les 49 parcelles disponibles. Pour les groupes de huit oiseaux, il y avait 40

graines dans quatre parcelles différentes, toujours choisies de manière aléatoire. La taille des parcelles était donc fixée à 10 graines.

Étant donné qu'il est reconnu que les diamants mandarins peuvent établir des couples en peu de temps (Zann 1996) ou changer de partenaire social si ceux-ci sont séparés de manière visuelle et auditive de manière prolongée (Silcox et Evans 1982), les oiseaux étaient introduits dans la volière chaque matin et retirés à la fin des périodes d'habituation, d'entraînement ou de tests. Il était nécessaire de toujours garder les oiseaux avec leur partenaire social respectif en dehors des tests ou des périodes d'entraînement pour s'assurer que le lien de couple n'était pas perturbé, qu'il n'y avait pas de transfert de partenaire ou de formation de nouveaux couples.

2.5. COLLECTE DES DONNÉES ET ANALYSES

STATISTIQUES

Un test commençait lorsqu'un oiseau se posait sur la grille d'approvisionnement et se terminait lorsqu'il ne restait plus de graines, après quatre minutes, ou si l'oiseau observé avait quitté la grille depuis plus d'une minute. Pour l'oiseau focal observé lors des tests, les agressions reçues ou données ont été comptabilisées en fréquences, ainsi que de qui ou vers qui cette agression était effectuée. Il était important de déterminer si l'agression avait lieu entre des partenaires sociaux ou entre des compères expérimentaux de même sexe ou de sexe opposé. L'intensité des agressions a aussi été notée en attribuant une cote à chacune d'entre elles. Du moins coûteux au plus coûteux en termes de dépense énergétique, il y avait premièrement, la bousculade

(niveau 1) définie par une légère poussée entre deux oiseaux. Ensuite, la poursuite (niveau 2) consistait à la pourchasse d'un oiseau par un autre soit au sol ou en vol. Finalement, le coup de bec (niveau 3) lorsqu'un oiseau donnait un coup de bec à un autre ou s'engageait dans un combat. Des moyennes de groupes ont aussi été calculées pour les fréquences d'agression et leurs intensités. Pour l'oiseau observé lors d'un test, la fréquence des événements de chapardage et de production était comptabilisée. Un événement de production était défini lorsqu'un oiseau découvrait une parcelle contenant des graines. Un événement de chapardage était comptabilisé lorsqu'un oiseau se joignait à la découverte d'une parcelle par un autre oiseau et y mangeait au moins une graine. Aussi, pour les événements de chapardage, il était noté si ce comportement était effectué envers son partenaire social ou envers un compère expérimental mâle ou femelle. Un exemple de feuille de prise de données se trouve à l'Annexe III.

Toutes les données concernant les fréquences d'agressions ont été divisées par la durée en secondes de leur test correspondant. Le niveau moyen d'intensité des agressions était calculé en additionnant ensemble toutes les cotes d'intensité des agressions et en divisant ensuite le total par le nombre d'agressions. Pour évaluer l'utilisation des tactiques producteur et chapardeur, le pourcentage moyen de l'utilisation des tactiques a été calculé pour chacun des individus et pour chacun des groupes. Des ANOVAs factorielles à deux critères de classification, avec la taille du groupe et le lien social comme facteurs, ont été utilisées pour tester l'effet des différentes conditions sur l'utilisation des tactiques ainsi que sur la fréquence des

agressions et leur niveau d'intensité. Pour ces analyses, des tests de puissance ont été effectués pour les résultats non-significatifs. De plus, des tests t pour données appariées ont été effectués pour déterminer si le chapardage, les fréquences d'agression ou les niveaux d'intensité des agressions étaient plus élevés ou plus faibles entre les partenaires sociaux ou entre les compères expérimentaux. Des tests t pour données indépendantes ont aussi été effectués pour déterminer quel sexe chapardait le plus et quel sexe était le plus agressif. Finalement, pour tester si les oiseaux utilisaient une tactique de recherche de nourriture de manière constante ou non dans les différentes conditions, des tests t à échantillon unique ont été utilisés. Des moyennes d'utilisation de la tactique chapardeur (exprimé en pourcentage) dans toutes les conditions, ainsi que leurs écart-types, ont été calculés pour chacun des oiseaux. Étant donné que nous voulions savoir si les oiseaux étaient constants dans leur utilisation des tactiques et ce à travers les différentes conditions expérimentales, cinq oiseaux n'ayant été testés que dans une seule condition ont été exclus de cette analyse. Puisque les écart-types représentent la variabilité d'un comportement autour de sa valeur moyenne, plus un écart-type est élevé, plus l'utilisation de la stratégie est considérée comme inconstante. Pour tester si les oiseaux étaient constants, nous avons effectué un test t pour comparer les écart-types, compris entre zéro et un, avec une valeur théorique de zéro. Puisque le but premier de l'étude n'était pas de tester la constance des individus, l'analyse mentionnée ci-haut n'est pas classique ou reconnue. Toutefois, elle est simple et nous permet d'avoir une idée quantifiée de la constance des individus dans leur utilisation des tactiques producteur et chapardeur. Des transformations adéquates des données ont été effectuées lorsque les conditions de

normalité ou d'homoscédasticité n'étaient pas rencontrées. Pour qu'un test soit valide, l'oiseau observé devait toutefois être présent sur la planche durant la moitié du test ou plus. Le logiciel utilisé pour faire les analyses était STATISTICA version 9 pour PC

CHAPITRE 3 :

RESOURCE DEFENSE AFFECTS THE USE
OF FORAGING TACTICS IN THE
PRODUCER-SCROUNGER GAME: AN
EXPERIMENTAL TEST WITH ZEBRA
FINCHES

CONTRIBUTION DES COAUTEURS

L'article qui suit est le fruit d'une étroite collaboration entre Frédérique Dubois, ma directrice de recherche, et moi-même. Toutefois, la réalisation du protocole expérimental, du dispositif expérimental et des expérimentations ont été de mon entière responsabilité. Aussi, j'ai été la seule responsable de la prise de données et ma contribution dans leur analyse et leur interprétation fut plus qu'importante. Pour ce qui est de la rédaction de l'article, mon apport y est aussi majeur, tant au niveau de la recherche de littérature, que de l'interprétation des résultats et de la rédaction comme telle. Tout en étant essentiel, le rôle de ma directrice de recherche fut davantage de l'ordre de la correction du manuscrit et de l'ajout de commentaires et questions aidant à ma réflexion et ma rédaction.

**Resource defense affects the use of foraging tactics in the
producer-scrounger game: an experimental test with zebra finches**

Marie-Claire Desjardins and Frédérique Dubois

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal

Article en préparation

Address: Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Pavillon
Marie-Victorin, 90 Vincent d'Indy, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada

Word count : 5020

3.1. ABSTRACT

Several species foraging in groups have been observed to engage in a producer-scrounger (PS) game where only producers search for food while scroungers await opportunities to exploit others' food discoveries. Most experimental tests of the PS game have been conducted under particular conditions: with food clumps that are not economically defensible and with group members that do not share long term bonds. Yet such conditions are unlikely to be met under most circumstances, and both factors could influence the use of the producer and scrounger tactics. Thus, to investigate the effects of resource defensibility and social bonds, we exposed flocks of zebra finches (*Taeniopygia guttata*), a monogamous species, to four different treatments intended to vary: (1) group size and, (2) degrees of attachment among birds in a group. We found that an increase in group size while birds foraged aggressively did not increase the use of the scrounger tactic, contrary to what has been found when food clumps cannot be defended. On the other hand, pair bonding did not change the frequencies of producers and scroungers in a group, but it still had an effect on the behaviour of individual birds in flocks. Notably, subjects tended to scrounge their social partner more often than their experimental partners. Our study provides the first evidence that resource defense does affect the predicted frequencies of foraging tactics. Our results also call for more extensive studies on the interactions of pair bonding or long term relationships with other frequently observed social behaviours.

Keywords: Resource defense, Group size, Pair bond, Producer-scrounger game, *Taeniopygia guttata*, Zebra finch

3.2. INTRODUCTION

One of the commonly invoked advantages of group living is the reduced variance of foraging success, due to the fact that animals in a group can not only find food by themselves but also join others' food discoveries (Giraldeau & Beauchamp 1999; Giraldeau & Caraco 2000). If searching for food is incompatible with searching for opportunities to join, the proportion of individuals using each of these two mutually exclusive foraging tactics at any given moment can be predicted by the producer-scrounger (PS) game (Vickery et al. 1991). The incompatibility of the food-seeking tactics in the PS game implies that individuals that switch from the producer to the scrounger tactic do not longer contribute to the group's effort to locate food patches, thereby reducing joining opportunities. Hence, the payoffs received from the scrounger tactic are negatively frequency dependent: a scrounger does better than a producer when the scrounger tactic is rare, but worse when it is common. The PS game predicts that the frequency of scroungers should vary with several ecological factors, such as group size and patch richness, whose influence has been tested experimentally both in laboratory (Giraldeau et al. 1994; Giraldeau & Livoreil 1998; Mottley & Giraldeau 2000; Coolen et al. 2001; Coolen 2002) and field conditions (Morand-Ferron et al. 2007). However, although these studies support the model's predictions, they do not take into account several important factors that could strongly influence the expected frequency of scrounger and whose effect therefore has never been tested yet.

One of these factors is resource defendability. The original PS game considers that group foragers scramble for food without aggression, and most experimental studies have been conducted under conditions promoting this type of competition. However, interference competition, characterised by the use of threat or force to gain exclusive access to resources, is commonly observed within foraging groups (Hansen 1986; Grant 1993; Grant & Guha 1993; Robb & Grant 1998; Sirot 2000; Johnson et al. 2004) and has been predicted to affect the use of producer or scrounger tactics. More precisely, results from a game-theoretic model, incorporating both the PS and the hawk-dove games, indicate that the frequency at which both tactics are used can be quite different when individuals have to decide at any given moment not only to play producer or scrounger but also to compete aggressively or not (Dubois & Giraldeau 2005). Notably, increasing competitor number is predicted to increase the proportion of scroungers when individuals share food without aggression (Vickery et al. 1991; Giraldeau & Caraco 2000). On the other hand, when foragers can use escalated aggressive tactics the predictions change: under such conditions, the frequency of aggressions is predicted to increase linearly with group size while increasing competitor number first leads to a rapid increase of the expected proportion of scroungers but then have only a slightly detrimental effect on their frequency (Dubois & Giraldeau 2005). Thus, contrary to the case where animals scramble for food, group size should have little or no effect on producer and scrounger tactic use when food can be monopolized. Up to now, only Coolen (2002) found that nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*) increased their use of the scrounger tactic when they were in a group with five other companions rather than only two.

However, as the resources for which they competed were not economically defensible, there is no evidence yet that such an effect would be restrained to food clumps that cannot be defended.

Another factor that could influence the frequencies at which animals play producer and scrounger is the degree of attachment among group members. Up to now, most experimental tests of the PS game have been conducted using mixed groups of males and females, while ignoring the potential bias of social attachment among pair members (e.g. Giraldeau et al. 1990; Beauchamp 2000a; 2001; 2006; 2007; Coolen 2002; Coolen & Giraldeau 2003; Barrette & Giraldeau 2006). However, in many species, and particularly in socially monogamous species, individuals share a strong social attachment with their partner, which should affect not only the type of interactions among individuals but also the mean frequency of scroungers within the group. This would be so because the members of a pair tend to stay close to each other (Alberts et al. 1996). As a consequence, scrounging should occur more frequently than expected by chance between pair members (Beauchamp 2000b), and joiners should also join more quickly to their partner's food discoveries, thereby reducing the finder's share. According to game-theoretical models (Vickery et al. 1991; Dubois & Giraldeau 2005), a reduction of the finder's share leads to an increase in the frequency of scroungers. Thus, the expected proportion of scroungers should be higher within groups composed of social pairs compared to groups where there is no social attachment between males and females. On the other hand, we would

expect that both the frequency and intensity of aggressions will be lower between social partners than between individuals that do not share a social bond.

To test these predictions, we conducted an experiment with socially monogamous zebra finches (*Taeniopygia guttata*) in which all subjects were sequentially exposed to four different treatments: with three or seven other companions, and within groups composed of either social pairs or experimental pairs. Also, because the composition of the groups changed systematically among the treatments for each subject, our experimental design allowed us to investigate whether individuals were consistent or not in their use of the producer and scrounger tactic.

3.3. METHODS

3.3.1. EXPERIMENTAL SUBJECTS

16 adult female and 16 adult male zebra finches served as experimental subjects. The birds used were whether purchased from a commercial supplier in the spring of 2006, or were breed in our laboratory during spring 2007. None of them had a previous experience in the PS game. Each bird was individually recognizable thanks to a unique combination of two coloured leg tags. The birds were paired into 16 couples a few weeks prior to the start of the experiment and outside the experimental and training sessions each pair was kept in an individual cage (38.5 x 23.3 x 40 cm) under a 12:12 h (light : dark) photoperiod. Water and a seed mixture were available *ad libitum* and fruits or vegetables were provided three times a week.

3.3.2. APPARATUS

An indoor aviary (155 × 225 × 240 cm) housed the birds during the experimental and training sessions where a wooden grid was located 75 cm above the floor, facing a one-way observation mirror. The grid contained 49 circular holes (1.91 cm diameter and 1.27 cm deep), that were 15 cm apart from each other. Since zebra finches usually feed without apparent aggression (Zann 1996; Beauchamp 2000a; Beauchamp 2001; Beauchamp 2007), we installed canopies to give access to only one side of the food patch and hence to only one bird at a time, thereby favouring encounters between subjects.

3.3.3 PROCEDURE

We had four treatments, which are a combination of two variables each having two levels. The first variable is the social status of the birds: half of the groups were composed uniquely of social pairs while the other half uniquely of experimental pairs (i.e. males and females that were all separated from their social partner). The second variable is group size, with groups of four or eight birds. The four distinct treatments (4-SP, 4-EP, 8-SP, 8-EP) are then groups of four or eight individuals composed of either social (SP) or experimental pairs (EP). Four repetitions for each treatment were done, and so we had a total of 16 groups. Considering that we only had 32 birds, the same birds were necessarily used in several groups, but we took great care when forming the groups to ensure independence conditions. Initially, each bird was exposed to one particular condition only once and the same two birds were tested together in the same group no more than two times. However, because of injuries,

groups had to be rearranged and two birds were exposed more than once to a foraging condition or were tested three times with the same bird.

The testing procedure for each group lasted six consecutive days. During the first day, the birds were placed in the aviary for a four hour period, during which a large amount of food was available in randomly selected patches. Once the birds were familiarized with the environment, they were put back in their respective cages for the rest of the day. Then, during the two consecutive days of training, they were placed in the aviary following 12 hours of food deprivation and were submitted to four or eight consecutive trials per day, depending on group size. The procedure was the same for the training and experimental sessions, except that we recorded the behaviour of the birds only during the three days of testing. During each trial, two or four holes contained some food, when the group was composed of four or eight individuals, respectively, with 15-min inter-trial intervals. The location of the food patches was randomly selected and each of them contained 10 white millet seeds. After each day of training or testing, the birds were put back in their cage with their social partner to maintain the strength of the pair bond.

3.3.4 DATA COLLECTION AND ANALYSES

For each series of four or eight consecutive trials, we recorded the behaviour of one focal individual. We observed each focal animal only once in a day and the order at which each bird was observed changed from one day to the next. A trial started when

the first bird arrived on the grid and ended four min later or when the focal bird had left the grid for more than one min.

For each focal bird, we recorded the number of aggressions, received and initiated, and for each of them we noted the identity of the competitor with whom it had interacted. The aggressive behaviours were divided into three categories based on their intensity, from the less to the most costly behaviour in terms of time expenditure and food loss: (1) scramble, a hustle between two birds, (2) chase, a pursuit forcing one opponent to move away, and (3) pecking, when only one or the two birds peck in their opponent's direction. In addition to aggressive behaviours, we also recorded for each focal bird producing and scrounging events. Producing events involved the discovery of a food patch, while scrounging events were characterised by a bird joining and eating at least one seed at a food patch exploited by another bird. For scrounging events, we noted the identity of the producer.

For each treatment, we estimated the mean frequency of aggressions as the number of aggressive behaviours recorded during all the trials, divided by their total length. A mean level of the intensity of aggressions was calculated as the sum of intensity levels of each act divided by the total number of aggressive behaviours in a trial. Finally, we estimated the mean percentage of tactic use for each bird and each experimental treatment. To investigate whether the use of the foraging tactics as well as the frequency and mean intensity of aggressions differed significantly between the four experimental treatments, we performed two-factor ANOVAs, while *t* tests were

used to investigate whether males and females differed in their tactics use. Also, paired t tests were used to explore the differences that could occur in the use of scrounging and aggressive behaviours depending with who the interaction was noted (social or experimental partner). For these analyses and when the results were non significant, we performed additional power tests to determine the proportion of variance explained by our factor. Finally, to test whether the birds were consistent in their use of the producer and scrounger tactics between the different experimental conditions, we performed one-sample t test. We excluded from this analysis five birds for which we had only data for one treatment. For the other birds, we calculated the mean proportion of time they played the scrounging tactic by pooling all the tests, as well as the standard deviations around the means. The standard deviation reflects the variability of each individual: the higher the standard deviation, the less consistent is the bird. So, we then compared the mean standard deviation, to a theoretical value of zero with a t test. When homoscedasticity and normality conditions were not met, proper data transformation was conducted to comply with these requirements. All statistics were done with STATISTICA version 9 for PC. Trials where the focal bird was absent from the grid more than 50% of the time were excluded from the analyses.

3.4. RESULTS

The mean frequency of aggressions was not affected neither by the number of competitors (ANOVA: $F_{1,12} = 1.57$, $p = 0.234$) nor by the composition of the group (ANOVA: $F_{1,12} = 0.034$, $p = 0.856$) and there was no interaction between these two

factors (ANOVA: $F_{1,12} = 1.57$, $p = 0.234$). However, measure of the effect sizes, corresponding to the minimum numbers of subjects that would have been required to detect significant effects, indicates that a higher proportion of variance is explained by the number of competitors compared to the social bond (Table 3.1). Measure of the effect size however indicates that the interaction between the two factors accounted for a proportion of variance similar to group size, suggesting that the frequency of aggressions is likely to vary differently depending of the combination of factors (Table 3.1). Although results are not significant, group size seems to have a greater effect on aggressions frequencies in groups comprised of experimental pairs rather than social pairs (Mean frequencies of aggressions in treatments 8-EP and 4-EP: 1.53 and 0.856, t test: $t_6=1.587$, $p= 0.163$, versus mean frequencies of aggressions in treatments 8-SP and 4-SP: 1.245, t test: $t_6=0.842$, $p= 0.432$). Likewise, we found that the proportion of scroungers did not change with the number of group foragers (ANOVA: $F_{1,12} = 0.414$, $p = 0.532$), or the degree of social attachment between pair members (ANOVA: $F_{1,12} = 0.730$, $p = 0.792$), and there was no interaction between the two factors (ANOVA: $F_{1,12} = 0.389$, $p = 0.545$, Figure 3.1). Here again, however, we found that the number of competitors had a stronger influence on the proportion of scroungers compared to the social bond (Table 3.1). Nevertheless, the biggest proportion of variance is explained by the interaction of our two factors (Table 3.1). This suggests that one factor is expected to vary in different ways depending on the value of the other factor. It is then possible that the effect of group size on the proportion of scroungers varies depending on whether the group is comprised of social or experimental partners. Here again, group size seems to have a greater effect

on the proportion of scroungers in groups comprised of experimental pairs rather than social pairs (Mean scrounger tactic use in treatments 8-EP and 4-EP: 50.35 and 34.38, t test: $t_6=1.80$, $p= 0.121$, versus mean scrounger tactic use in treatments 8-SP and 4-SP: 41.06 and 45.14, t test: $t_6=0.365$, $p= 0.706$) Finally, the mean standard deviation for the frequency of scrounging was significantly different from zero (one sample t test: $t_{26} = 6.60$, $p < 0.001$, Figure 3.2), indicating that the birds were inconsistent in their use of producer and scrounger foraging tactics among the treatments.

Table 3.1: Results of power and effect size tests done for non-significant results of group size and social bond on the frequency of aggressions and the proportion of scroungers

	Frequency of aggressions		Proportion of scroungers	
	<i>Power</i>	<i>Effect size</i>	<i>Power</i>	<i>Effect size</i>
Group size	0.2091	21	0.1277	42
Social bond	0.0533	924	0.0512	2530
Interaction	0.2091	21	0.2745	15

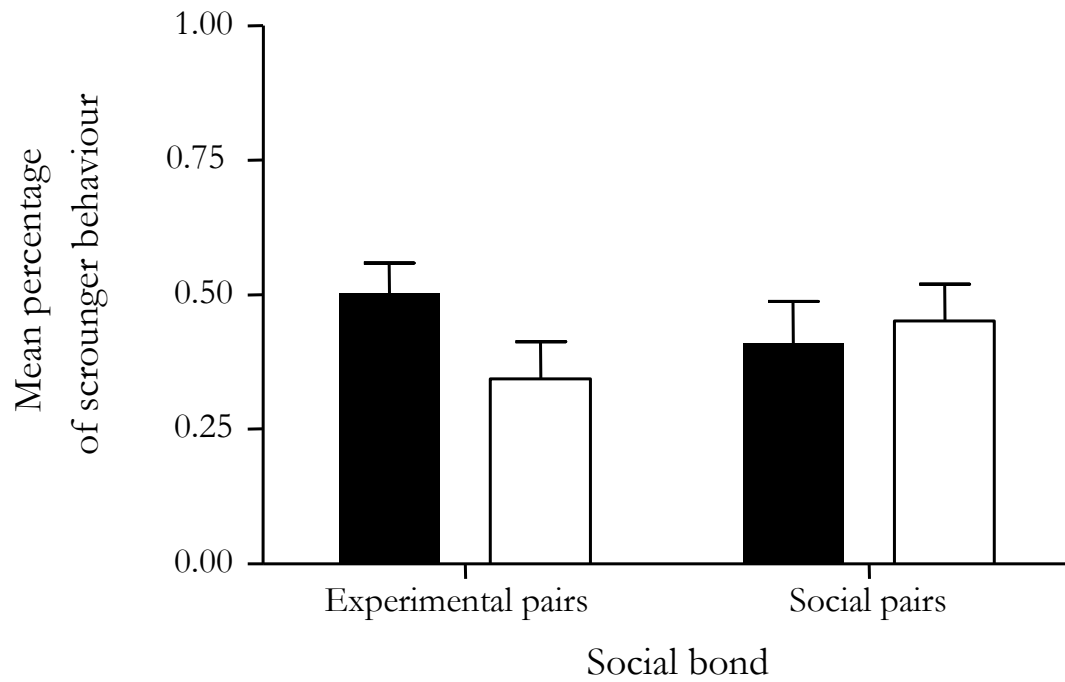


Figure 3.1: Mean percentage of scrounger behaviour in birds (\pm standard error) as a function of group size (solid bars: groups of 8 birds, empty bars: groups of 4 birds) and social bond.

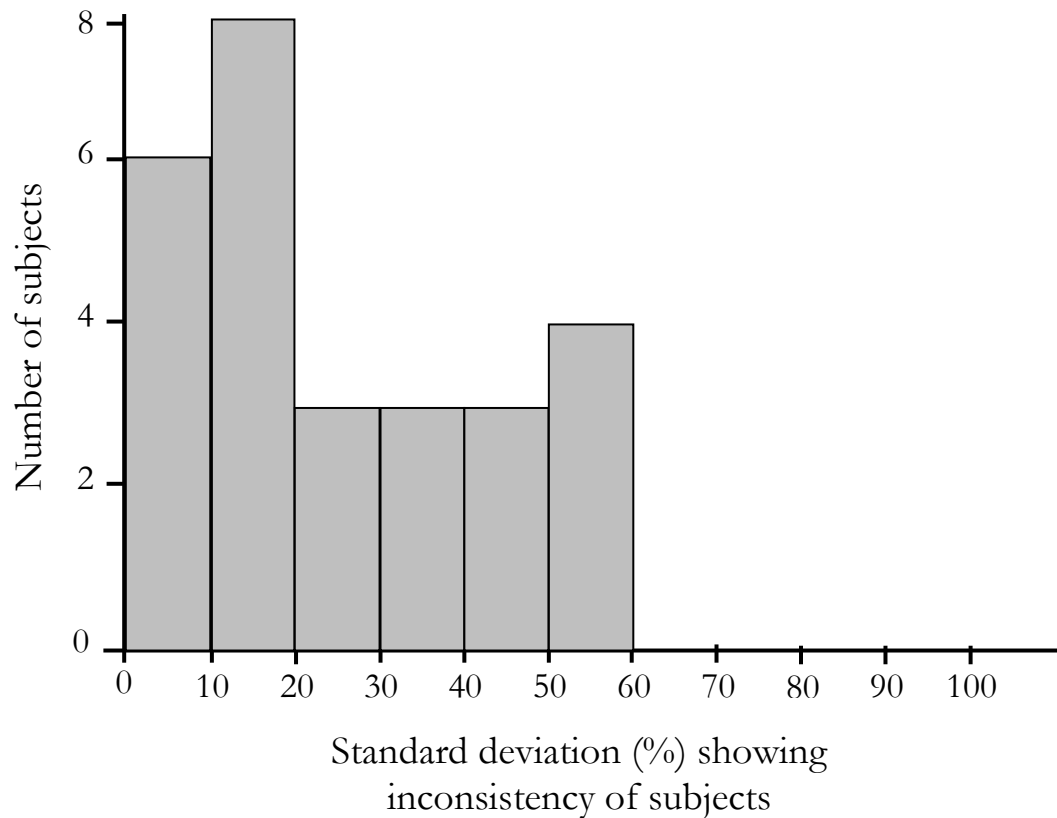


Figure 3.2: Frequency distribution showing inconsistency of individuals in their use of the scrounging tactic.

The males initiated more aggressions (t test: $t_{30} = 3.90$, $p = 0.001$; Figure 3.3) and with a higher intensity (t test: $t_{30} = 4.47$, $p < 0.001$; Figure 3.4) compared to the females. In addition, males, but not females, initiated more aggressions towards their social partner than towards any other group member (Males: paired t test: $t_{14} = 3.22$, $p = 0.006$; Females: paired t test: $t_{14} = 0.006$, $p = 0.995$; Figure 3.3). On the other hand, they did so with a lesser intensity than the aggressions initiated towards other group members (paired t test: $t_{14} = 3.03$, $p = 0.009$; Figure 3.4), while the aggressiveness of

the females was not different when they were opposed to their social partner or any other group member (paired t test: $t_{14} = 0.54$, $p = 0.60$, Figure 3.4). We found no significant difference in producer and scrounger tactics use between males and females (t test: $t_{27} = 0.233$, $p = 0.817$, $power: 0.056$, $effect\ size: 1016$). On the other hand, scrounging tended to be more frequent between members of social pairs than between experimental pairs (paired t test: $t_{17} = 1.82$, $p = 0.086$, Figure 3.5), and although the difference was not significant, this parameter accounted for 40% of the variance ($power: 0.4040$, $effect\ size: 45$).

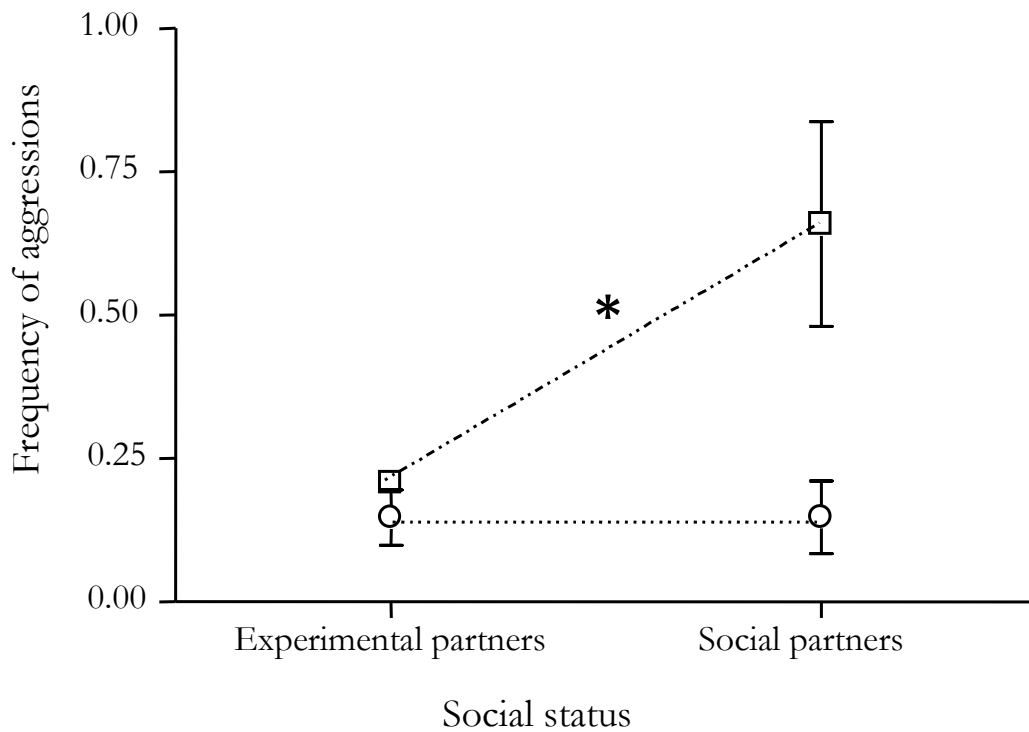


Figure 3.3: Mean frequency of aggressions (\pm standard error) of males (□) and females (○) towards experimental partners or social partners.

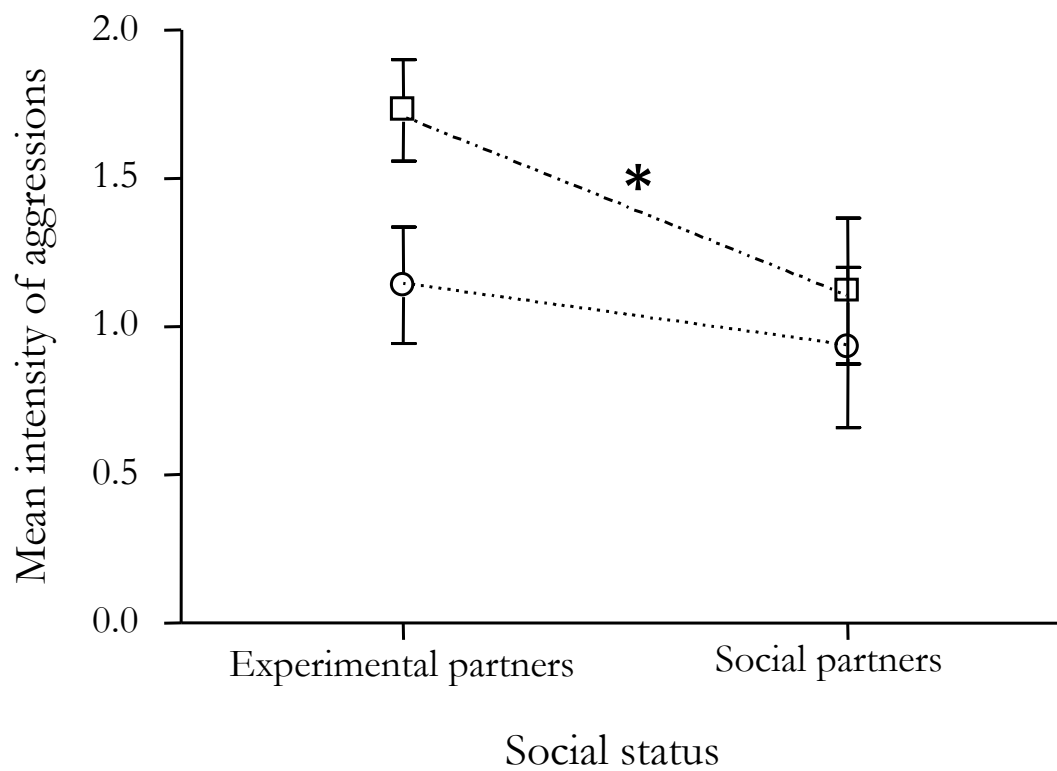


Figure 3.4: Mean intensity of aggressions (\pm standard error) of males (□) and females (○) towards experimental partners or social partners.

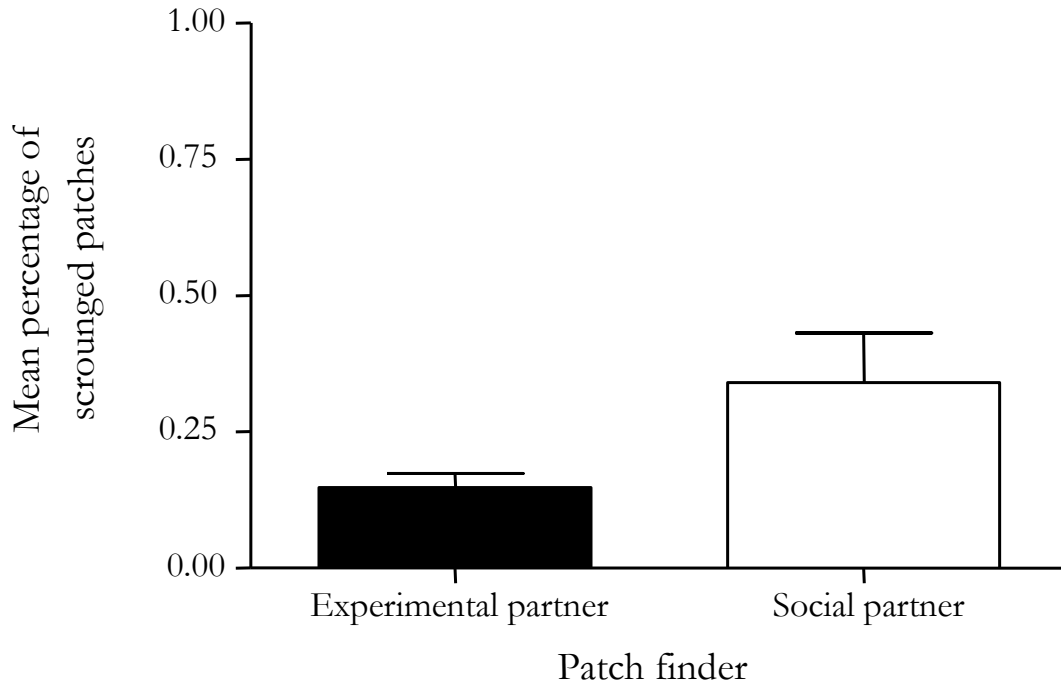


Figure 3.5: Mean percentage of scrounged food patches (\pm standard error) as a function of the patch finder.

3.5. DISCUSSION

Even though a much larger sample size would have probably detected an effect of the number of competitor on of foraging tactics use (Table 3.1), we found, as expected in the case where animals compete aggressively to get access to the food (Dubois & Giraldeau 2005), that the proportion of producers and scroungers was not affected by group size. This arises because fighting is time and energy consuming. Consequently, when the number of scroungers on a patch increases, so does the energy required to chase the other competitors and get access to the food. So, if the quantity of energy

that can be gained from a patch is small in relation to the costs of fighting, some individuals may then have interest in switching from the scrounger to the producer tactic. Because the two foraging tactics are incompatible, an increase in the proportion of scroungers reduces the rate of prey capture, causing a change in prey-predator dynamics (Coolen et al. 2007). However, our results suggest that changes in predator population sizes would have different effects on prey populations, depending on whether they can be exclusively defended by only one competitor or not. Thus, as predicted, resource defendability can affect tactic use, and could have important consequences on population dynamics by maintaining high exploitation pressure on prey densities.

Although the difference was not significant because of a our small sample size, we found that individuals, when tested within groups composed of social pairs, tended to join more frequently the food discoveries made by their partner than by any other group member. This result was obtained while considering the fact that there are fewer social than experimental partners. A similar result was found by Beauchamp (2000b). On the other hand, even though scrounging tended to be more frequent within groups of social pairs, the proportion of scroungers was not significantly different in those groups compared to groups of experimental pairs. This result contradicts our prediction that shorter distances between pair members should lead to a reduction of the finder's advantage and hence to an increase in the proportion of scroungers. However, as previously noted by Beauchamp (2008), travelling times should not be taken in account as a factor influencing the finder's share in laboratory

conditions. Thus, we could probably not detect any difference in tactic use between the two treatments because the foraging grid was not big enough to cause a difference in travelling times. Nonetheless, in a natural setting where food patches are likely to be further apart, the fact that mates forage closer to each other and selectively scrounge one another, should influence the frequency at which the scrounger tactic is played out in group feeding animals.

Given that our experimental apparatus prevented more than one bird to get access to the food at a time and that social pairs scrounged each other preferably, we found logically that the number of aggressive interactions was also significantly higher between social partners. Males in particular were more aggressive than females and initiated more aggressions towards their social partner than towards any other group member. However, they did so with a reduced intensity of aggression compared to those directed towards any other group member. Different results have been found by Lefebvre and Henderson (1986). They examined the resource defense and priority of access to the mate in pigeons (*Columbia livia*). They found that birds, especially males who tended to be more aggressive, like in our study, patrolled the surroundings of a food patch and blocked access to the other birds while their social partner was feeding. Our results did not reveal this kind of cooperation between members of a social pair probably because, contrary to Lefebvre and Henderson's (1986) study, the amount of food available to the birds was not very large, causing a strong competition among group members.

Although the mean proportion of producers and scroungers did not vary among the four experimental treatments, the level of consistency in the use of the tactics was highly variable among individuals. Indeed, we found that 13 out of the 27 birds showed a high level of inconsistency (i.e. standard deviation larger than 0.20), while the other 14 birds were very consistent in their tactic use (i.e. standard deviation smaller than 0.20). Furthermore, amongst these 14 consistent birds, half played mainly the producer tactic while the other half played mainly the scrounger tactic. Thus, our results suggest that all consistent individuals within a group would not be confined to the same tactic. It is generally assumed that a high consistency reflects phenotypic constraints (Beauchamp 2001; Neff & Sherman 2004). Because in our study, we found no difference between males and females, producer and scrounger tactic use would not be constrained by sex differences in zebra finches. On the other hand, the observed differences in tactic use among constituent individuals could reflect different personality traits. Supporting this finding, a recent study with barnacle geese (*Branta leucopsis*) found evidence that shy individuals tended to scrounge more frequently than bolder individuals (Kurvers et al. 2010). Given that behavioural syndromes often lead to lower phenotypic plasticity like what we found with our birds (Wolf et al. 2007; Sih et al. 2004), it would be interesting in a future study to see if zebra finch are also subject to this kind of behavioural syndrome.

In conclusion, our study highlights the importance of considering the level of resource defendability in experimental tests of the PS game as several factors such as predation risk can have different effects on the frequency of scroungers, and hence

on the rate of prey capture, depending on the degree of food monopolization (Dubois & Giraldeau 2005). Furthermore, although we found that the mean proportion of producers and scroungers was not different when the groups were composed of social or experimental pairs, the birds tended to join more frequently the food discoveries made by their social partner rather than by any other group member. Further studies are needed to better determine the reasons underlying this kind of behaviour.

3.6. ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by grants awarded to F. Dubois from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Fond Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies. M.-C. Desjardins received financial support through a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada scholarship. The research presented here was carried out under animal care permit 07-139 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care.

3.7. REFERENCES

- Alberts, S. C., Altmann, J. & Wilson, M. L. 1996. Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, **51**, 1269-1277.
- Barrette, M. & Giraldeau, L.-A. 2006. Prey crypticity reduced the proportion of group members searching for food. *Animal Behaviour*, **71**, 1183-1189.
- Beauchamp, G. 2000a. Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches. *Behaviour*, **137**, 301-314.
- Beauchamp, G. 2000b. The effect of prior residence and pair bond on scrounging choices in flocks of zebra finches, *Taenopygia guttata*. *Behavioural Processes*, **52**, 131-140.
- Beauchamp, G. 2001. Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 540-544.
- Beauchamp, G. 2006. Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: Role of foraging efficiency and dominance. *Ethology*, **112**, 873-878.
- Beauchamp, G. 2007. Effect of group size on feeding rate when patches are exhaustible. *Ethology*, **113**, 57-61.
- Beauchamp, G. 2008. A spatial model of producing and scrounging. *Animal Behaviour*, **76**, 1935-1942.
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. & Lavoie, M. 2001. Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal Behaviour*, **61**, 895-903.
- Coolen, I. 2002. Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 232-238.
- Coolen, I. & Giraldeau, L.-A. 2003. Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in nutmeg mannikins, *Lonchura punctulata*. *Animal Behaviour*, **66**, 657-664.
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. & Vickery, W. 2007. Scrounging behavior regulates population dynamics. *Oikos*, **116**, 533-539.
- Dubois, F. & Giraldeau, L.-A. 2005. Fighting for resources: The economics of defense and appropriation. *Ecology*, **86**, 3-11.

- Giraldeau, L.-A. & Beauchamp, G.** 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 102-106.
- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T.** 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A. & Livoreil, B.** 1998. Game theory and social foraging. In: *Game Theory and Animal Behaviour* (Ed. by L.A. Dugatkin and H. K. Reeve), p. 16-37. New York: Oxford University Press.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. & Beauchamp, G.** 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34 (4)**, 251-256.
- Giraldeau, L.-A., Hogan, J. A. & Clinchy, M. J.** 1990. The payoffs to producing and scrounging - What happens when patches are divisible. *Ethology*, **85**, 132-146.
- Grant, J. W. A.** 1993. Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, **23**, 137-153.
- Grant, J. W. A. & Guha, R. T.** 1993. Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behavioral Ecology*, **4**, 293-296.
- Hansen, A. J.** 1986. Fighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. *Ecology*, **67(3)**, 787-797.
- Johnson, C. A., Grant, J. W. A. & Giraldeau, L.-A.** 2004. The effect of patch size and competitor number on aggression among foraging house sparrows. *Behavioral Ecology*, **15**, 412-418.
- Kurvers, R., Prins, H., Wieren, S., van Oers, K., Nolet, B. & Ydenberg, Y.** 2010. The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**, 601-608.
- Lefebvre, L. & Henderson, D.** 1986. Resource defense and priority of access to food by the mate in pigeons. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **64**, 1889-1892.
- Morand-Ferron, J., Giraldeau, L.-A. & Lefebvre, L.** 2007. Wild Carib grackles play a producer-scrounger game. *Behavioral Ecology*, **18**, 916-921.

- Mottley, K. & Giraldeau, L.-A.** 2000. Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibria. *Animal Behaviour*, **60**, 341-350.
- Neff, B. D. & Sherman P. W.** 2004. Behavioral syndromes versus darwinian algorithms. *Trends in Ecology and Evolution*, **19(12)**, 621–622.
- Robb, S. E. & Grant, J. W. A.** 1998. Interactions between the spatial and temporal clumping of food affect the intensity of aggression in Japanese medaka. *Animal Behaviour*, **56**, 29-34.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. & Ziemba, R. E.** 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, **79(3)**, 241–277.
- Sirota, E.** 2000. An evolutionarily stable strategy for aggressiveness in feeding groups. *Behavioral Ecology*, **11**, 351-356.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L. A., Templeton, J. J., Kramer, D. L. & Chapman, C. A.** 1991. Producers, scroungers, and group foraging. *American Naturalist*, **137**, 847-863.
- Wolf, M., Sander van Doorn, G., Leimar, O. & Weissing, F. J.** 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, **447**, 581-584.
- Zann, R. A.** 1996. *The zebra finch*. Oxford, New York: Oxford University Press.

CHAPITRE 4 :

DISCUSSION

4.1. LES GRANDES LIGNES

L'objectif principal de l'étude effectuée dans le cadre de cette maîtrise était d'explorer les effets potentiels du niveau de défense des ressources et des liens de couple sur le jeu P-C. Le protocole de l'étude a été construit afin de répondre spécifiquement à ce but. Il nous a notamment permis d'étudier séparément les conséquences de la défense des ressources et des liens sociaux sur le jeu P-C. Il nous a aussi été possible de voir les effets de la défense des ressources au sein des couples ainsi que l'uniformité des individus dans l'utilisation des tactiques producteur et charardeur. La variété et la pertinence des résultats obtenus nous permettent de dire que l'objectif de cette maîtrise a été rempli.

Plusieurs résultats intéressants ont été obtenus et de ceux-ci nous pouvons tirer quelques grandes lignes. Premièrement, nos deux paramètres à l'étude n'ont pas eu des effets similaires sur les fréquences des deux tactiques du jeu P-C et leurs importances relatives ne sont pas comparables. De fait, nous avons trouvé que la défense des ressources avait des conséquences sur les fréquences prédites à l'équilibre des tactiques producteur et charardeur. En réalité, nous avons trouvé qu'en présence de conditions favorisant la défense des ressources, la fréquence des individus optant pour la tactique charardeur ne s'accroissait pas avec une augmentation de la taille du groupe. Voilà un résultat novateur qui va à l'encontre du jeu P-C original (Vickery et al. 1991), qui prédit que les charardeurs devraient augmenter en fréquence avec la taille du groupe. En revanche, nous n'avons trouvé aucun effet des liens de couple sur les fréquences d'utilisation des tactiques. Nous croyions que la proximité des deux

partenaires sociaux ainsi qu'un chapardage préférentiel entre eux ferait diminuer de façon notable la part au découvreur et de ce fait, pouvait augmenter la proportion de chapardeurs. Nos résultats n'ont pas pu confirmer cette hypothèse. Toutefois, il n'est pas impossible qu'une telle hypothèse se voit appuyée dans un contexte plus naturel, où les distances entre les individus d'un groupe sont plus grandes. De fait, cela pourrait créer un avantage de chapardage pour les membres d'un couple qui se trouvent près l'un de l'autre.

Si les liens du couple n'ont pas entraîné des conséquences sur les fréquences d'utilisation des tactiques de recherche de nourriture au sein du groupe, ils ont tout de même provoqué des différences notables au niveau des comportements observés. Effectivement, nous avons trouvé que les partenaires d'un couple avaient tendance à se chaparder davantage entre eux. Cette conclusion fort intéressante aurait pu être davantage appuyée si notre effectif avait été plus grand. Par ailleurs, nos résultats ont aussi révélé que les mâles agressaient leur partenaire social plus fréquemment que leurs compères expérimentaux. Malgré le fait que les agressions envers les partenaires femelles étaient d'intensité moindre que celles envers les compères expérimentaux, ce résultat est quand même quelque peu paradoxal. Toutefois, il pourrait être imputable à notre dispositif qui rendait les agressions nécessaires lors d'un chapardage. Il serait fort intéressant de créer un dispositif où les agressions ne sont pas obligatoires pour une des deux tactiques et de déterminer si, dans ce cas de figure, les mâles agressent aussi davantage leur partenaire social par rapport à leurs compères expérimentaux.

Malgré les effets respectifs des deux facteurs à l'étude, une chose reste constante : les oiseaux montraient de fortes variations individuelles dans leur comportement de recherche de nourriture. En effet, nous avons trouvé que la plupart des individus démontraient une utilisation inconstante des tactiques producteur et charpateur. Cette irrégularité d'utilisation variait entre 0% et 58%. Toutefois, étant donné que près de la moitié des oiseaux se trouvaient en dessous de la valeur de 20% d'inconstance, il semblerait que les diamants mandarins utilisés lors de l'étude démontrent davantage une uniformité d'utilisation des tactiques du jeu P-C. Puisqu'une grande constance d'utilisation des tactiques peut être due à une contrainte bloquant potentiellement la flexibilité comportementale chez cette espèce, l'exploration de cette avenue devient fort intéressante.

Maintenant que nous sommes munis d'une image globale des résultats du projet, il importe de réitérer l'intérêt principal de celui-ci. L'intention derrière cette maîtrise était de démontrer empiriquement les effets potentiels de deux paramètres, à savoir le niveau de défense des ressources et les liens sociaux, sur le jeu P-C. Que des effets aient été trouvés ou non importe peu. Le but était principalement de découvrir s'il y avait des effets. Et si oui, de quelle nature et importance ils étaient. Puisque plusieurs résultats intéressants et non-négligeables ont été obtenus, il est dorénavant important de les considérer dans toute étude future en approvisionnement social.

4.2. LIMITATIONS ET CRITIQUES

4.2.1. LES DIFFICULTÉS À TRAVAILLER AVEC UN MODÈLE

Conduire une étude en s'appuyant sur un modèle théorique comporte des avantages, mais aussi des inconvénients. S'il est aisé d'établir quelles hypothèses sont intéressantes à tester, il est plus difficile d'élaborer un protocole expérimental respectant toutes les prémisses fixées dans un modèle. Nous avons bel et bien rencontré cette difficulté durant notre étude. Pour des raisons imputables à l'atteinte de la satiété par les sujets lors des tests ou pour des raisons logistiques, nous n'avons pas pu utiliser certaines des valeurs fixées par le modèle. C'est notamment le cas pour le nombre de graines par parcelle qui était fixé à 30 dans le modèle. Cette quantité ne nous aurait pas permis d'effectuer jusqu'à huit tests dans une même journée car les oiseaux n'auraient plus eu faim au bout de seulement quelques tests. Leur motivation pour jouer le jeu aurait donc été nulle. Dû à cette discordance de valeurs entre la théorie et l'expérience, il devient alors parfois difficile d'interpréter certains résultats. Ce genre de situation s'est déjà produit dans une autre étude (Wu et Giraldeau 2005). Compte tenu que les auteurs n'avaient pas respecté toutes les conditions établies dans leur modèle de référence, ils n'avaient pas pu, eux non plus, conclure sur une partie de leurs résultats. En outre, certains modèles, malgré leur pertinence et leur validité, sont aussi beaucoup trop simplistes, ce qui rend leur appui empirique difficile.

4.2.2. ABSENCE DE VARIATION DU NIVEAU D'AGRESSION

Tel que mentionné précédemment (Chapitre 1, p. 18 et 24), le modèle de Dubois et Giraldeau (2005) prédit que les fréquences d'agression devraient suivre une relation

en forme de dôme inversé par rapport à la taille du groupe. Toutefois, pour des raisons de logistiques, nous avons été contraints de faire notre étude avec seulement deux tailles de groupe différentes. Bien évidemment, cette contrainte ne nous a pas permis d'obtenir la relation prévue. Néanmoins, le modèle de Dubois et Giraldeau (2005) prédisait une augmentation des fréquences d'agression entre les groupes de quatre et huit individus, ce qui ne s'est pas reflété dans nos résultats. Toutefois, tel que démontré par les tests de puissance et de taille effective réalisés (Chapitre 3, p. 51), une taille d'échantillon plus grande nous aurait probablement permis d'obtenir ce genre de résultat. De plus, nous avons aussi dû composer avec certaines difficultés rencontrées lorsqu'il est question de travailler avec un modèle. De fait, compte tenu que la richesse des parcelles et la part au découvreur de notre expérience ne correspondaient pas aux valeurs fixées dans le modèle, il nous est impossible de conclure réellement sur cette divergence entre nos résultats et les prédictions du modèle. Sachant que plus les parcelles de nourriture sont riches, plus elles causent de l'interférence ou de l'agression entre les sujets (Johnson et al. 2006), le fait que nos parcelles étaient moins riches que celles du modèle peut avoir entraîné un plus faible taux d'agression que ce qui était prévu, et pourrait expliquer notre absence de variation dans les fréquences d'agression aux tailles de groupe choisies. Il va de soi que si nous avions pu faire l'étude avec au moins trois tailles de groupe différentes, il aurait aussi été plus aisé de conclure sur cet aspect du projet.

4.2.3. COMPARAISON AVEC UN TRAITEMENT SANS DÉFENSE DES RESSOURCES

Le modèle de Dubois et Giraldeau (2005) sur lequel certaines des prédictions de cette étude étaient basées, est très complet et complexe. Cela augmente le degré de difficulté lorsqu'il est question de vouloir en tester les prédictions. Ceci étant dit, l'ultime but de notre étude n'était pas de vérifier intégralement ce modèle puisque nous voulions aussi étudier l'effet des liens sociaux sur le jeu P-C, paramètre aucunement adressé dans le modèle de Dubois et Giraldeau (2005). De ce fait, les résultats obtenus concernant l'effet de la taille du groupe sur les fréquences d'utilisation des tactiques producteur et charpateur dans un contexte de défense des ressources sont moins convaincants que si nous avions seulement testé ce paramètre dans une étude n'en faisant varier aucun autre. Le résultat obtenu va tout de même dans le sens des prédictions du modèle. Par contre, pour que ce résultat soit plus percutant et convaincant, il aurait fallu doubler les conditions expérimentales pour inclure un traitement sans les auvents sur la planche d'alimentation, ce qui aurait présenté une situation où les ressources n'étaient plus économiquement défendables. Munies d'une telle comparaison, nous aurions réellement pu conclure sur l'effet de la défense des ressources sur le jeu P-C. Considérant le fait que la durée normale d'une maîtrise est de deux ans seulement et que les manipulations étaient déjà exhaustives (5 mois à raison de 6 jours par semaine), ce traitement supplémentaire n'a pas pu être effectué dans le cadre de ce projet.

4.2.4. CHOIX DE L'ESPÈCE

Pour ce projet, nous n'avons pas eu la liberté de choisir l'espèce à l'étude. En effet, toutes les études effectuées jusqu'à date avec des oiseaux au laboratoire de Frédérique Dubois se sont faites avec des diamants mandarins. Nous croyons toutefois que les résultats de notre étude auraient pu être plus tranchés si nous avions pu la conduire avec une espèce initialement plus agressive que le diamant mandarin (voir références Chapitre 3, p 46, section *Apparatus*). Par exemple, le moineau domestique est plus souvent utilisé dans des études où de l'interférence entre les oiseaux est observée car cette espèce tend à être plus agressive (Liker et Barta 2002; Johnson et al. 2006). Si l'expérience avait été réalisée avec une espèce plus agressive, les comportements agonistiques entre les individus auraient pu être plus naturels et spontanés, au lieu d'être favorisés par le dispositif expérimental.

4.2.5. GAINS ALIMENTAIRES INCONNUS

Considérant qu'à l'équilibre, les deux tactiques du jeu P-C sont censées apporter le même rendement, il aurait été fort intéressant de connaître leurs gains alimentaires respectifs lors de nos tests. Cela nous aurait permis de voir si le rendement des deux tactiques était réellement équivalent suite à la période d'entraînement de nos sujets. Même si certaines études ont démontré que les gains des deux tactiques étaient égaux à l'équilibre (Mottley et Giraldeau 2000; Morand-Ferron et al. 2007), il se peut que l'introduction de nos facteurs ait fait varier les gains alimentaires des producteurs et des charpateurs. Si tel est le cas, il aurait été utile de connaître les gains individuels des sujets durant les tests afin de conclure sur cette prémisse du jeu. Toutefois, étant

donné la multitude de données récoltées lors des tests, l'ajout du calcul des gains alimentaires aurait alourdi énormément des manipulations qui étaient déjà extensives.

4.2.6. GÉNÉRALISATION DES RÉSULTATS

La généralisation des résultats est toujours un sujet difficile à aborder lorsqu'une étude est effectuée avec une espèce en particulier. Si nos résultats ne pourront probablement pas être directement calqués sur une autre espèce, ils sont quand même généralisables. De fait, nos résultats concernant les liens de couples pourraient être comparés avec ceux d'une autre espèce aviaire ayant un régime de reproduction monogame similaire à celui du diamant mandarin. En ce qui concerne les résultats sur la défense des ressources, ils peuvent être variables. Toutefois, une ligne directrice demeure : le niveau de défense des ressources affecte considérablement le jeu P-C. Il ne serait pas surprenant d'obtenir des résultats similaires aux nôtres avec une espèce présentant le même genre de compétition alimentaire.

4.3. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Les nombreux résultats obtenus dans le cadre de ce projet de maîtrise ouvrent la voie à de nouvelles études en approvisionnement social et ainsi renouvèlent cette branche de l'écologie comportementale déjà très diversifiée.

4.3.1. LES EFFETS DE LA PRÉDATION DANS LE JEU P-C AGRESSIF

Si dans le jeu P-C classique, les risques de prédation ne semblent pas affecter les proportions de producteurs et de charpateurs (Barta et Giraldeau 2000; Coolen et

Giraldeau 2003; Ha Robinette et Ha 2003), la situation est différente dans le jeu P-C agressif. Effectivement, la prédiction du modèle de Dubois et Giraldeau (2005) concernant les effets du risque de prédation sur le jeu est restée non testée. Le modèle est basé sur l'hypothèse que s'engager dans un combat peut augmenter les chances d'être victime de prédation dû à un manque de vigilance (Jakobsson et al. 1995; Brick 1998). Donc, si le risque de prédation augmente, le modèle prédit qu'il y aura moins de chapardeurs qui tenteront une appropriation agressive des ressources. Ceci fera alors augmenter la proportion de producteurs. Cette prédiction du modèle demeure sans appui empirique jusqu'à date. Puisque cette prédiction est contraire aux autres concernant le jeu P-C et la prédation (Barta et Giraldeau 2000; Coolen et Giraldeau 2003), il serait très intéressant de la tester et ainsi d'approfondir cette voie de recherche en approvisionnement social.

4.3.2. L'APPROVISIONNEMENT SOCIAL ENTRE INDIVIDUS APPARENTÉS

Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés aux liens de couple qui unissaient nos sujets et nous nous sommes posé des questions sur l'effet que cela pouvait avoir sur le jeu P-C et sur la défense des ressources en approvisionnement social. Des questions similaires peuvent se poser mais avec des individus apparentés au lieu d'individus en couples. Justement, une récente étude, menée avec des moineaux domestiques, a voulu connaître l'effet de l'apparentement des sujets sur les comportements d'approvisionnement social (Tóth et al. 2009). En se basant sur la sélection de parentèle développée par Hamilton (1964), ils trouvent que les moineaux vont éviter de chaparder un individu qui leur est apparenté si ce chapardage est

couteux pour l'individu exploité. Toutefois, malgré la détection d'un certain effet du sexe et de la dominance des sujets sur le chapardage entre apparentés, cette étude n'a pas pu conclure sur ces facteurs. Il y est suggéré, et nous sommes aussi de cet avis, que de plus amples études sont nécessaires pour mieux comprendre les comportements sociaux entre individus apparentés.

4.3.3. LA COOPÉRATION DES PARTENAIRES SOCIAUX DANS UN CONTEXTE ALIMENTAIRE COMPÉTITIF

Il reste beaucoup à faire en ce qui concerne les relations existantes entre les membres d'un couple monogame. Nous croyons seulement avoir effleuré le sujet. Notamment, une étude récemment conduite dans le laboratoire de Frédérique Dubois, utilisant aussi des couples de diamants mandarins, vient tout juste d'être publiée (St-Pierre et al. 2009). Elle traite de la coopération, dans un Dilemme du Prisonnier Itéré, entre les individus membres d'un même couple, et la compare à la coopération entre compères expérimentaux. Cette étude démontre que l'établissement de liens durables, tels que ceux retrouvés dans un couple, favorise la coopération dans ce contexte. À cet égard, nous croyons qu'une telle étude ouvre la voie à l'exploration des comportements de coopération lors de l'approvisionnement social. Ainsi, un prochain projet pourrait étudier la coopération des partenaires sociaux dans un contexte alimentaire compétitif. Certains facteurs comme la présence de descendants, la stabilité du couple ou le taux de succès reproducteur, pourraient être à l'étude et amener des résultats très intéressants.

4.3.4. LES SYNDROMES COMPORTEMENTAUX ET LES STRATÉGIES DE RECHERCHE DE NOURRITURE

De nos jours, nous entendons de plus en plus parler des syndromes comportementaux ou des personnalités chez les animaux (Sih et al. 2004a; Sih et al. 2004b; Stapley et Keogh 2005; Moretz et al. 2007; Wolf et al. 2007). Nous croyons que nos résultats pourraient aussi être un point de départ pour bâtir une étude sur les syndromes comportementaux pouvant être présents en approvisionnement social. Malgré le fait que le but premier de notre projet n'était pas d'évaluer l'uniformité comportementale des sujets, notre protocole nous a quand même permis de tirer quelques conclusions à ce sujet. Effectivement, nous avons pu voir que les individus présentaient une certaine variabilité dans leur utilisation des tactiques producteur et charpateur (Chapitre 3, p. 51 et 59). Toutefois, cette variabilité était très irrégulière : certains individus étaient très constants dans leur utilisation des tactiques producteur ou charpateur et d'autres l'étaient peu. Cette constatation nous laisse croire qu'un certain mécanisme régit cette variation dans l'utilisation des stratégies de recherche de nourriture. De fait, il serait intéressant d'étudier la possibilité d'un syndrome comportemental dans l'utilisation d'une stratégie particulière. Notamment, une étude récemment publiée a trouvé un effet de la personnalité sur l'utilisation des tactiques producteur et charpateur chez la bernache nonnette (*Branta leucopsis*) (Kurvers et al. 2010). Ils ont trouvé que les individus farouches sont plus enclins à utiliser la tactique charpateur que les individus plus hardis. Puisque certaines études ont trouvé que les individus agressifs étaient souvent plus actifs et/ou plus hardis (Koolhaas et al. 1999; Bell et Stamps 2004; Sih et al. 2004a; Moretz et al 2007) et que la tactique producteur

est plus encline au risque (Caraco et Giraldeau 1991; Barta et Giraldeau 2000; Giraldeau et Caraco 2000; Wu et Giraldeau 2005), il serait intéressant de voir s'il existe un lien ou une corrélation entre l'utilisation de la tactique producteur, l'agressivité et la propension à prendre des risques, et ce dans une seule et même étude.

4.4. UNE ÉTUDE INTÉGRATIVE DU COMPORTEMENT

La science repousse toujours plus loin ses limites. Il va donc de soi que le domaine de l'écologie comportementale en fasse de même. L'étude conduite dans le cadre de cette maîtrise s'est voulue intégrative. De fait, tout en se basant sur le modèle reconnu du jeu P-C, nous avons voulu y intégrer des paramètres qui viennent le rendre plus réaliste et complexe. De plus en plus, nous voyons des publications qui ont cette optique. Nous croyons qu'il est important que des modèles théoriques toujours plus complets soient développés et que des études de terrains ou de laboratoire suivent peu de temps après afin de tenter d'appuyer ces nouvelles prédictions. Avec une telle vision, notre compréhension du comportement animal ne peut que s'accroître.

Malgré sa grande beauté, qui réside à la fois dans sa simplicité et sa complexité, la nature nous dévoile peu à peu ses secrets à travers les gens qui l'étudient avec acharnement et passion.

BIBLIOGRAPHIE

- Alberts, S. C., Altmann, J. & Wilson, M. L.** 1996. Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, **51**, 1269-1277.
- Auster, P.J.** 2008. Variation in search and predatory attack strategies of shark mackerel *Grammatorcynus bicarinatus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **88(4)**, 847-849.
- Barnard, C. J. & Sibly, R. M.** 1981. Producers and Scroungers - A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, **29**, 543-550.
- Barrette, M. & Giraldeau, L.-A.** 2006. Prey crypticity reduced the proportion of group members searching for food. *Animal Behaviour*, **71**, 1183-1189.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A.** 1998. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 217-223.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A.** 2000. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: A state-dependent dynamic game analysis. *American Naturalist*, **155**, 570-582.
- Barter, M. & Rush, M.** 1992. Leg-flagging in Australia. Why and How? *Stilt*, **20**, 23-26.
- Beauchamp, G.** 2000a. Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches. *Behaviour*, **137**, 301-314.
- Beauchamp, G.** 2000b. The effect of prior residence and pair bond on scrounging choices in flocks of zebra finches, *Taenopygia guttata*. *Behavioural Processes*, **52**, 131-140.
- Beauchamp, G.** 2001a. Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **79**, 540-544.
- Beauchamp, G.** 2001b. Should vigilance always decrease with group size? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 47-52.
- Beauchamp, G.** 2006. Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: Role of foraging efficiency and dominance. *Ethology*, **112**, 873-878.

- Beauchamp, G.** 2007. Effect of group size on feeding rate when patches are exhaustible. *Ethology*, **113**, 57-61.
- Bell, A. M. & Stamps, J. A.** 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, **68**, 1339-1348.
- Birkhead, T. R., Burke, T., Zann, R., Hunter, F. M. & Krupa, A. P.** 1990. Extra-pair paternity and intra-specific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA finger- printing. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **27**, 315-324.
- Bitetti, M.S. & Janson C.H.** 2001. Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **62**, 47-56.
- Blondel, J., Perret, P. & Galan, M. J.** 2000. High divorce rates in Corsican blue tits: how to choose a better option in a harsh environment. *Oikos*, **89**, 451-460.
- Brick, O.** 1998. Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, **56**, 309-317.
- Campan, R. & Scapini, F.** 2002. *Éthologie: Approche systématique du comportement*. Bruxelles: Éditions De Boeck Université.
- Caraco, T. & Pulliam, R.** 1984. « Sociality and survivorship in animals exposed to predation », dans Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud W.S., éditeurs, *A New Ecology : Novel Approaches to Interactive Systems*, p. 179-309. New York: Wiley Interscience.
- Caraco, T. & Giraldeau, L.-A.** 1991. Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology*, **153**, 559-583.
- Clark, C. W. & Mangel, M.** 1984. Foraging and flocking strategies - Information in an uncertain environment. *American Naturalist*, **123**, 626-641.
- Coolen, I.** 2002. Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 232-238.
- Coolen, I. & Giraldeau, L.-A.** 2003. Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in nutmeg mannikins, *Lonchura punctulata*. *Animal Behaviour*, **66**, 657-664.

- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. & Lavoie, M. 2001. Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal Behaviour*, **61**, 895-903.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. 2005. *Écologie comportementale : Cours et questions de réflexion*. Paris: Dunod.
- Dubois, F. & Cézilly, F. 2002. Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **52**, 357-364.
- Dubois, F. & Giraldeau, L.-A. 2003. The forager's dilemma: Food sharing and food defense as risk-sensitive foraging options. *American Naturalist*, **162**, 768-779.
- Dubois, F. & Giraldeau, L.-A. 2005. Fighting for resources: The economics of defense and appropriation. *Ecology*, **86**, 3-11.
- Dubois, F., Cézilly, F. & Pagel, M. 1998. Mate fidelity and coloniality in waterbirds: a comparative analysis. *Oecologia*, **116**, 433-440.
- Dubois, F., Giraldeau, L.-A., Hamilton, I. M., Grant, J. W. A. & Lefebvre, L. 2004. Distraction sneakers decrease the expected level of aggression within groups: A game-theoretic model. *American Naturalist*, **164**, E32-E45.
- Dyer, J.R.G., Croft, D.P., Morrell, L.J. & Kraus, J. 2009. Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behavioral Ecology*, **20**, 165-171.
- Giraldeau, L.-A. & Gillis, D. 1985. Optimal group size can be stable : A reply to Sibly. *Animal Behaviour*, **33**, 666-667.
- Giraldeau, L.-A. 1988. « The stable group and the determinants of foraging group size », dans Slobodchikoff, C. N., éditeurs, *The Ecology of Social Behaviour*, p. 33-53. New York: Academic Press.
- Giraldeau, L.-A. & Livoreil, B. 1998. « Game theory and social foraging », dans Dugatkin, L.A. et Reeve, H. K., éditeurs, *Game Theory and Animal Behaviour*, p. 16-37. New York: Oxford University Press.
- Giraldeau, L.-A. & Beauchamp, G. 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 102-106.
- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A., Hogan, J. A. & Clinchy, M. J. 1990. The payoffs to producing and scrounging - What happens when patches are divisible. *Ethology*, **85**, 132-146.

- Giraldeau, L.-A., Soos, C. & Beauchamp, G.** 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34** (4), 251-256.
- Goodenough, J., McGuire, B. & Wallace, R. A.** 1993. *Perspectives on Animal Behavior*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Grant, J. W. A.** 1993. Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, **23**, 137-153.
- Grant, J. W. A. & Guha, R. T.** 1993. Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behavioral Ecology*, **4**, 293-296.
- Ha Robinette, R. & Ha, J. C.** 2003. Effects of ecology and prey characteristics on the use of alternative social foraging tactics in crows, *Corvus caurinus*. *Animal Behaviour*, **66**, 309-316.
- Hamilton, W. D.** 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- Hamilton, I.M. & Dill, L.M.** 2003. Group foraging by a kleptoparasitic fish : a strong inference test of social foraging models. *Ecology*, **84**(12), 3349–3359.
- Hansen, A. J.** 1986. Fighting behaviour in bald eagles: a test of game theory. *Ecology*, **67**(3), 787-797.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M.** 1988. Fighting for food: a dynamic version of the Hawk-Dove game. *Evolutionary Ecology*, **2**, 51-64.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M.** 1991. Evolutionarily stable strategies in the repeated hawk-dove game. *Behavioral Ecology*, **2**, 219-227.
- Jakobsson, S., Brick, O. & Kullberg, C.** 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour*, **49**, 235-239.
- Jeschke, J. M., Wanless, S., Harris, M. P. & Kokko, H.** 2007. How partnerships end in guillemots *Uria aalge*: chance events, adaptive change, or forced divorce? *Behavioral Ecology*, **18**, 460-466.
- Johnson, C. A., Grant, J. W. A. & Giraldeau, L.-A.** 2004. The effect of patch size and competitor number on aggression among foraging house sparrows. *Behavioral Ecology*, **15**, 412-418.

- Johnson, C. A., Giraldeau, L.-A. & Grant, J. W. A.** 2006. Intensity of interference affects the distribution of house sparrows, *Passer domesticus*, at food patches. *Animal Behaviour*, **71**, 965-970.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W. & Blokhuis, H. J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behaviour and stress physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **23**, 925-935.
- King, A.J., Isaac, N.J.B. & Cowlshaw, G.** 2009. Ecological, social, and reproductive factors shape producer–scrounger dynamics in baboons. *Behavioral Ecology*, **20**, 1039–1049.
- Kurvers, R., Prins, H., Wieren, S., van Oers, K., Nolet, B. & Ydenberg, Y.** 2010. The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**, 601-608.
- Lefebvre, L. & Henderson, D.** 1986. Resource Defense and Priority of Access to Food by the Mate in Pigeons. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **64**, 1889-1892.
- Lendvai, A. Z., Barta, Z., Liker, A. & Bókony, V.** 2004. The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**, 2467–2472.
- Liker, A. & Barta, Z.** 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour*, **139**, 1061-1076.
- Maynard Smith, J. & Price, G. R.** 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, **246**, 15-18.
- Maynard Smith, J.** 1976. Evolution and the theory of games. *American Scientist*, **64**, 41-45.
- Maynard Smith, J.** 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Møller, A. P. & Ninni, P.** 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 345-358.
- Møller, A. P. & Tegelström, H.** 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 353-360.
- Morand-Ferron, J. & Giraldeau, L.-A.** 2010. Learning behaviorally stable solutions to producer-scrounger games. *Behavioral Ecology*, **21**, 343-348.

- Morand-Ferron, J., Giraldeau, L.-A. & Lefebvre, L.** 2007. Wild Carib grackles play a producer-scrounger game. *Behavioral Ecology*, **18**, 916-921.
- Moretz, J. A., Martins, E. P. & Robison, B. D.** 2007. Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology*, **18**, 556-562.
- Mottley, K. & Giraldeau, L.-A.** 2000. Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibria. *Animal Behaviour*, **60**, 341-350.
- Orell, M., Rytkonen, S. & Koivula, K.** 1994. Causes of divorce in the monogamous willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Animal Behaviour*, **48**, 1143-1154.
- Orians, G. H.** 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, **103**, 589-603.
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Laurila, A., Rita, H. & Metcalfe, N. B.** 1996. Producers, scroungers and foraging group structure. *Animal Behaviour*, **51**, 171-175.
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Hirvonen, H. & Barnard, C. J.** 1998. Producers, scroungers and the price of a free meal. *Animal Behaviour*, **55**, 737-744.
- Robb, S. E. & Grant, J. W. A.** 1998. Interactions between the spatial and temporal clumping of food affect the intensity of aggression in Japanese medaka. *Animal Behaviour*, **56**, 29-34.
- Sibly, R. M.** 1983. Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour*, **31**, 947-948.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. & Ziemba, R. E.** 2004a. Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, **79(3)**, 241-277.
- Sih, A., Bell, A. M. & Johnson, J. C.** 2004b. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, **19(7)**, 372-378.
- Silcox, A. P. & Evans, S. M.** 1982. Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **30**, 1237-1243.
- Sirot, E.** 2000. An evolutionarily stable strategy for aggressiveness in feeding groups. *Behavioral Ecology*, **11**, 351-356.
- Stapley, J. & Keogh, J. S.** 2005. Behavioral syndromes influence mating systems: floater pairs of a lizard have heavier offspring. *Behavioral Ecology*, **16**, 514-520.

- St-Pierre, A., Larose, K. & Dubois, F.** 2009. Long-term social bonds promote cooperation in the Iterated Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **276**, 4223-4228.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, A. Z., Szabó, K., Péntzes, K. & Liker, A.** 2009. Effects of relatedness on social-foraging tactic use in house sparrows. *Animal Behaviour*, **77**, 337-342.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L.-A., Templeton, J. J., Kramer, D. L. & Chapman, C. A.** 1991. Producers, scroungers, and group foraging. *American Naturalist*, **137**, 847-863.
- Wagner, R. H.** 1992. The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills - How do females benefit? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **29**, 455-464.
- Weatherhead, P. J. & Boag, P. T.** 1995. Pair and extra-pair mating success relative to male quality in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology Sociobiology*, **37**, 81-91.
- Wolf, M., Sander van Doorn, G., Leimar, O. & Weissing, F. J.** 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, **447**, 581-584.
- Wu, G. M. & Giraldeau, L.-A.** 2005. Risky decisions: a test of risk sensitivity in socially foraging flocks of *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology*, **16**, 8-14.
- Zann, R. A.** 1996. *The zebra finch*. Oxford, New York: Oxford University Press.

ANNEXES



ANNEXE I

Identification des oiseaux par couleur

Rouge-Rouge

♀ 38
♂ 91-92

Vert-Vert

♀ 23
♂ 89

Bleu-Bleu

♀ 53
♂ 88

Gris-Gris

♀ 5
♂ 62

Gris-Rouge

♀ 22
♂ 8

Blanc-Blanc

♀ 18
♂ 41-42

Blanc-Rouge

♀ 33
♂ 95-96

Jaune-Jaune

♀ 64
♂ 3-4

Blanc-Jaune

♀ 24
♂ 12-15

Jaune-Bleu

♀ 93
♂ 1-2

Jaune-Rouge

♀ 2
♂ 63

Bleu-Vert

♂ 7-8
♀ 16

Jaune-Vert

♂ 71
♀ 6 (décès)

Gris-Bleu

♀ 4
♂ 39-40

Vert-Rouge

♀ 52
♂ 81-82

Blanc-Bleu

♀ 3 (décès)
♂ 31-36

ANNEXE II

Arrangement des groupes

Groupes 1 à 4 : 8 partenaires sociaux

Groupe 1 :

♀ 38 et ♂ 91-92

♀ 23 et ♂ 89

♀ 53 et ♂ 88

♀ 5 et ♂ 62

Groupe 2 :

♀ 22 et ♂ 8

♀ 18 et ♂ 41-42

♀ 64 et ♂ 3-4

♀ 33 et ♂ 95-96

Groupe 3 :

♀ 93 et ♂ 1-2

♀ 24 et ♂ 12-15

♀ 2 et ♂ 63

♀ 16 et ♂ 7-8

Groupe 4 :

♀ 4 et ♂ 39-40

♀ 33 et ♂ 95-96

♀ 38 et ♂ 91-92

♀ 52 et ♂ 81-82

Groupes 5 à 8 : 8 compères expérimentaux

Groupe 5 :

♀ 38; ♀ 22; ♀ 24; ♀ 6

♂ 89; ♂ 41-42; ♂ 1-2; ♂ 39-40

Groupe 6 :

♀ 23; ♀ 18; ♀ 93; ♀ 4

♂ 88; ♂ 95-96; ♂ 63; ♂ 81-82

Groupe 7 :

♀ 53; ♀ 33; ♀ 2; ♀ 52

♂ 62; ♂ 3-4; ♂ 7-8; ♂ 31-36

Groupe 8 :

♀ 5; ♀ 64; ♀ 16; ♀ 3

♂ 91-92; ♂ 8; ♂ 12-15; ♂ 71

Groupes 9 à 12 : 4 partenaires sociaux**Groupe 9 :**

♀ 53 et ♂ 88

♀ 4 et ♂ 39-40

Groupe 11 :

♀ 64 et ♂ 3-4

♀ 5 et ♂ 62

Groupe 10 :

♀ 18 et ♂ 41-42

♀ 6 et ♂ 71

Groupe 12 :

♀ 2 et ♂ 63

♀ 52 et ♂ 81-82

Groupes 13 à 16 : compères expérimentaux**Groupe 13 :**

♀ 38 et ♀ 18

♂ 7-8 et ♂ 71

Groupe 15 :

♀ 53 et ♀ 93

♂ 63 et ♂ 39-40

Groupe 14 :

♀ 24 et ♀ 4

♂ 62 et ♂ 8

Groupe 16 :

♀ 2 et ♀ 16

♂ 89 et ♂ 95-96

ANNEXE III

Date: 01-03-2008

Groupe: 2

Condition: 8 ois. Partenaires sociaux

Oiseau focal	Bousculade	Poursuite	Coup de bec	Producteur	Chapardeur	Agressions totales/test
♂8 Gris-Rouge Patch: 5-10-30-42		X←M√				PPBBC
♀64 Jaune Patch: 1-6-35-40			X←M√		X→P (N-A)	CBCC
♀18 Blanc Patch: 3-19-33-49			X←M	X		BBBBPPPB
♂95-96 Bla-rouge Patch: 9-14-22-29			X→M	X	X→P (N-A)	BCBB
♂41-42 Blanc Patch: 19-21-31-35	X←M√ X←F	X←M		X	X→M (B)	BBBBPPBBBB
♀22 Gris rouge Patch: 10-27-30-48			X←M X→M			BPCPC
♀33 Bla-rouge Patch: 10-16-25-31	X←P		X←P	X		CBBCCP
♂3-4 Jaune Patch: 2-9-21-35	X→P				X→M (N-A)	BB

Durée des tests:

1. 0:33
5. 0:69
2. 0:33
6. 0:53
3. 0:52
7. 0:26
4. 0:38
8. 0:23

Légende:

- (P): Agression ou chapardage avec le partenaire social
- (F): Agression ou chapardage avec un compère expérimental femelle
- (M): Agression ou chapardage avec un compère expérimental mâle
- (→): dirigé vers
- (←): reçu de
- (√): Répétition
- (N-A): Non-agressif

