

Université de Montréal

Variations interindividuelles dans l'utilisation d'information
publique et le niveau d'impulsivité : expériences chez le
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Par

Patricia Rosa

Département de Sciences biologiques

Faculté des Arts et sciences

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

Août, 2011

©Patricia Rosa, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Variations interindividuelles dans l'utilisation d'information publique et le niveau
d'impulsivité : expériences chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Présenté par :

Patricia Rosa

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Bernard Angers

président-rapporteur

Frédérique Dubois

directrice de recherche

Simon Reader

membre du jury

Résumé

Il y a de plus en plus de preuves que les animaux diffèrent de façon constante dans leur tendance à se servir de l'information sociale et de l'information personnelle, et ces différences interindividuelles sont corrélées avec des traits de personnalité tels que l'hardiesse et l'exploration. Le lien entre la personnalité et l'utilisation d'information sociale serait attribué au fait que les performances cognitives des individus affectent non seulement leur personnalité, mais aussi leur habileté à acquérir de l'information personnelle fiable.

La présente étude cherchait à déterminer si les femelles diamant mandarin qui ont tendance à se fier à l'information sociale dans des contextes de choix de partenaire et d'alimentation démontrent également un niveau de contrôle de soi plus faible, une mesure que nous avons utilisée pour évaluer leur capacité à discriminer entre deux alternatives.

Nous avons observé que les femelles plus impulsives ont une plus grande tendance à se servir de l'information sociale que celles qui démontrent un degré de contrôle de soi plus élevé. Ainsi, nos résultats suggèrent fortement que les différences individuelles dans les capacités cognitives auraient contribué à l'émergence et au maintien des personnalités animales.

Mots clés : Utilisation d'information sociale, contrôle de soi, différences interindividuelles, performances cognitives, personnalité animale

Abstract

There is increasing evidence that animals differ consistently in their tendency to weight social and personal information and these inter-individual differences have been found to correlate with personality traits, such as boldness or exploratory tendency. One reason that could explain the relationship between personality and social information use is that cognitive capacities of individuals affect both their personality and their ability to acquire reliable personal information.

Our study aimed to determine if female zebra finches that relied on social information in a mating and a foraging context also demonstrated a low level of self-control, used as a measure of their ability to discriminate accurately among alternatives.

Supporting our expectations, we found that the most impulsive females consistently relied on social information to a greater extent than those that demonstrated higher levels of self control. Thus, our findings strongly suggest that individual differences in cognitive abilities have contributed to the emergence and maintenance of animal personalities.

Keywords: Social information use, self-control, inter-individual differences, cognitive performances, animal personality

Table des matières

Résumé	iii
Abstract.....	iv
Tables des matières.....	v
Listes des figures	vii
Listes des sigles et abréviations	ix
Remerciements.....	x
Dédicace	xii
Chapitre 1	1
Introduction générale	1
Problématique	2
Personnalité.....	4
Hypothèses pour expliquer l'origine et le maintien des personnalités	8
Concept d'information publique	14
Utilisation de l'information publique dans un contexte alimentaire	15
Utilisation de l'information publique dans un contexte de choix de partenaire	17
Contrôle de soi et impulsivité.....	20
Objectifs et hypothèses de travail.....	23
Références	26
Chapitre 2	35
Individual differences in self-control predict social information use in zebra finches	35
Abstract	36
Introduction.....	37
Material and methods	40
Results.....	45
Discussion	48
Acknowledgements.....	51
References	52

Chapitre 3	57
Discussion et conclusions générales	57
Discussion	58
Variations interindividuelles dans l'imitation et l'impulsivité	58
Fiabilité de l'information personnelle et contrôle de soi	59
Capacités cognitives et utilisation de l'information sociale	60
Critiques et limitations	61
Conclusions générales	64
Références	66

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1. Schéma illustrant différents tracés de normes de réactions linéaires où chaque ligne représente un différent type d'individu présent dans la population. a) Aucune plasticité individuelle en fonction des facteurs environnementaux, mais il y a des différences entre les individus. b) Il y a de la plasticité en fonction des facteurs environnementaux, mais sans changement à l'ordre (l'environnement cause une augmentation de la valeur phénotypique du trait et les individus diffèrent de façon constante). c) Il y a plasticité et interactions avec l'environnement et l'ordre change (environnement cause des changements imprévisibles dans la valeur phénotypique des différents individus). d) Il y a plasticité et le trait réagit à l'environnement lorsqu'une valeur seuil est atteinte (un certain niveau critique d'une variable environnementale déclenche un changement dans le phénotype) (Dingemanse *et al.* 2010; Ghalambor *et al.* 2010).....6

Figure 2. Schéma représentant la sélection fréquence-dépendante dans la théorie des jeux. Dans le jeu faucon-colombe, le faucon est une tactique plus agressive et la colombe, passive. Les gains associés à chaque tactique vont dépendre de la fréquence à laquelle la tactique concurrente est utilisée. L'intersection des deux droites correspond à la fréquence évolutivement stable de faucon.....9

Figure 3. Schéma montrant comment des différences d'état interne peuvent maintenir des différences individuelles du comportement. L'individu représenté par la ligne pointillée commence avec moins de réserves que l'individu représenté par la ligne pleine. Au point 'a', l'individu avec les réserves plus faibles se rend à 'T1', le seuil en dessous duquel le risque de se nourrir seul est dépassé par le risque de mourir de faim. Lorsqu'il s'alimente, le seuil augmente à 'T2' pour l'individu avec plus de réserves puisqu'il est plus sécuritaire de s'alimenter en paire. Au point 'b', l'individu avec plus de réserves dépasse le seuil 'T2' et retourne au refuge se reposer. L'individu avec moins de réserves est maintenant au dessus du seuil 'T1' et y retourne donc aussi. Lorsque le succès d'approvisionnement et les coûts métaboliques pour les deux individus sont identiques, l'individu avec moins de réserves sera toujours plus enclin au risque en étant le premier à émerger du refuge et le dernier à y retourner (Rands *et al.* 2003; Dall *et al.* 2004).....11

Chapitre 2

Figure 1. Change in preferences for A. mating partner and B. food.....46

Figure 2. Relation between the females' tendency to use social information in a mating context and in a foraging context.....47

Figure 3. Influence of self-control on the average amplitude of change of female preferences.....48

Liste des sigles et abréviations

°C	Degré Celsius
cm	Centimètre
h	Heure
s	Seconde
SÉS	Stratégie évolutivement stable

Remerciements

Arrivée au terme de la rédaction de ce mémoire, il me fait grand plaisir d'exprimer mes remerciements et ma gratitude à tous ceux qui, par leurs enseignements, leurs conseils et leur soutien, m'ont aidée à sa réalisation.

D'abord, je désire faire part de ma reconnaissance à Frédérique Dubois, ma directrice de recherche, qui a partagé avec moi ses connaissances et ses expertises pendant le développement de mon mémoire. Merci pour ta présence, ton encadrement, tes conseils durant la production de ce projet. Merci d'avoir vu le potentiel en moi et mes capacités et de m'avoir appuyée dès le premier jour. Merci également de m'avoir financée durant la réalisation de cette maîtrise.

Une pensée particulière est adressée à mes collègues de laboratoire, que j'ai côtoyés quotidiennement. Alexandra Belzile, merci à toi pour ta continue présence, ton support moral et, surtout, pour le divertissement. Merci aussi pour tes encouragements durant les moments clés de la rédaction de ce mémoire. Je te souhaite du succès dans la continuation de ta maîtrise.

Je tiens à remercier Laure Cauchard et Mewen Le Hô pour leurs conseils avisés, et cela malgré leur emploi du temps chargé. Merci à toi, Laure, de m'avoir permis de t'accompagner en Suède pour tes recherches. Ce fût une expérience enrichissante qui m'a permis de découvrir de nouveaux aspects de ce domaine que j'apprécie tant. Merci à toi, Mewen, pour tout le soutien, surtout technique, que

tu m'as offert, particulièrement lors de l'élaboration de mon projet et de mes expériences.

Je souhaiterais manifester ma reconnaissance particulière à Karine Larose qui a bien voulu répondre patiemment et aimablement à mes nombreuses questions. Même suite à ton départ du laboratoire, tu n'as jamais cessé de m'encourager durant les moments difficiles.

I would like to express a special thanks to my friends back home. I know you do not always understand why I put myself through so much trouble, but you have never stopped supporting and encouraging me. You have all helped me by various means in the completion of this project. Through thick and thin, your faith in me has never wavered and has always been a great source of motivation.

Finalement, un grand merci à ma famille pour son appui inconditionnel. Merci à mes parents, Chantal et Denis, de m'avoir soutenue, poussée et encouragée lors des moments difficiles. La fierté que vous avez toujours exprimée envers mes réalisations a été une source de motivation importante pour moi. Vos conseils remplis de sagesse et d'amour m'ont permis de persévérer. Merci à ma grand-mère, qui, à titre d'exemple, m'a montré qu'avec beaucoup de travail et de détermination, il est toujours possible d'accomplir ce que l'on veut dans la vie.

À la mémoire de ma chère grand-mère,

Lucienne Rosa.

Chapitre 1

Introduction générale

Problématique

Si l'étude du comportement animal a pendant longtemps consisté à s'intéresser aux variations moyennes à l'intérieur des populations, il existe, depuis les dix dernières années, de plus en plus de preuves indiquant que les animaux présentent, tout comme les humains, des personnalités différentes et qu'ils ne réagissent donc pas tous de la même manière face aux changements environnementaux (Sih *et al.* 2004a). Par exemple, chez beaucoup d'espèces, les individus les plus hardis sont plus agressifs, plus explorateurs et moins néophobes en comparaison aux individus les plus timides, et ces différences sont constantes dans le temps et dans différents contextes (Sih *et al.* 2004a). Parmi les hypothèses proposées pour expliquer l'origine et le maintien de ces traits de personnalité, il a été suggéré que les variations interindividuelles pourraient être attribuables à certaines hormones qui influencent plusieurs comportements et qui, par conséquent, génèrent des liens entre ces traits. C'est le cas pour la testostérone qui, en plus d'affecter le niveau d'agressivité des individus, affecte également leur comportement de cour ainsi que leur investissement dans les soins parentaux (Forstmeier *et al.* 2004; Tobler & Sandell 2007). Puisque l'information publique obtenue par l'observation de congénères est acquise plus rapidement que l'information personnelle, cette dernière nécessitant un échantillonnage individuel, les individus plus timides et moins explorateurs devraient se baser davantage sur les décisions de leurs congénères.

Les individus diffèrent constamment dans leur tendance à se servir de l'information publique. Par exemple, une étude chez la mésange charbonnière (*Parus major*) a démontré que les individus plus ou moins explorateurs diffèrent dans leurs comportements d'approvisionnement et d'imitation (Marchetti & Drent 2000). Une autre étude a démontré que, chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), les individus plus explorateurs utilisent davantage l'information socialement acquise lorsqu'ils doivent suivre un démonstrateur informé dans un labyrinthe (Nomakuchi *et al.* 2009). Dans un contexte de choix de partenaire, Drullion & Dubois (2008) ont trouvé une grande variation dans la réponse des femelles diamants mandarin lorsqu'on leur présentait de l'information sociale constante. Les chercheurs ont supposé que la capacité des femelles à ajuster leur comportement aux conditions environnementales était limitée par leur plasticité comportementale (Sih *et al.* 2004a; Drullion & Dubois 2008). Une raison potentielle pour expliquer ces différences individuelles pourrait être reliée à la capacité de discrimination des individus lors de l'estimation de la qualité de leur environnement. Dans le cadre de cette maîtrise, nous voulions tester si le niveau d'impulsivité des femelles diamant mandarin peut influencer leur tendance à imiter le choix de partenaire ou même les préférences alimentaires de congénères.

Personnalité

Il a été démontré que les individus diffèrent de façon constante entre eux au niveau de leur profil comportemental (Groothuis & Carere 2005). Les écologistes comportementaux sont de plus en plus conscients du fait que les différences individuelles des comportements ne sont pas réservées aux humains (Gosling 2001; Dall *et al.* 2004). Le terme personnalité réfère aux différences individuelles constantes du comportement dans le temps et dans différents contextes (Dall *et al.* 2004; Réale *et al.* 2007). Ceci implique donc qu'il pourrait y avoir des corrélations constantes entre différents traits de personnalité, ce que l'on nomme un syndrome comportemental (Sih *et al.* 2004a; Sih *et al.* 2004b). L'existence d'un syndrome comportemental a été mise en évidence chez de nombreuses espèces (souris *Mus musculus domesticus* (Sluyter *et al.* 1995), poissons, notamment l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* (Bell 2005) et plusieurs espèces d'oiseaux dont la mésange charbonnière (van Oers *et al.* 2004)) où les individus plus agressifs envers leurs congénères sont plus hardis lors de l'exploration d'un nouvel environnement (Dingemanse & Réale 2005). Ces études mettent surtout l'emphase sur les différences individuelles constantes dans le temps tandis que, dans l'étude présente, nous tentons de mettre en évidence les différences individuelles dans différents contextes.

Les écologistes comportementaux ont longtemps supposé que la personnalité reflète une absence de plasticité. En fait, il est de plus en plus démontré que la personnalité et la plasticité, c'est-à-dire la réponse aux variations environnementales, peuvent être considérées comme étant des éléments complémentaires du phénotype d'un individu (Dingemanse *et al.* 2010). Dingemanse *et al.* (2010) décrivent une norme de réaction comportementale comme étant la série de phénotypes comportementaux qu'un individu peut produire dans n'importe quel environnement (Fig. 1). Les différences individuelles d'une seule composante de la personnalité animale, par exemple l'agressivité, sont héréditaires et relativement stables au cours de la vie d'un individu, et la corrélation phénotypique entre ces composantes de la personnalité, par exemple entre l'agressivité et l'hardiesse, provient souvent d'une forte corrélation génétique sous-jacente (Koolhaas *et al.* 1999; van Oers *et al.* 2004; Bell 2005; Dingemanse & Réale 2005). Nous nous référons donc à des mécanismes proximaux qui génèrent des différences comportementales. Par contre, il y a de nombreuses études qui s'attardent sur la fonction ultime de ces différences aux niveaux du comportement. Ces études considèrent des corrélations entre différents types de traits comportementaux qui traversent diverses catégories fonctionnelles et qui tiennent également compte des effets sur la survie et le succès reproducteur, c'est-à-dire sur l'aptitude.

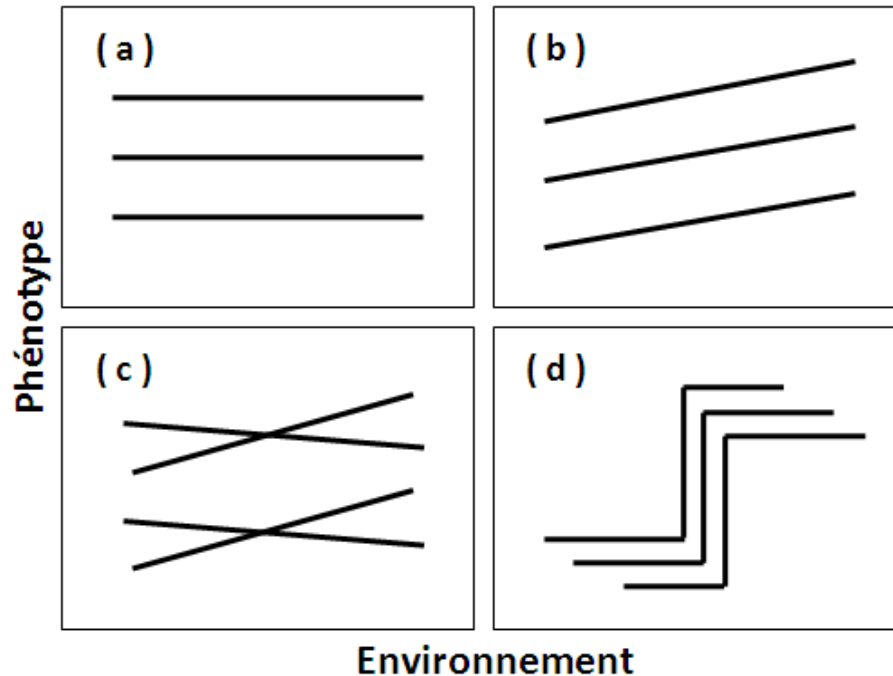


Figure 1. Schéma illustrant différents tracés de normes de réactions linéaires où chaque ligne représente un différent type d'individu présent dans la population. a) Aucune plasticité individuelle en fonction des facteurs environnementaux, mais il y a des différences entre les individus. b) Il y a de la plasticité en fonction des facteurs environnementaux, mais sans changement à l'ordre (l'environnement cause une augmentation de la valeur phénotypique du trait et les individus diffèrent de façon constante). c) Il y a plasticité et interactions avec l'environnement et l'ordre change (environnement cause des changements imprévisibles dans la valeur phénotypique des différents individus). d) Il y a plasticité et le trait réagit à l'environnement lorsqu'une valeur seuil est atteinte (un certain niveau critique d'une variable environnementale déclenche un changement dans le phénotype) (Dingemans *et al.* 2010; Ghalambor *et al.* 2010).

De nombreuses études démontrent que l'aptitude varie en fonction de la personnalité. Par exemple, une étude effectuée sur la marmotte à ventre fauve (*Marmota flaviventris*) a démontré que les femelles qui sont plus sociables ont un meilleur succès reproducteur que celles qui le sont moins (Armitage 1986). Ces résultats semblent suggérer que les individus moins aptes à transmettre une copie de leur gène seraient éliminés, voire remplacés par leurs congénères ayant un

meilleur succès, mais les deux tactiques persistent (Armitage 1986). Il existerait donc une stratégie évolutivement stable (SÉS) mixte dans laquelle chacun des phénotypes comportementaux est plus apte que l'autre dans certaines conditions environnementales. Récemment, des chercheurs ont tenté de faire le lien entre la personnalité et l'aptitude. Une étude effectuée chez la mésange charbonnière a démontré que la personnalité a un impact sur la survie et le nombre de descendants (Dingemanse *et al.* 2004). En effet, les couples composés de mâles explorateurs et de femelles moins exploratrices ont eu un meilleur succès reproducteur et un taux de survie plus élevé durant les hivers où il y avait peu de compétition pour la nourriture (Dingemanse *et al.* 2004). La combinaison inverse était favorisée lorsqu'il y avait une forte compétition (Dingemanse *et al.* 2004). La sélection naturelle favorise donc certains syndromes comportementaux des parents, tout dépendamment de s'il s'agit d'un hiver riche ou pauvre. Il a également été démontré que les traits comportementaux peuvent être soumis à la sélection en milieu naturel. Réale & Festa-Bianchet (2003) ont démontré que, chez le mouflon canadien (*Ovis canadensis*), lorsque la pression de sélection résulte de la hausse de la prédation, les femelles hardies et non dociles sont favorisées. En effet, les femelles démontrant plus d'hardiesse ont plus tendance à adopter des comportements d'inspection de prédateurs, ce qui décourage les prédateurs d'attaquer (Réale & Festa-Bianchet 2003). Ces résultats ont également été trouvés chez les femelles guppys (*Poecilia reticulata*) (Godin & Davis 1995). Des corrélations entre différents traits de personnalité ont donc des conséquences sur l'aptitude (Stamps 1991; Wilson 1998).

Hypothèses pour expliquer l'origine et le maintien des personnalités

Sélection fréquence-dépendante

Les modèles basés sur la théorie des jeux visent essentiellement à identifier les forces de sélection responsables pour l'évolution de traits particuliers (Maynard Smith 1982). Parfois, ils peuvent même mettre en évidence une situation où le polymorphisme génétique peut être maintenu par des sélections fréquence-dépendantes (Maynard Smith 1982). L'avantage d'adopter une tactique particulière lors d'une interaction avec un congénère dépend de la fréquence à laquelle la tactique concurrente est utilisée (Fig. 2) (Maynard Smith 1982). En ce qui concerne les comportements animaux, la théorie des jeux envisage qu'il y ait sélection de solutions qui sont des SÉS, c'est-à-dire des stratégies qui, une fois fixées dans une population, ne permettent à aucune alternative de s'y propager (Maynard Smith 1982). On reconnaît deux types de SÉS : pure lorsqu'une alternative prévaut et mixte lorsque deux alternatives coexistent au sein de la population. Dans le cas d'une SÉS mixte, deux possibilités expliquent que les deux types de comportements coexistent : soit chaque individu effectue les deux comportements avec des probabilités fixes, soit une proportion fixe de la population joue chaque tactique de façon constante, ce qui pourrait générer des personnalités différentes dans la population (Maynard Smith 1982; Dall *et al.* 2004).

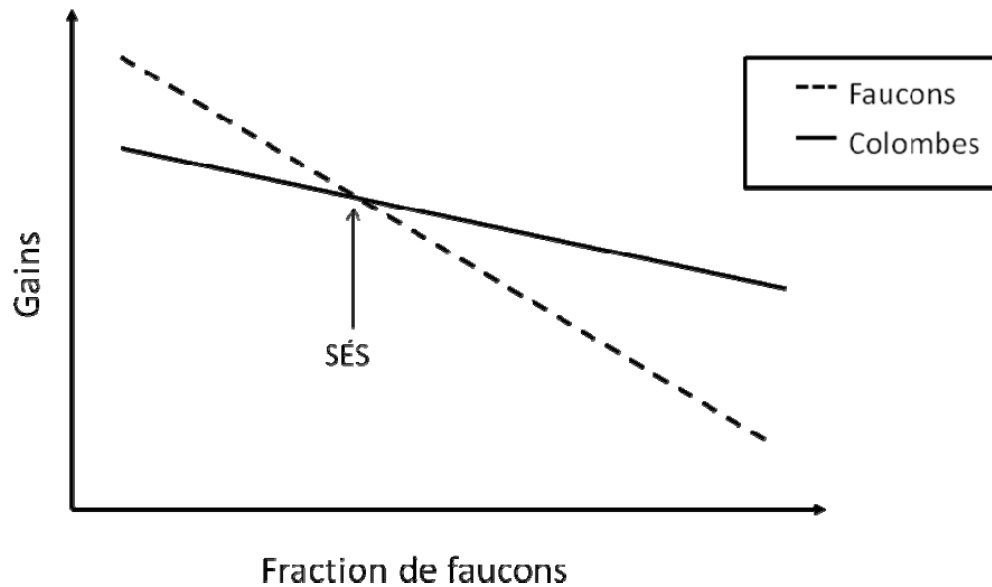


Figure 2. Schéma représentant la sélection fréquence-dépendante dans la théorie des jeux. Dans le jeu faucon-colombe, le faucon est une tactique plus agressive et la colombe, passive. Les gains associés à chaque tactique vont dépendre de la fréquence à laquelle la tactique concurrente est utilisée. L'intersection des deux droites correspond à la fréquence évolutivement stable de faucon.

Un modèle proposé par Dubois et al. (2010) examine l'évolution de l'apprentissage dans un contexte fréquence-dépendant dans le cadre d'un jeu producteur-chapardeur. Selon le modèle, certains individus, les producteurs, rechercheront activement les sources d'approvisionnement alors que les chapardeurs concentrent leur attention pour détecter les découvertes des producteurs afin d'en dérober une partie. Les auteurs ont vérifié si un mutant pouvant optimiser l'utilisation des deux tactiques en fonction des conditions locales peut envahir une population d'individus qui jouent soit producteur (recherche activement ses propres ressources), soit chapardeur (se joint aux découvertes des producteurs) (Dubois *et al.* 2010). Lorsqu'un équilibre stable était atteint, la population était composée d'une majorité d'individus fixes, non-flexibles et d'une

minorité d'individus flexibles pouvant évaluer quelles tactiques utiliser pour optimiser leurs gains. La flexibilité de ces derniers leur conférait un avantage initial, mais cela n'évoluait jamais jusqu'à la fixation (Dubois *et al.* 2010). En effet, les individus flexibles doivent évaluer les gains associés à chaque alternative et ces gains dépendent de la stratégie utilisée par les autres (Dubois *et al.* 2010). Le fait que ces individus s'adaptent aux conditions locales engendre des coûts associés à l'estimation de ces gains et favorise donc l'obtention d'une majorité d'individus ne jouant qu'une seule tactique (Dubois *et al.* 2010). Ce polymorphisme d'individus flexibles et non-flexibles par rapport aux capacités d'apprentissage reflèterait donc différents syndromes comportementaux présents dans la population et la sélection fréquence-dépendante favoriserait leur maintien (Dubois *et al.* 2010).

État interne de l'organisme

Un autre processus susceptible d'être responsable du maintien de la personnalité consiste en des fluctuations des pressions de sélection provoquées par la variabilité des conditions environnementales locales (Wilson 1998). L'état interne d'un organisme peut limiter les actions qu'il peut effectuer. Ainsi, deux individus identiques, mais qui ont des différences stochastiques initiales (e.g. degré de satiété) sont affectés différemment par l'environnement et développent des tendances comportementales distinctes (Fig. 3) (Dall *et al.* 2004). Si nous considérons deux individus qui s'approvisionnent ensemble à un moment où l'un commence avec une réserve moindre que l'autre, mais que les deux sont tout de même en assez bon état pour se reposer et éviter les prédateurs, leurs réserves diminuent pendant qu'ils ne s'alimentent pas (Rands *et al.* 2003). À un certain temps, l'individu avec une plus petite réserve se rend à un point où ses pulsions

pour s'alimenter sont plus élevées que ses pulsions pour se protéger. Puisqu'il est plus sécuritaire de s'alimenter en paire, l'autre individu s'alimente aussi et leurs réserves augmentent. Si les deux individus ont le même succès dans leur approvisionnement et que leurs coûts métaboliques sont identiques, ces différences de degré de satiété entre les deux individus persisteront : l'individu avec des réserves moindres sera toujours plus enclin au risque et ces différences se maintiendront au fil du temps (Rands *et al.* 2003).

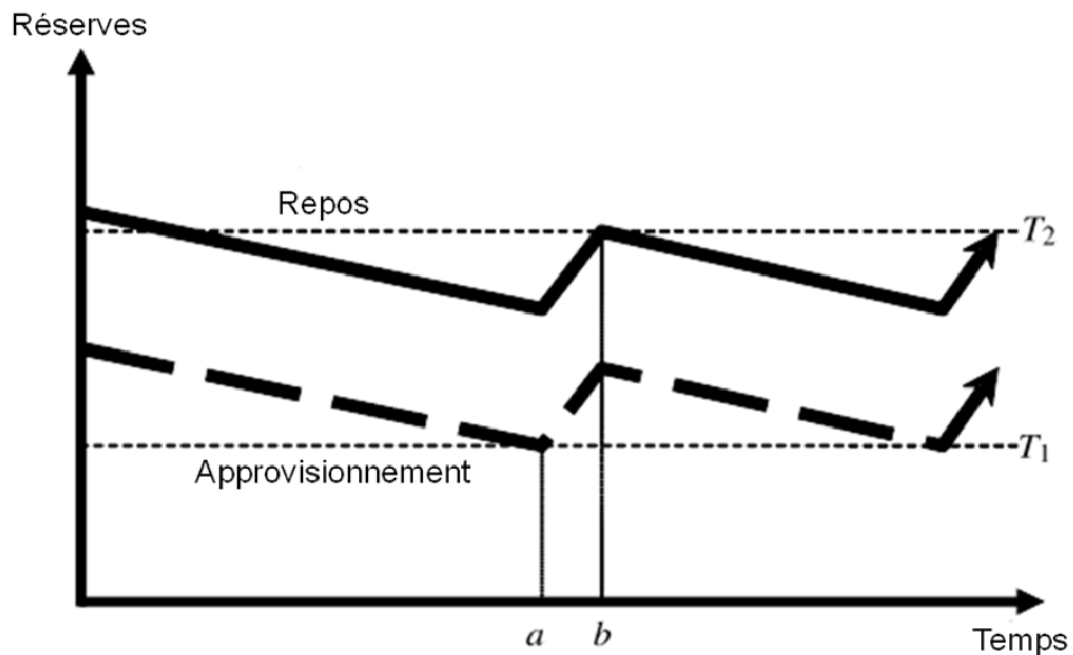


Figure 3. Schéma montrant comment des différences d'état interne peuvent maintenir des différences individuelles du comportement. L'individu représenté par la ligne pointillée commence avec moins de réserves que l'individu représenté par la ligne pleine. Au point 'a', l'individu avec les réserves plus faibles se rend à 'T1', le seuil en dessous duquel le risque de se nourrir seul est dépassé par le risque de mourir de faim. Lorsqu'il s'alimente, le seuil augmente à 'T2' pour l'individu avec plus de réserves puisqu'il est plus sécuritaire de s'alimenter en paire. Au point 'b', l'individu avec plus de réserves dépasse le seuil 'T2' et retourne au refuge se reposer. L'individu avec moins de réserves est maintenant au dessus du seuil 'T1' et y retourne donc aussi. Lorsque le succès d'approvisionnement et les coûts métaboliques pour les deux individus sont identiques, l'individu avec moins de réserves sera toujours plus enclin au risque en étant le premier à émerger du refuge et le dernier à y retourner (Rands *et al.* 2003; Dall *et al.* 2004).

Plasticité comportementale coûteuse

La personnalité peut émerger et être maintenue s'il y a des variations entre les comportements déterminés génétiquement au sein d'une population et si la plasticité comportementale est coûteuse (Dall *et al.* 2004). Ceci serait le cas dans un environnement qui varie continuellement : une grande plasticité augmenterait les chances de répondre de façon inappropriée à cause des erreurs et du décalage dans le temps de réponse. Si un comportement est complètement flexible, par exemple, la réponse au stress, un individu pourrait réagir à l'intérieur de la gamme complète de réactions. Par contre, lors d'une situation où la plasticité du comportement est coûteuse, les coûts liés à cette flexibilité empêcheraient cet individu de répondre à toutes les éventualités possibles. En fait, il y aurait sélection pour une norme de réaction plus stratégique et précise qui serait appropriée dans l'ensemble des circonstances que l'individu pourrait rencontrer. Par exemple, McNamara *et al.* (2009) ont considéré une situation où les individus peuvent être fiables ou non. Ils ont démontré que, si le comportement est complètement flexible, l'ensemble des individus ne sont pas fiables. En revanche, si les individus sont fiables ou non fiables de façon constante, ces deux types de personnalité peuvent persister en équilibre, tout dépendamment des fréquences à l'intérieur de la population (McNamara *et al.* 2009). Le coût de la plasticité avec la fréquence-dépendance peut maintenir des différences comportementales individuelles constantes (Dall *et al.* 2004).

Effets maternels

Une autre hypothèse avancée pour expliquer l'origine de la personnalité se base sur les hormones androgènes, plus particulièrement sur l'action précoce d'hormones prénatales. Selon cette hypothèse, une exposition précoce à des quantités d'hormones variables pourrait expliquer l'émergence de la personnalité (Groothuis & Carere 2005; Eising *et al.* 2006; Boon *et al.* 2007), étant donné que ces hormones agissent sur l'organisation du cerveau (Tobler & Sandell 2007), affectent le comportement et la morphologie des individus différemment selon leur sexe, et peuvent aussi engendrer des différences individuelles entre des individus du même sexe (Eising *et al.* 2006). Un exemple de l'action organisationnelle des hormones durant le développement embryonnaire est la différenciation de phénotypes comportementaux alternatifs (mâles territoriaux et non-territoriaux) chez un lézard arboricole (*Urosaurus ornatus*) (Moore *et al.* 1998). Les mâles territoriaux sont ceux qui sont exposés à des concentrations plus élevées de testostérone et de corticostérone au stade embryonnaire (Moore *et al.* 1998). Chez le diamant mandarin, il a été démontré que les effets maternels influencent l'agressivité et la fréquence de chants chez les mâles, ainsi que la préférence de partenaire des femelles (Forstmeier *et al.* 2004). En produisant des œufs qui diffèrent dans leurs niveaux d'hormones maternelles, la mère produit une variété de phénotypes. Cette stratégie semble adaptative dans des conditions environnementales imprévisibles (Eising *et al.* 2006).

Concept d'information publique

Généralement, l'information est considérée comme étant tout ce qui réduit l'incertitude (Danchin *et al.* 2004). Tout d'abord, l'information qu'un individu acquiert à partir de ses propres interactions avec l'environnement est l'information personnelle (Valone & Templeton 2002). Elle est obtenue par l'échantillonnage direct de l'environnement par l'individu. L'information peut également découler d'indices sociaux qui proviennent le plus souvent de comportements de congénères (Dall *et al.* 2005). Nous faisons la distinction entre deux types d'indices : (i) *indices sociaux discrets*, qui indiquent la présence ou absence d'individus et, (ii) *indices sociaux continus*, qui renseignent sur la qualité de la ressource convoitée et donc sur la performance des individus qui l'exploitent (Valone 1989; Valone & Templeton 2002; Danchin *et al.* 2004). Les *indices sociaux discrets* fournissent donc une information sociale et les *indices sociaux continus* produisent une information publique (Valone 1989; Giraldeau *et al.* 2002). Il se peut qu'il y ait conflit entre l'information personnelle et l'information publique, c'est-à-dire que les deux types d'information se contredisent, et dans ce cas l'individu doit choisir quelle information utiliser pour prendre une décision (Valone & Templeton 2002).

De nombreuses études ont démontré que les individus ont d'abord tendance à se servir de l'information personnelle, mais vont avoir recours à l'information publique lorsque les coûts associés à l'obtention de l'information personnelle sont élevés (Templeton & Giraldeau 1996; Kendal *et al.* 2005). Il y a

tout de même des coûts et des bénéfices liés à l'utilisation de l'information publique. Elle permet par exemple de diminuer le temps d'estimation et l'incertitude par rapport à la qualité de l'environnement (Valone & Templeton 2002). Par contre, le partage d'une ressource avec des congénères induit une augmentation de la compétition pour l'accès à cette ressource. Dans une expérience effectuée par Kurvers *et al.* (2010), la relation entre l'utilisation d'information acquise socialement et la personnalité chez la bernache nonnette (*Branta leucopsis*), a été explorée. Les auteurs ont démontré que les individus plus timides ont une plus grande tendance à se servir de l'information sociale comparé aux individus plus hardis dans une expérience d'approvisionnement (Kurvers *et al.* 2010). Certains traits comportementaux peuvent donc nous permettre de prédire l'utilisation d'information publique au sein d'une population. Il y a en fait de nombreuses études comportant sur l'utilisation d'information publique spécifiquement dans un contexte d'alimentation même si peu d'entre elles on réussi à démontrer que la variation observée dans la décision de leurs sujets avait un lien avec la personnalité.

Utilisation de l'information publique dans un contexte alimentaire

Les animaux peuvent avoir recours à l'information publique afin d'augmenter leur efficacité d'exploitation d'un nouvel aliment ou même pour des proies familières (Galef & Giraldeau 2001). Le rôle de l'apprentissage social dans le développement de préférences alimentaires a été longuement étudié, notamment chez le rat de Norvège (*Rattus norvegicus*). Il a ainsi été démontré à maintes reprises que les individus affichent une préférence accrue pour un aliment

nouveau qui est consommé par leur démonstrateur respectif (Galef 1996). Une expérience chez la gerbille de Mongolie (*Meriones unguiculatus*), une espèce chez qui la familiarité a un impact sur les comportements sociaux, cherchait à déterminer si les individus ont plus ou moins tendance à imiter le choix d'un démonstrateur apparenté et familial (Valsecchi *et al.* 1996). Il a été démontré que les gerbilles ont tendance à augmenter leur préférence alimentaire selon leur niveau de familiarité avec les individus consommant ces aliments. (Valsecchi *et al.* 1996). Il a également été démontré que les oiseaux peuvent adopter une préférence pour un nouvel aliment suite à l'observation d'un démonstrateur (Mason & Reidinger 1981). Des expériences effectuées chez la poule domestique (*Gallus gallus domesticus*), avaient pour but de déterminer si les préférences pour un nouvel aliment étaient influencées par l'observation du comportement d'un conspécifique (Sherwin *et al.* 2002). Les résultats de ces expériences ont démontré que les poules ont tendance à se servir de l'information socialement acquise dans un contexte où le démonstrateur est observé alors qu'il s'alimente d'un nouvel aliment savoureux. Par contre, une grande variation du comportement des observateurs a été observée dans un contexte où les poules observaient un démonstrateur s'alimenter d'un aliment désagréable (Sherwin *et al.* 2002). Il est donc proposé que cette variation dans le comportement d'adopter une aversion pour un certain aliment au sein des observateurs est attribuable au fait qu'il y avait une différence de motivation entre les démonstrateurs. Par contre, aucune corrélation à cet égard ne supporte cette hypothèse (Sherwin *et al.* 2002). En fait, une autre hypothèse qui n'a pas été envisagée pourrait être que les individus

diffèrent de façon constante dans leur propension à se servir de l'information publique dans ce contexte.

Les oiseaux peuvent donc acquérir de nouvelles préférences alimentaires en se basant sur l'information publique. Dans une étude sur le moineau domestique (*Passer domesticus*), lorsque les individus observaient un congénère consommer de la nourriture d'une nouvelle couleur, ils avaient tendance à préférer cette dernière (Fryday & Greig-Smith 1994). Les résultats de cette expérience démontrent que, grâce à cet apprentissage social, les individus sont susceptibles d'exploiter une nouvelle ressource par l'entremise de l'observation d'oiseaux qui l'ont découverte (Fryday & Greig-Smith 1994). Cependant, certains individus semblaient ignorer le démonstrateur et optaient pour l'utilisation de l'information personnelle (Fryday & Greig-Smith 1994).

Utilisation de l'information publique dans un contexte de choix de partenaire

Lorsque les écologistes comportementaux ont commencé à s'intéresser au choix de partenaire, ils supposaient que les animaux effectuaient un choix pour un partenaire potentiel indépendamment des choix de leurs congénères et se référent essentiellement aux indicateurs de qualité comme, par exemple, les ornements coûteux chez les mâles, pour prendre une décision. Depuis, de nombreuses études empiriques et théoriques mettent en évidence des cas où les femelles ne choisissent pas un partenaire indépendamment des décisions des autres femelles. En effet, les interactions et décisions des autres femelles sont une source

d'information publique qui permettent à une femelle d'évaluer de façon plus efficace la qualité d'un partenaire potentiel (Nordell & Valone 1998; Danchin *et al.* 2004). Ce phénomène où le choix de la femelle est influencé par le choix des autres femelles est l'imitation du choix de partenaire (Losey *et al.* 1986). Des études de terrain effectuées chez des espèces d'oiseaux et de mammifères où les mâles se regroupent en lek ont permis d'explorer l'imitation du choix de partenaire plus en profondeur (Gibson & Hoglund 1992). Les leks sont des zones de parade où les mâles se regroupent et où les femelles se rendent dans le seul but de s'accoupler (Bradbury & Gibson 1983). Une caractéristique de ce type de système d'appariement est que les mâles se reproduisent avec plusieurs femelles simultanément. Les mâles ne procurent ni ressources, ni soins parentaux, ces derniers étant assurés par les femelles (Bradbury & Gibson 1983). D'après ces premières expériences, on remarque que seulement quelques mâles sont responsables pour les accouplements qui ont lieu sur un site en particulier (Bradbury & Gibson 1983; Gibson & Hoglund 1992). Ceci a donné lieu à une première hypothèse au sujet de l'imitation : si une femelle est plus susceptible de s'accoupler avec un mâle parce qu'une autre femelle l'a fait, on peut dire qu'elle a imité la décision de cette dernière (Bradbury & Gibson 1983; Losey *et al.* 1986). Chez le tétras des armoises (*Centrocercus urophasianus*), par exemple, l'imitation a été détectée en observant l'unanimité du choix des femelles et l'augmentation de la probabilité qu'un mâle s'accouple s'il s'était déjà accouplé (Gibson *et al.* 1991).

L'information publique peut jouer un rôle important dans l'évolution des préférences pour un partenaire potentiel chez les espèces monogames avec des soins biparentaux, car cela joue sur la variation du succès reproducteur des mâles (Doucet *et al.* 2004; Swaddle *et al.* 2005; Dubois 2007). Un modèle de théorie des jeux développé par Dubois (2007) met en valeur le rôle de l'imitation du choix de partenaire dans les copulations hors-couple chez les espèces monogames. Ce modèle prédit que seules les femelles qui ont une forte probabilité de s'accoupler avec un meilleur partenaire devraient imiter la décision des autres (Dubois 2007). De plus, la proportion de femelles qui imitent devrait être maximale lorsque le risque que les femelles modèles effectuent une erreur d'estimation de la qualité des mâles est faible (Dubois 2007). En effet, ceci voudrait dire que l'information publique obtenue serait plus fiable (Kendal *et al.* 2005). En effet, il y a plusieurs facteurs tels que le risque d'erreur d'estimation de la qualité qui affectent l'utilisation de l'information publique dans ce contexte.

Il y a de nombreux coûts et bénéfices associés à l'utilisation de cette stratégie. L'utilisation de l'information publique peut diminuer les coûts liés à l'échantillonnage et diminuer le risque d'erreur des femelles peu expérimentées qui ont de faibles capacités de discrimination (Nordell & Valone 1998; Stohr 1998). Les femelles qui ne peuvent pas distinguer un mâle de bonne qualité d'un mâle de mauvaise qualité peuvent subir une importante diminution de leur aptitude si leur succès reproducteur est affecté de façon négative suite à un accouplement avec un mâle de mauvaise qualité (Stohr 1998). Elles auraient donc intérêt à copier le choix de femelles plus expérimentées pour éviter de telles erreurs. Par contre,

l'imitation peut conduire une femelle à s'accoupler avec un mâle qui a récemment épuisé ses réserves de sperme (Nakatsuru & Kramer 1982). Il y a aussi le coût associé à la diminution des soins paternels. Le mâle s'occupe d'abord de la femelle principale, ce qui induit une diminution du succès reproducteur des femelles secondaires. Les juvéniles de la femelle qui imite risquent d'avoir des soins paternels de moins bonne qualité. Les coûts et bénéfices reliés à l'utilisation de l'information publique peuvent faire en sorte que certains individus lui attribuent plus ou moins d'importance en fonction de leur état interne ou bien des conditions environnementales. En effet, même lorsque les congénères fournissent de l'information fiable ou que l'information personnelle est relativement facile à obtenir, les individus n'attribuent pas la même valeur à ces deux types d'information et, par conséquent, diffèrent de façon constante dans leur propension à se servir de l'information publique (Kendal *et al.* 2004). De plus, nous voulons tester si cette variation peut être liée au niveau d'impulsivité des individus.

Contrôle de soi et impulsivité

La capacité de contrôler ses pulsions est un aspect de la personnalité qui est susceptible de jouer un rôle important sur l'utilisation d'information sociale. Le contrôle de soi est défini comme étant la capacité à résister à une moindre récompense suite à un court délai pour bénéficier d'une récompense plus riche suite à un long délai (Ainslie 1975; Logue *et al.* 1984). Un individu qui choisit d'attendre pour une récompense plus riche, et donc de maximiser son gain, démontre du contrôle de soi tandis que l'individu qui choisit d'attendre moins

longtemps et d'opter pour une récompense de moindre importance est dit impulsif (Abeyesinghe *et al.* 2005). Le contrôle de soi est un comportement qui nécessite un apprentissage dans certaines situations et ce type de comportement peut augmenter la capacité de survie de l'individu (Green & Fisher 1988; Gifford 2002). Dans plusieurs études, les chercheurs veulent déterminer si les individus d'une population peuvent faire preuve de contrôle de soi et, lorsqu'ils obtiennent des différences individuelles dans l'expression de ce comportement, ils expliquent ces différences par l'utilisation de différentes stratégies individuelles (Kagel *et al.* 1986; Green & Fisher 1988; Gifford 2002; Genty *et al.* 2004; Abeyesinghe *et al.* 2005). Par exemple, cette variation pourrait dépendre de la perception du temps des individus. Un certain laps de temps peut être perçu différemment dépendamment de la durée de vie d'un animal, de son taux métabolique, ou encore du niveau de variabilité environnementale (Abeyesinghe *et al.* 2005). De plus, le stress pourrait aussi réduire la capacité d'un individu à démontrer du contrôle de soi (Abeyesinghe *et al.* 2005). D'autres auteurs ont suggéré qu'il serait plus risqué de retarder l'approvisionnement dans un environnement instable ou bien qu'il serait pertinent d'allouer plus de temps à d'autres activités prioritaires telles que la reproduction ou l'évitement de prédateurs (Kagel *et al.* 1986; Genty *et al.* 2004). Green et Fisher (1988) s'attardent sur le fait qu'il existe une certaine incertitude liée à l'obtention d'une récompense différée qui varie selon la pression de prédation ainsi que la vitesse à laquelle la source de nourriture s'épuise. Le degré de satiété peut aussi avoir un impact sur l'impulsivité. Plus un animal a faim, plus il aura tendance à choisir une récompense immédiate de moindre importance puisqu'il est moins porté à se projeter dans le futur (Kagel *et al.* 1986; Stephens &

McLinn 2003). Il a en effet été démontré chez les pigeons (*Columba livia domestica*) que la valeur d'une récompense décroît rapidement avec l'augmentation du délai avant de pouvoir l'atteindre (Mazur 2000).

Pour que l'animal décide d'attendre une récompense future de meilleure qualité, il doit être capable d'inhiber une réponse immédiate à un stimulus présent (Gifford 2002). En effet, le dilemme du contrôle de soi se résume par un conflit entre une récompense immédiate et une récompense future (Gifford 2002). Ceci peut être expliqué en partie par le fait qu'il existe certains mécanismes d'apprentissage découlant de l'évolution qui permettent à l'animal d'apprendre des comportements optimaux dans un environnement spécifique. Par contre, un individu peut adopter un comportement qui n'est pas optimal malgré l'existence d'une alternative plus rentable (Gifford 2002). En effet, les individus sont contraints à réagir à l'intérieur de leur norme de réaction comportementale, celle-ci variant entre individus et cette variation influençant à son tour les niveaux d'impulsivité qui existent à l'intérieur d'une population.

L'impulsivité pourrait affecter les capacités de discrimination puisque des études ont démontré que le contrôle de soi est corrélé à des performances cognitives de niveaux plus élevés chez les humains. Par exemple, une expérience menée par Mischel et *al.* (1989) a consisté à mesurer le niveau d'impulsivité chez des enfants de 4 ans en utilisant le "test du marshmallow". Les enfants pouvaient manger soit une guimauve immédiatement, soit deux guimauves s'ils patientaient

pendant une période de 20 minutes. Dix ans plus tard, les sujets qui avaient démontré les niveaux de contrôle de soi les plus élevés lors de cette expérience avaient de meilleures habiletés sociales et cognitives au cours de leur adolescence comparativement à ceux qui avaient agi de façon beaucoup plus impulsive (Mischel *et al.* 1989). D'autres preuves empiriques indiquent que les individus faisant preuve d'un niveau de contrôle de soi élevé ont un meilleur taux de réussite lors de l'exécution de tâches, un meilleur contrôle de leurs pulsions, une meilleure capacité à s'ajuster à des situations nouvelles, et sont également plus consciencieux (Tangney *et al.* 2004). Pour cette raison, nous soupçonnons que le niveau d'impulsivité des individus influence grandement leur capacité de discrimination et, par conséquent, leur décision de se fier à l'information personnelle ou publique.

Objectifs et hypothèses de travail

L'objectif de cette maîtrise était donc de tester, avec des diamants mandarins, si certains individus ont tendance à imiter plus souvent le choix de leurs congénères dans deux contextes différents (i.e. choix de partenaire et alimentation), et si ces différences dépendent de leur niveau d'impulsivité, qui pourrait avoir un impact sur leur capacité de discrimination. Des corrélations entre différents comportements ont été mises en évidence dans des contextes de néophobie, de prise de risque, d'agressivité, d'approvisionnement, d'utilisation d'information sociale ainsi que de réponse au stress (Exnerova *et al.* 2010). Par contre, le lien entre le contrôle de soi et l'utilisation de l'information publique dans

différents contextes n'a pas encore été étudié. Les capacités de discrimination des individus prédiraient la fréquence à laquelle ils imitent la décision de leurs congénères (Nordell & Valone 1998). Étant donné l'impact qu'aurait l'impulsivité sur ces capacités, on pourrait s'attendre à ce que l'imitation varie en conséquence.

Les femelles ont été testées dans deux conditions où elles étaient exposées à l'information sociale (contexte de choix de partenaire et d'approvisionnement). Nous prédisons que les femelles propices à se servir de l'information acquise socialement dans un contexte d'approvisionnement auront une plus grande probabilité d'imiter le choix de partenaire d'un congénère. En outre, nous nous attendons à ce que les individus plus impulsifs soient moins efficaces lors de l'estimation de la qualité de l'environnement et, par conséquent, possèdent de l'information personnelle moins fiable sur laquelle fonder une décision. L'imitation peut en effet être bénéfique lorsque l'évaluation d'une ressource est difficile en raison de pauvres capacités discriminatoires (Stephens 2002; Valone & Templeton 2002). Par ailleurs, les individus qui font preuve de contrôle de soi auraient des capacités de discrimination supérieures puisqu'ils sont capables de mieux estimer leur environnement et se fieraient donc davantage à leur information personnelle. Le diamant mandarin est un modèle biologique approprié pour plusieurs raisons. De nombreuses études démontrent que les femelles imitent le choix de partenaire et mettent en évidence des différences interindividuelles dans leurs préférences (Forstmeier & Birkhead 2004). De plus, il est relativement facile de quantifier les préférences des femelles. Chez cette espèce, le temps passé devant un mâle est un bon indicateur des préférences des femelles (Witte 2006). De plus, ces oiseaux

peuvent acquérir de nouvelles préférences alimentaires par l'entremise de l'observation d'un démonstrateur (Benskin *et al.* 2002) et sont en mesure d'attendre une récompense suite à un certain délai (Larose & Dubois 2011). Ainsi, ils sont de bons modèles, car ils utilisent non seulement l'information publique dans les contextes d'appariement et d'approvisionnement, mais ils sont aussi en mesure de démontrer un certain niveau de contrôle de soi.

Références

- Abeyesinghe S.M., Nicol C.J., Hartnell S.J. & Wathes C.M. (2005). Can Domestic Fowl, *Gallus gallus domesticus*, Show Self-Control? *Animal Behaviour*, 70, 1-11.
- Ainslie G. (1975). Specious Reward: Behavioral Theory of Impulsiveness and Impulse Control. *Psychological Bulletin*, 82, 463-496.
- Armitage K.B. (1986). Individuality, Social Behavior, and Reproductive Success in Yellow-Bellied Marmots. *Ecology*, 67, 1186-1193.
- Bell A.M. (2005). Behavioural Differences between Individuals and Two Populations of Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 464-473.
- Benskin C., Mann N.I., Lachlan R.F. & Slater P.J.B. (2002). Social Learning Directs Feeding Preferences in the Zebra Finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 64, 823-828.
- Boon A.K., Réale D. & Boutin S. (2007). The Interaction between Personality, Offspring Fitness and Food Abundance in North American Red Squirrels. *Ecology Letters*, 10, 1094-1104.
- Bradbury J.W. & Gibson R.M. (1983). Leks and Mate Choice. In: *Mate Choice* (P. Bateson, Ed.). Cambridge University Press, pp. 109-138.
- Dall S.R.X., Giraldeau L.A., Olsson O., McNamara J.M. & Stephens D.W. (2005). Information and Its Use by Animals in Evolutionary Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.

- Dall S.R.X., Houston A.I. & McNamara J.M. (2004). The Behavioural Ecology of Personality: Consistent Individual Differences from an Adaptive Perspective. *Ecology Letters*, 7, 734-739.
- Danchin E., Giraldeau L.A., Valone T.J. & Wagner R.H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, 305, 487-491.
- Dingemanse N.J., Both C., Drent P.J. & Tinbergen J.M. (2004). Fitness Consequences of Avian Personalities in a Fluctuating Environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 847-852.
- Dingemanse N.J., Kazem A.J.N., Réale D. & Wright J. (2010). Behavioural Reaction Norms: Animal Personality Meets Individual Plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 81-89.
- Dingemanse N.J. & Réale D. (2005). Natural Selection and Animal Personality. *Behaviour*, 142, 1159-1184.
- Doucet S.M., Yezerinac S.M. & Montgomerie R. (2004). Do Female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*) Copy Each Other's Mate Preferences? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 82, 1-7.
- Drullion D. & Dubois F. (2008). Mate-Choice Copying by Female Zebra Finches, *Taeniopygia Guttata*: What Happens When Model Females Provide Inconsistent Information? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 269-276.
- Dubois F. (2007). Mate Choice Copying in Monogamous Species: Should Females Use Public Information to Choose Extrapair Mates? *Animal Behaviour*, 74, 1785-1793.

- Dubois F., Morand-Ferron J. & Giraldeau L.-A. (2010). Learning in a Game Context: Strategy Choice by Some Keeps Learning from Evolving in Others. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 3609-3616.
- Eising C.M., Muller W. & Groothuis T.G.G. (2006). Avian Mothers Create Different Phenotypes by Hormone Deposition in Their Eggs. *Biology Letters*, 2, 20-22.
- Exnerova A., Svadova K.H., Fucikova E., Drent P. & Stys P. (2010). Personality Matters: Individual Variation in Reactions of Naive Bird Predators to Aposematic Prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 723-728.
- Forstmeier W. & Birkhead T.R. (2004). Repeatability of Mate Choice in the Zebra Finch: Consistency within and between Females. *Animal Behaviour*, 68, 1017-1028.
- Forstmeier W., Coltman D.W. & Birkhead T.R. (2004). Maternal Effects Influence the Sexual Behavior of Sons and Daughters in the Zebra Finch. *Evolution*, 58, 2574-2583.
- Fryday S.L. & Greig-Smith P.W. (1994). The Effects of Social-Learning on the Food Choice of the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Behaviour*, 128, 281-300.
- Galef B.G. & Giraldeau L.A. (2001). Social Influences on Foraging in Vertebrates: Causal Mechanisms and Adaptive Functions. *Animal Behaviour*, 61, 3-15.
- Galef B.G. (1996). Social Enhancement of Food Preferences in Norway Rats: A Brief Review. In: *Social Learning and Imitation: The Roots of Culture* (C.M. Heyes & B.G. Galef, Jr., Eds). Academic Press New York, pp. 49-64.

- Genty E., Palmier C. & Roeder J.J. (2004). Learning to Suppress Responses to the Larger of Two Rewards in Two Species of Lemurs, *Eulemur fulvus* and *E. Macaco*. *Animal Behaviour*, 67, 925-932.
- Ghalambor C.K., Angeloni L.M. & Carroll S.P. (2010). Behavior as Phenotypic Plasticity. In: *Evolutionary Behavioral Ecology* (D.F. Westneat & C.W. Fox, Eds.). Oxford University Press, pp. 90-107.
- Gibson R.M., Bradbury J.W. & Vehrencamp S.L. (1991). Mate Choice in Lekking Sage Grouse Revisited: The Roles of Vocal Display, Female Site Fidelity, and Copying. *Behavioral Ecology*, 2, 165-180.
- Gibson R.M. & Hoglund J. (1992). Copying and Sexual Selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 229-232.
- Gifford A. (2002). Emotion and Self-Control. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 49, 113-130.
- Giraldeau L.A., Valone T.J. & Templeton J.J. (2002). Potential Disadvantages of Using Socially Acquired Information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1559-1566.
- Godin J.G.J. & Davis S.A. (1995). Who Dares, Benefits: Predator Approach Behaviour in the Guppy (*Poecilia reticulata*) Deters Predator Pursuit. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 259, 193-200.
- Gosling S.D. (2001). From Mice to Men: What Can We Learn About Personality from Animal Research? *Psychological Bulletin*, 127, 45-86.
- Green L. & Fisher E.B. (1988). Self-Control in Context. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 684-685.

- Groothuis T.G.G. & Carere C. (2005). Avian Personalities: Characterization and Epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29, 137-150.
- Kagel J.H., Green L. & Caraco T. (1986). When Foragers Discount the Future - Constraint or Adaptation. *Animal Behaviour*, 34, 271-283.
- Kendal R.L., Coolen I. & Laland K.N. (2004). The Role of Conformity in Foraging When Personal and Social Information Conflict. *Behavioral Ecology*, 15, 269-277.
- Kendal R.L., Coolen I., van Bergen Y. & Laland K.N. (2005). Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol 35 (P.J.B. Slater, C.T. Snowdon, H.J. Brockmann, T.J. Roper & M. Naguib, Eds.), pp. 333-379.
- 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 Behavior and Stress-Physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23, 925-935.
- Kurvers R.H.J.M., van Oers K., Nolet B.A., Jonker R.M., van Wieren S.E., Prins H.H.T. & Ydenberg R.C. (2010). Personality Predicts the Use of Social Information. *Ecology Letters*, 13, 829-837.
- Larose K. & Dubois F. (2011). Constraints on the Evolution of Reciprocity: An Experimental Test with Zebra Finches. *Ethology*, 117, 115-123.
- Logue A.W., Rodriguez M.L., Penacorreal T.E. & Mauro B.C. (1984). Choice in a Self-Control Paradigm: Quantification of Experience-Based Differences. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 41, 53-67.

- Losey G.S., Stanton F.G., Telecky T.M. & Tyler W.A. (1986). Copying Others, an Evolutionarily Stable Strategy for Mate Choice: A Model. *American Naturalist*, 128, 653-664.
- Marchetti C. & Drent P.J. (2000). Individual Differences in the Use of Social Information in Foraging by Captive Great Tits. *Animal Behaviour*, 60, 131-140.
- Mason J.R. & Reidinger R.F. (1981). Effects of Social Facilitation and Observational-Learning on Feeding-Behavior of the Red-Winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Auk*, 98, 778-784.
- Maynard Smith J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- Mazur J.E. (2000). Tradeoffs among Delay, Rate, and Amount of Reinforcement. *Behavioural Processes*, 49, 1-10.
- McNamara J.M., Stephens P.A., Dall S.R.X. & Houston A.I. (2009). Evolution of Trust and Trustworthiness: Social Awareness Favours Personality Differences. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 605-613.
- Mischel W., Shoda Y. & Rodriguez M.L. (1989). Delay of Gratification in Children. *Science*, 244, 933-938.
- Moore M.C., Hews D.K. & Knapp R. (1998). Hormonal Control and Evolution of Alternative Male Phenotypes: Generalizations of Models for Sexual Differentiation. *American Zoologist*, 38, 133-151.

- Nakatsuru K. & Kramer D.L. (1982). Is Sperm Cheap - Limited Male-Fertility and Female Choice in the Lemon Tetra (*Pisces, Characidae*). *Science*, 216, 753-755.
- Nomakuchi S., Park P.J. & Bell M.A. (2009). Correlation between Exploration Activity and Use of Social Information in Three-Spined Sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 20, 340-345.
- Nordell S.E. & Valone T.J. (1998). Mate Choice Copying as Public Information. *Ecology Letters*, 1, 74-76.
- Rands S.A., Cowlshaw G., Pettifor R.A., Rowcliffe J.M. & Johnstone R.A. (2003). Spontaneous Emergence of Leaders and Followers in Foraging Pairs. *Nature*, 423, 432-434.
- Réale D. & Festa-Bianchet M. (2003). Predator-Induced Natural Selection on Temperament in Bighorn Ewes. *Animal Behaviour*, 65, 463-470.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T. & Dingemanse N.J. (2007). Integrating Animal Temperament within Ecology and Evolution. *Biological Reviews*, 82, 291-318.
- Sherwin C.M., Heyes C.M. & Nicol C.J. (2002). Social Learning Influences the Preferences of Domestic Hens for Novel Food. *Animal Behaviour*, 63, 933-942.
- Sih A., Bell A. & Johnson J.C. (2004a). Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 372-378.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C. & Ziemba R.E. (2004b). Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *Quarterly Review of Biology*, 79, 241-277.

- Sluyter F., Bult A., Lynch C.B., Vanoortmerssen G.A. & Koolhaas J.M. (1995). A Comparison between House Mouse Lines Selected for Attack Latency or Nest-Building - Evidence for a Genetic-Basis of Alternative Behavioral Strategies. *Behavior Genetics*, 25, 247-252.
- Stamps J.A. (1991). Why Evolutionary Issues Are Reviving Interest in Proximate Behavioral Mechanisms. *American Zoologist*, 31, 338-348.
- Stephens D.W. (2002). Discrimination, Discounting and Impulsivity: A Role for an Informational Constraint. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1527-1537.
- Stephens D.W. & McLinn C.M. (2003). Choice and Context: Testing a Simple Short-Term Choice Rule. *Animal Behaviour*, 66, 59-70.
- Stohr S. (1998). Evolution of Mate-Choice Copying: A Dynamic Model. *Animal Behaviour*, 55, 893-903.
- Swaddle J.P., Cathey M.G., Correll M. & Hodkinson B.P. (2005). Socially Transmitted Mate Preferences in a Monogamous Bird: A Non-Genetic Mechanism of Sexual Selection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 1053-1058.
- Tangney J.P., Baumeister R.F. & Boone A.L. (2004). High Self-Control Predicts Good Adjustment, Less Pathology, Better Grades, and Interpersonal Success. *Journal of Personality*, 72, 271-324.
- Templeton J.J. & Giraldeau L.A. (1996). Vicarious Sampling: The Use of Personal and Public Information by Starlings Foraging in a Simple Patchy Environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 105-114.

- Tobler M. & Sandell M.I. (2007). Yolk Testosterone Modulates Persistence of Neophobic Responses in Adult Zebra Finches, *Taeniopygia Guttata*. *Hormones and Behavior*, 52, 640-645.
- Valone T.J. (1989). Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation. *Oikos*, 56, 357-363.
- Valone T.J. & Templeton J.J. (2002). Public Information for the Assessment of Quality: A Widespread Social Phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1549-1557.
- Valsecchi P., Choleris E., Moles A., Guo G. & Mainardi M. (1996). Kinship and Familiarity as Factors Affecting Social Transfer of Food Preferences in Adult Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 243-251.
- van Oers K., Drent P.J., de Goede P. & van Noordwijk A.J. (2004). Realized Heritability and Repeatability of Risk-Taking Behaviour in Relation to Avian Personalities. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 65-73.
- Wilson D.S. (1998). Adaptive Individual Differences within Single Populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 353, 199-205.
- Witte K. (2006). Time Spent with a Male Is a Good Indicator of Mate Preference in Female Zebra Finches. *Ethology Ecology & Evolution*, 18, 195-204.

Chapitre 2

Individual differences in self-control predict social information use in zebra finches

Patricia ROSA and Frédérique DUBOIS

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

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

Correspondance: Frédérique Dubois, Département de Sciences biologiques,
Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal (Québec),

Abstract

There is increasing evidence that animals differ consistently in their tendency to weight social and personal information and these inter-individual differences have been found to correlate with personality traits, such as boldness or exploratory tendency. One reason that could explain the relationship between personality and social information use is that cognitive capacities of individuals affect both their personality and their ability to acquire reliable personal information. Hence, we would expect only poor-performing individuals to rely on social information while those with well developed cognitive abilities should rely mainly on personal information. To assess this prediction, we conducted laboratory experiments with female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) that were tested under three conditions, in order to evaluate their tendency to rely on social information in a mating and a foraging context as well as their level of self-control, used as a measure of their ability to discriminate accurately among alternatives. Supporting our expectations, we found that the most impulsive females consistently relied on social information to a greater extent than those that demonstrated higher levels of self control. Thus, our findings strongly suggest that individual differences in cognitive abilities have contributed to the emergence and maintenance of animal personalities.

Keywords: Social information use, self-control, inter-individual differences, cognitive performances, animal personality

Introduction

The use of social information (information from other individuals) has been demonstrated in many species and in various contexts (Danchin *et al.* 2004; Valone 2007). For instance, there is growing evidence that fish, birds, mammals, and even insects (reviewed by Danchin *et al.* 2004; Coolen *et al.* 2005; Galef & Laland 2005; Witte & Nöbel 2011) rely on social information to choose a mate or a breeding site, as well as to avoid toxic food or predators. Social information use is expected to be beneficial when it allows individuals to acquire more and/or more reliable information about the value of the alternatives than they would by personal sampling. Individuals therefore should be able to adjust the weight they give to personal and social information depending on the reliability of the information provided by others as well as on the cost of collecting personal information (Boyd & Richerson 1985; Laland *et al.* 1996). Consistent with this expectation, a number of studies have found that animals tend to use mainly personal information, but rely on social information to a greater extent when the cost of acquiring personal information is increased (Templeton & Giraldeau 1996; Kendal *et al.* 2005). Yet, even when conspecifics provide reliable social information or personal information can be easily obtained, not all individuals weight personal and social information equally (Kendal *et al.* 2004), suggesting that individuals would differ consistently in their propensity to exploit social information. Support to this view comes from studies showing that the extent to which animals rely on social information is negatively

correlated with consistent personality traits, such as boldness (Kurvers *et al.* 2010) or exploration tendency (Marchetti & Drent 2000; Nomakuchi *et al.* 2009).

The reasons why such correlations between personality and social information use exist have not been directly investigated yet, but could emerge if individuals with different personalities differ in their ability to either collect social information or reliably assess the quality of alternatives by personal sampling. For instance, if boldness has a negative influence on conspecific attraction, as suggested by a number of studies (Budaev 1997; Ward *et al.* 2004; Michelena *et al.* 2010), shy individuals should be able to obtain more social information, because they have a stronger tendency to stay close to others, and hence should rely more on social learning, compared to bolder individuals. Alternatively, if personality affects the rate at which individuals collect personal information or the reliability of the information collected, reliance on social information would be particularly advantageous for poor performing individuals. In this study, we explored the role of this mechanism by investigating whether the propensity of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) to use social information was consistent across contexts and correlated to their degree of self-control. Self-control is typically measured by letting subjects choose between smaller immediate rewards and larger delayed rewards. Therefore, an individual able to suppress immediate drives in favour of delayed rewards demonstrates self-control, while an individual who opts for a smaller immediate reward is said to be impulsive. We expect this personality trait to affect social information use because the ability of individuals to delay gratification correlates

strongly with a variety of complex cognitive abilities in humans (Mischel *et al.* 1989; Carlson & Moses 2001; Tangney *et al.* 2004; Duckworth & Seligman 2005), and hence very likely affects the capacity of individuals to get reliable information about their environment and/or the rate at which they gain this information. More precisely, we predict that individuals with different levels of self-control should differ consistently in their individual weighting of both types of information and that the most impulsive individuals, who are less capable of acquiring reliable personal information, should have a stronger tendency to copy others' decisions. To test these predictions, we exposed all test females to three tests in order to evaluate their tendency to use social information in both a mating and a foraging context, as well as to measure their level of self-control. The zebra finch is well suited to explore the potential role of self-control in explaining inter-individual differences in social information use, for three reasons. First, there is experimental evidence that they use social information to choose a breeding partner (Swaddle *et al.* 2005; Drullion & Dubois 2008) as well as food (Benskin *et al.* 2002). Second, even if female zebra finches on average significantly change their mating preference after having observed the mate choice of a conspecific, they differ widely in their tendency to weight one source of information over the other (Drullion & Dubois 2008). Third, recent findings have demonstrated that zebra finches are capable of self-control under certain conditions. More precisely, they can maintain high levels of cooperation in an iterated prisoner's dilemma, despite defecting provides a higher immediate payoff compared to cooperating that is advantageous only at the long-term (St-Pierre *et al.* 2009).

Material and methods

(a) Subjects

We used 23 (4 males and 19 females) commercially purchased non-related naive adult zebra finches that had never been in contact before; 15 females were used as subjects, 4 females served as models while the 4 males were used as potential mates in the mating preference experiment. All individuals were wild-type and marked with numbered plastic rings. Outside the experiments, the birds were kept in 14: 10 h light: dark photoperiod at a constant temperature of approximately 23°C with an *ad libitum* access to seeds and water. They were kept in same-sex cages (38×38×48 cm) with 1 to 3 birds per cage. Model and test females were kept in separated cages and males and females were in two separate rooms. All test females were exposed to the three experiments in the same order, with a two-week delay between each experiment.

(b) Mating preference experiment

The trials were conducted in a mate-choice apparatus that comprised three chambers separated by transparent partitions: an observation chamber (20×25×20 cm), a central choice chamber (35×40×35 cm) and a terminal chamber (30×40×35 cm) divided into two symmetrical compartments, each housing a single male. We measured the female preferences twice: before and after an observation period. First, we conducted an initial mate preference trial. A test female was placed in the observation chamber of the apparatus for a 2h

period, during which she could observe 2 males, one in each compartment of the end chamber. Then, we removed the transparent partition that confined the female to the observation chamber and measured the time she spent on the perches in front of each male during 1h, switching the males after 30min. After 24h, the test female was introduced again in the observation compartment for 2h. During that time she could observe the same pair of males, but the initially non-preferred male was interacting with a model female while the preferred male was alone. Following another 24h period, we measured the final preference of the test female using the same procedure as above.

(c) Feeding preference experiment

The trials were conducted in a simple three-chamber apparatus composed of an observation chamber (18×40×31 cm), a choice chamber (20×40×31 cm) and a terminal chamber (18×40×31 cm). The chambers were separated by removable transparent partitions. Trials were conducted in the morning and in the afternoon following 12h and 4h of food deprivation, respectively. We first measured the initial preference of the test females that could choose between millet seeds coloured either green or purple with food colouring. A test female was placed in the choice chamber which contained a transparent feeder with 10 seeds of each type. We allowed the female to eat approximately 10 seeds before the feeder was removed and then we counted the number of remaining seeds of each colour to determine the percent of each type of seeds that have been consumed. This procedure was repeated 5 consecutive times for each test female with an interval of 90s between two consecutive trials, and we estimated

its preference from the 5 trials. Then 2h after we measured the initial preferences, we introduced the test female in the observation chamber and a model female in the intermediate adjacent chamber. We had two model females that have been trained before the experiment to eat each only one type of seeds, and depending on the preference of the test female, we used one or the other model. Thus, the test female could observe the model who consumed only the 10 seeds of the less-preferred type. This observation period was repeated 5 consecutive times, with a 60s delay between each, and then we measured the final preferences of the test female, using the same procedure as above.

(d) Self-control experiment

We used a similar apparatus as for the feeding preference experiment with: an observation chamber, an immediate gain chamber and a differed gain chamber. The chambers were also separated by removable transparent partitions. All trials were conducted in the morning and in the afternoon following 12h and 4h of food deprivation, respectively. Before we can measure self-control, we trained the birds individually to associate the immediate gain chamber to a lesser reward and the differed gain chamber to a greater reward. In order to achieve this, we used two different feeder colours (blue and yellow) that contained 3 or 10 millet seeds and balanced the colours across birds. We initially exposed each test female to one feeder at a time. Afterwards, we presented both feeders at once and let the female make a decision, until she succeed in choosing systematically the feeder with the largest reward for at least 5 consecutive trials. Thereafter, we placed the two feeders in the immediate and

differed gain chambers respectively, but the feeder with the lesser reward was covered by a transparent plastic lid. The female was then obliged to wait in the immediate gain chamber without eating during 5s, before she can access to the differed gain chamber and obtain the largest reward. The training phase not only alerts the subjects the possibility of a larger reward but also allows them to make an association between the colour of feeders and the quantity of seeds therefore learning that delaying feeding leads to greater reward.

Two days after the training was completed, we performed the tests. Again both feeders were placed in the immediate and differed gain chambers, but without the plastic lid. The test female was introduced in the initial chamber and after 20s, the first partition was lifted, so she can access the immediate gain chamber. If she could not resist the temptation to feed during 5s, the trial ended. Otherwise, we lifted the second partition so she can access to the differed gain chamber and eat the 10 seeds. Each test female was submitted to 4 trials with a delay of 5s. Afterwards, the delay was incremented by 5s and the procedure was repeated until the female opted for the lesser reward 4 out of the 4 trials. The test phase allows us to determine to what extent the females are able to resist the urge to feed on the immediate smaller reward in order to benefit from the delayed larger reward.

(e) Statistical analyses

To test if females modified their preferences after having acquired social information, we compared their preferences for the initially non-preferred alternative (mate or food) between the two trials (before and after observation) with paired t-tests as the assumption of normality was met. Also, we investigated whether the propensity of females to use social information was consistent among contexts, by measuring Pearson's correlation coefficient between the change in females' preference (i.e. relative preference for the initially non-preferred alternative before observation minus relative preference for the same alternative after) in the mating and feeding preference experiments. Finally, we estimated an index of self-control for each female and tested whether it was correlated with social information use. To do that we first calculated for each delay the average time the female has been able to resist the temptation to feed in the immediate gain chamber based on its rate of success over the four consecutive trials (for instance if the female succeed 3 times out of 4 with a 5s delay, the average time was 3.75s for that delay). Then we summed the different values estimated for each delay and calculated Pearson' correlation coefficients between the changes in females' preferences (in each experiment as well as in average for the two combined experiments) and the index of self-control (log transformed). Statistical analyses were conducted using SPSS version 19.0 for PC.

Results

We found that female zebra finches copied the decision of the conspecific model in the two conditions. Indeed, they spent significantly more time in front on the initially non-preferred male after having observed this male interacting with a model (mean \pm SEM percent of time spent with the initially non-preferred male: initial test: 0.199 ± 0.020 , final test: 0.531 ± 0.057 ; paired t-test: $t_{14} = 5.539$; $P < 0.001$; Fig. 1a) and also consumed significantly more of the initially non-preferred food after having observed the model female eating only this food (mean \pm SEM percent of initially non-preferred food consumed: initial test: 0.208 ± 0.023 , final test: 0.514 ± 0.064 ; paired t-test: $t_{14} = 5.246$; $P < 0.001$; Fig. 1b).

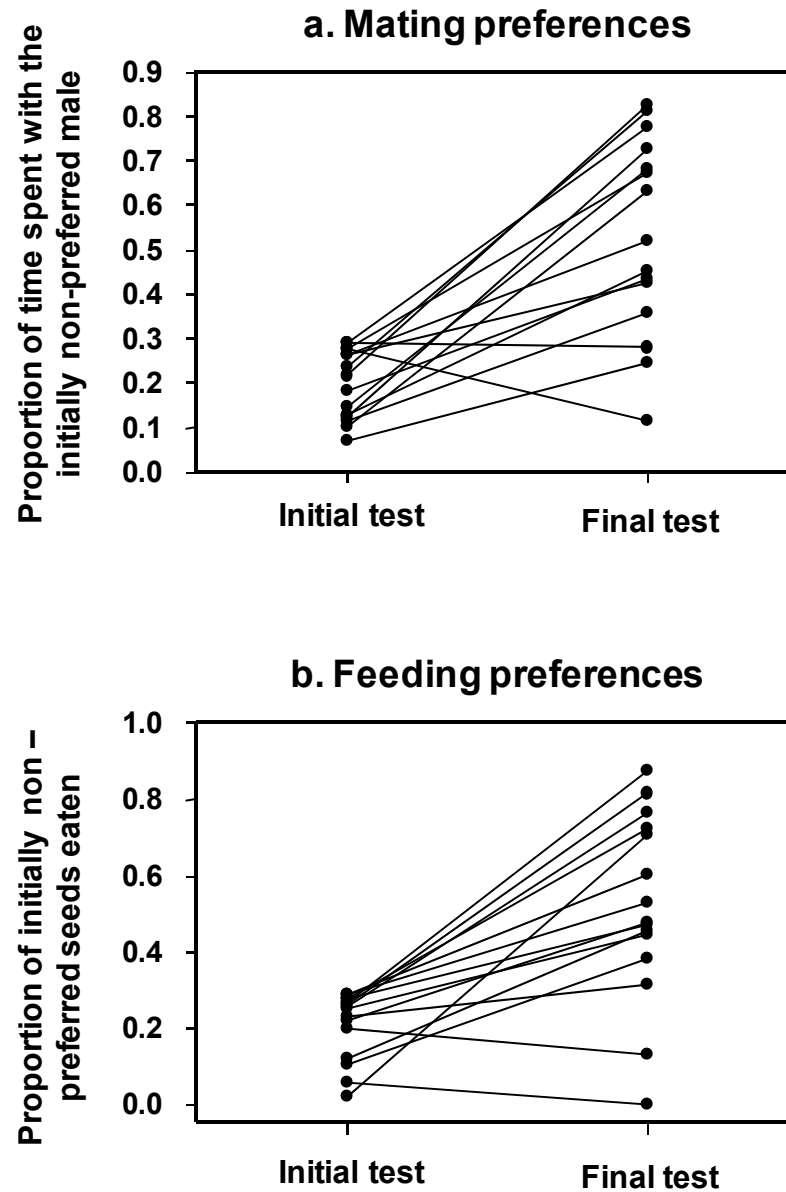


Figure 1. Change in preferences for A. mating partner and B. food.

Furthermore, despite all females had strong initial preferences (i.e. more than 70% of preference for one particular male or one particular food), they nevertheless differed widely among each other in their tendency to weight social and personal information, and the change in female preferences was positively correlated among the two conditions ($r=0.738$; $n=15$; $P=0.002$; Fig. 2).

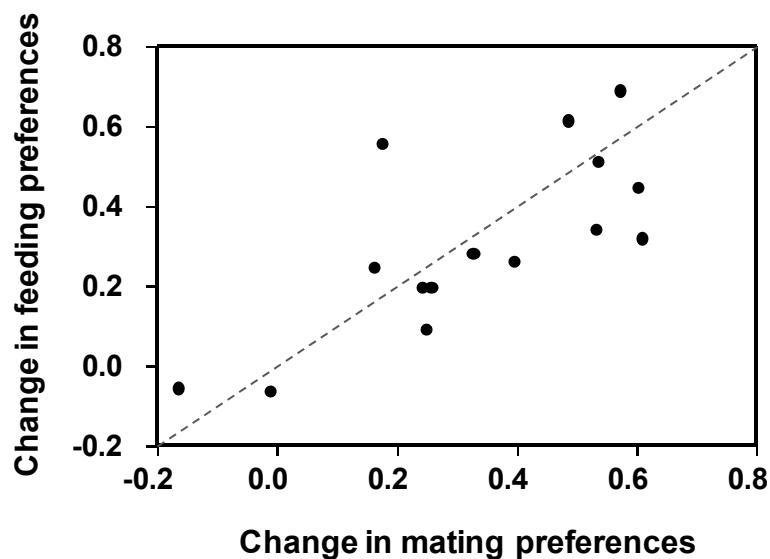


Figure 2. Relation between the females' tendency to use social information in a mating context and in a foraging context.

Females that changed their mating preferences the most were also those that modified their feeding preferences the most. Finally, the mean change in preferences for the two conditions was negatively correlated to the individual level of self-control ($r=-0.607$; $n=15$; $P=0.016$; Fig. 3). However, the effect of self-control on the females' propensity to use social information was stronger in the feeding preference experiment ($r=-0.649$, $n=15$, $P=0.009$) than in the mating preference experiment ($r=-0.485$; $n=15$; $P=0.067$).

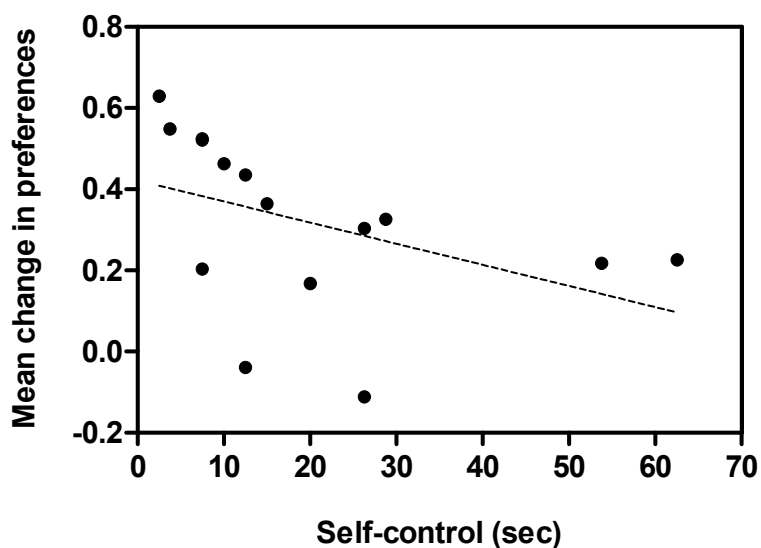


Figure 3. Influence of self-control on the average amplitude of change of female preferences.

Discussion

Supporting our expectations, we found that female zebra finches differed consistently in their propensity to exploit personal and social information. Indeed, in both experiments, females on average shifted their preferences towards the initially non-preferred alternative after having observed the choice of a conspecific model. Yet, there was large variation in their responses and the magnitude of the change in preferences was correlated between the two contexts. Females that relied more on social information therefore were the same in both the mating preference experiment and in the feeding preference experiment. Thus, our results confirm the hypothesis that the tendency to use social information is an intrinsic characteristic of individuals that reflects their ability to acquire reliable personal information (Boyd & Richerson 1988). Accordingly, we found that the most impulsive females relied on social

information to a greater extent compared to those that demonstrated higher levels of self control and hence probably benefited from greater assessment abilities. Results from a recent experiment with house sparrows (*Passer domesticus*) confirm our findings that the tendency of individuals to rely on social information is related to their learning abilities. More precisely, Katsnelson *et al.* (2011) found that sparrows with the highest scores in an individual-learning task had subsequently a higher tendency to use the producer tactic, and hence to search for their own food. Conversely, sparrows that performed poorly in the learning task, then had a stronger tendency to rely on the scrounger tactic, and hence to follow others to detect food.

Relying on others is considered as a risky strategy because the information provided by others may be outdated or inappropriate (Giraldeau *et al.* 2002; Wakano *et al.* 2004), and consequently may lead to maladaptive decisions (Boyd & Richerson 1985; Laland 2004). Thus theory predicts that social learning to be adaptive requires individuals to use social information selectively. Up to now, however, the question of when and for whom individuals should copy has been almost exclusively addressed by theoretical analyses (Boyd & Richerson 1988; Laland 2004; Rendell *et al.* 2010), while little effort has been made to investigate the nature of the strategy adopted by animals when they copy others. Our results strongly support Boyd and Richerson's (1988) assumption that animals copy when they are uncertain as how to behave. Copying a conspecific's decision should most often be observed when the individual's previous interactions leave them uncertain about the accuracy of its

assessment of the environment (Boyd & Richerson 1988). Indeed, we found that social information was used mainly by individuals incapable of acquiring reliable personal information, while those with well developed cognitive abilities, on the contrary, relied mainly on personal information. Such a *copy-when-uncertain* strategy is probably widespread in nature for several reasons. First, it is very simple to implement because it does not require individuals to assess the demonstrator's payoff or to make any judgments as to the relative profitability of alternative behaviour pattern, unlike other strategies as *copy-if-better*, whereby individuals switch strategy if the returns of the behaviour adopted by the demonstrator exceed those of their own behaviour (Schlag 1998). Second, *copy-when-uncertain* (and then *do-not-copy-when-certain*) is likely an adaptive strategy under most conditions. Indeed, as individuals relying on personal information discriminate accurately among alternatives, they always choose the best option, thereby inadvertently making adaptive information available for others to copy. Therefore, unless conditions change frequently and the information provided by asocial learners then becomes very quickly unreliable, individuals with poor discrimination abilities should benefit by copying. Recently, Rendell *et al.* (2010) organized a computer tournament in which strategies that differed with regards to how to use social and asocial learning competed against each other. Results from their simulations demonstrate that the success of individuals relying on social information critically depend on the ability of asocial learners to select the best behaviour to perform. More precisely, they found that the strategies that relied almost exclusively on social learning performed remarkably well because other agents were rational in demonstrating the

behaviour in their repertoire with the highest payoff. On the other hand, when they could not benefit from this filtering process, then social learners performed poorly. Thus, our results support their conclusions that the adaptive use of social learning would be strongly linked to the ability of individuals to recognize trustworthy informers. Discriminating between cheaters and trustable individuals, however, would be relatively easy in nature as learning abilities are related to several personality traits, such as boldness (Dugatkin & Alfieri 2003) or exploratory tendency (Sneddon 2003). Individuals therefore would use personality traits as predictors of their conspecifics' ability to acquire personal information and hence to provide reliable social information, and consequently would copy only adaptive behaviour. Thus, our findings strongly suggest that individual differences in cognitive abilities might have contributed to the emergence of animal personalities. Future empirical and theoretical work should then further explore the influence of cognitive abilities on personalities as well as address how the interplay between personalities and cognition contribute in maintaining consistent inter-individual differences.

Acknowledgements

During this study, P. Rosa was supported from a research grant awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. The research presented here was carried out under animal care permit 10-064 provided by Université de Montréal and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care.

References

- Benskin C., Mann N.I., Lachlan R.F. & Slater P.J.B. (2002). Social Learning Directs Feeding Preferences in the Zebra Finch, *Taeniopygia Guttata*. *Animal Behaviour*, 64, 823-828.
- Boyd R. & Richerson P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Boyd R. & Richerson P.J. (1988). An Evolutionary Model of Social Learning: The Effects of Spatial and Temporal Variation. In: *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* (T.R. Zentall & B.G. Galef, Jr., Eds). Lawrence Erlbaum Assoc Hillsdale, NJ, pp. 29-48.
- Budaev S.V. (1997). "Personality" in the Guppy (*Poecilia reticulata*): A Correlational Study of Exploratory Behavior and Social Tendency. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 399-411.
- Carlson S.M. & Moses L.J. (2001). Individual Differences in Inhibitory Control and Children's Theory of Mind. *Child Development*, 72, 1032-1053.
- Coolen I., Dangles O. & Casas J. (2005). Social Learning in Noncolonial Insects? *Current Biology*, 15, 1931-1935.
- Danchin E., Giraldeau L.A., Valone T.J. & Wagner R.H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*, 305, 487-491.

- Drullion D. & Dubois F. (2008). Mate-Choice Copying by Female Zebra Finches, *Taeniopygia Guttata*: What Happens When Model Females Provide Inconsistent Information? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 269-276.
- Duckworth A.L. & Seligman M.E.P. (2005). Self-Discipline Outdoes IQ in Predicting Academic Performance of Adolescents. *Psychological Science*, 16, 939-944.
- Dugatkin L.A. & Alfieri M.S. (2003). Boldness, Behavioral Inhibition and Learning. *Ethology Ecology & Evolution*, 15, 43-49.
- Galef B.G. & Laland K.N. (2005). Social Learning in Animals: Empirical Studies and Theoretical Models. *Bioscience*, 55, 489-499.
- Giraldeau L.A., Valone T.J. & Templeton J.J. (2002). Potential Disadvantages of Using Socially Acquired Information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1559-1566.
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M.W. & Lotem, A. (2011). Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 582-589.
- Kendal R.L., Coolen I. & Laland K.N. (2004). The Role of Conformity in Foraging When Personal and Social Information Conflict. *Behavioral Ecology*, 15, 269-277.
- Kendal R.L., Coolen I., van Bergen Y. & Laland K.N. (2005). Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol 35 (P.J.B. Slater, C.T. Snowdon, H.J. Brockmann, T.J. Roper & M. Naguib, Eds.), pp. 333-379.

- Kurvers R.H.J.M., van Oers K., Nolet B.A., Jonker R.M., van Wieren S.E., Prins H.H.T. & Ydenberg R.C. (2010). Personality Predicts the Use of Social Information. *Ecology Letters*, 13, 829-837.
- Laland K.N. (2004). Social Learning Strategies. *Learning & Behavior*, 32, 4-14.
- Laland K.N., Richerson P.J. & Boyd R. (1996). Animal Social Learning: Towards a New Theoretical Approach. In: *Social Learning in Animals: The Roots of Culture* (C.M. Heyes & B.G. Galef, Jr., Eds.). Academic Press San Diego, California, pp. 129-154.
- Marchetti C. & Drent P.J. (2000). Individual Differences in the Use of Social Information in Foraging by Captive Great Tits. *Animal Behaviour*, 60, 131-140.
- Michelena P., Jeanson R., Deneubourg J.-L. & Sibbald A.M. (2010). Personality and Collective Decision-Making in Foraging Herbivores. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 1093-1099.
- Mischel W., Shoda Y. & Rodriguez M.L. (1989). Delay of Gratification in Children. *Science*, 244, 933-938.
- Nomakuchi S., Park P.J. & Bell M.A. (2009). Correlation between Exploration Activity and Use of Social Information in Three-Spined Sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 20, 340-345.
- Rendell L., Boyd R., Cownden D., Enquist M., Eriksson K., Feldman M.W., Fogarty L., Ghirlanda S., Lillicrap T. & Laland K.N. (2010). Why Copy Others? Insights from the Social Learning Strategies Tournament. *Science*, 328, 208-213.

- Schlag K.H. (1998). Why Imitate, and If So, How? A Boundedly Rational Approach to Multi-Armed Bandits. *Journal of Economic Theory*, 78, 130-156.
- Sneddon L.U. (2003). The Bold and the Shy: Individual Differences in Rainbow Trout. *Journal of Fish Biology*, 62, 971-975.
- 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 B-Biological Sciences*, 276, 4223-4228.
- Swaddle J.P., Cathey M.G., Correll M. & Hodkinson B.P. (2005). Socially Transmitted Mate Preferences in a Monogamous Bird: A Non-Genetic Mechanism of Sexual Selection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 1053-1058.
- Tangney J.P., Baumeister R.F. & Boone A.L. (2004). High Self-Control Predicts Good Adjustment, Less Pathology, Better Grades, and Interpersonal Success. *Journal of Personality*, 72, 271-324.
- Templeton J.J. & Giraldeau L.A. (1996). Vicarious Sampling: The Use of Personal and Public Information by Starlings Foraging in a Simple Patchy Environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 105-114.
- Valone T.J. (2007). From Eavesdropping on Performance to Copying the Behavior of Others: A Review of Public Information Use. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1-14.
- Wakano J.Y., Aoki K. & Feldman M.W. (2004). Evolution of Social Learning: A Mathematical Analysis. *Theoretical Population Biology*, 66, 249-258.

Ward A.J.W., Thomas P., Hart P.J.B. & Krause J. (2004). Correlates of Boldness in Three-Spined Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 561-568.

Witte K. & Nöbel S. (2011). Learning and Mate Choice. In: *Fish Cognition and Behavior, 2nd Ed.* (C. Brown, K.N. Laland & J. Krause, Eds.). Blackwell Publishing Oxford (in press).

Chapitre 3

Discussion et conclusions générales

Discussion

Variations interindividuelles dans l'imitation et l'impulsivité

L'objectif de cette étude était d'examiner si la propension des femelles diamant mandarin à se servir de l'information sociale est constante dans différents contextes et si elle est corrélée au niveau de contrôle de soi. Les résultats que nous avons obtenus démontrent que les femelles diffèrent constamment dans leur propension à se servir de l'information acquise socialement et de l'information personnelle, dite asociale. En effet, dans les deux expériences d'information sociale, les femelles ont augmenté significativement leur préférence pour l'alternative initialement non-préférée. Une grande variation a cependant été observée dans l'amplitude des changements de préférence. Un premier aperçu de des résultats de la figure 1 du chapitre 2 semble indiquer que les individus avec les préférences initiales les plus faibles sont ceux qui sont le plus affectés par l'information sociale. Par contre, si l'on observe la corrélation entre l'amplitude de changement et les préférences initiales dans le contexte de choix de partenaire ($r=0.056$; $n=15$; $P=0.814$) et d'alimentation ($r=-0.287$; $n=15$; $P=0.3$), aucun effet n'est détecté. Nous avons trouvé que l'amplitude des changements observés était corrélée positivement entre les deux expériences, ce qui signifie que les femelles qui imitaient le plus le choix de partenaire d'une femelle modèle étaient également les plus propices à imiter la préférence d'une femelle modèle lorsqu'elles étaient exposées à une nouvelle source de nourriture. Enfin, les femelles qui avaient une plus forte propension à modifier leurs préférences après avoir acquis de l'information sociale étaient également plus impulsives. Si l'information personnelle obtenue par l'échantillonnage de l'environnement est fiable, les individus n'ont pas

nécessairement besoin d'avoir recours à l'utilisation sociale pour prendre une décision optimale. Seules les femelles qui ne peuvent pas évaluer la qualité d'un mâle avec certitude imitent le choix de leurs congénères (Gibson & Hoglund 1992). Les femelles présentaient des degrés d'impulsivité très variables, qui affectent très probablement leur capacité de discrimination. Selon un modèle proposé par Boyd et Richerson (1988), les animaux adoptent une stratégie qui consiste à "*imiter en cas d'incertitude*". L'imitation devrait donc le plus souvent être observée lorsque les interactions antérieures d'un individu le laissent incertain par rapport à l'exactitude de son estimation de l'environnement (Boyd & Richerson 1988). Ceci concorde avec nos résultats puisque nous avons trouvé que les femelles plus impulsives utilisent d'avantage l'information sociale lors de leur prise de décision que les femelles qui démontrent un plus haut degré de contrôle de soi. En effet, l'incapacité à se projeter dans le futur en choisissant par exemple une récompense immédiate de moindre importance serait une réponse à des contraintes d'obtention d'informations (Stephens 2002).

Fiabilité de l'information personnelle et contrôle de soi

Nous nous attendions à ce que l'impulsivité affecte l'utilisation d'information sociale parce que la capacité à démontrer du contrôle de soi est fortement corrélée avec plusieurs capacités cognitives complexes chez les humains (Mischel *et al.* 1989; Carlson & Moses 2001; Tangney *et al.* 2004; Duckworth & Seligman 2005). Ceci affecterait la capacité des individus à se procurer de l'information fiable au sujet de leur environnement. Dans une étude longitudinale effectuée chez 140 étudiants en huitième année, les individus qui démontraient plus de discipline et de

contrôle de soi performaient mieux que leurs collègues de classe plus impulsifs sur le plan académique (Duckworth & Seligman 2005). Le contrôle de soi est lié à une plus grande plasticité comportementale, c'est-à-dire à une plus grande capacité à s'ajuster à diverses situations, tandis que l'impulsivité, l'inclinaison au risque, la défection de la coopération et l'application de stratégies à court-terme lors de l'accouplement sont tous des facteurs qui sont inter-reliés (Tangney *et al.* 2004). Ceci semble supporter l'idée que la capacité d'acquérir de l'information personnelle fiable serait affectée par l'impulsivité, et, par conséquent, les individus plus impulsifs qui possèdent des capacités cognitives moins développées seraient plus enclins à se servir de l'information sociale.

Capacités cognitives et utilisation de l'information sociale

Pendant longtemps, l'utilisation de l'information sociale a été décrite comme étant un processus nécessitant des capacités cognitives supérieures. Dugatkin et Godin (1998) semblent également être parvenus à cette conclusion lors d'une étude chez les guppys. Ils ont déterminé que seules les femelles qui ont un accès illimité à une source de nourriture peuvent se permettre d'arrêter temporairement de rechercher de la nourriture pour pouvoir observer le choix de partenaire qu'effectuent leurs congénères (Dugatkin & Godin 1998). D'après eux, l'apprentissage social et les comportements reliés à l'imitation seraient donc des façons sophistiquées et complexes d'acquérir de l'information (Dugatkin & Godin 1998). Au contraire, Boyd et Richerson (1988) défendent que les individus seraient prédisposés à se fier à l'information sociale 1) lorsqu'il y a une lacune dans l'information personnelle acquise préalablement, ou 2) lorsqu'il y a une incertitude

par rapport au comportement approprié qu'ils doivent adopter. En fait, l'utilisation d'information sociale devrait augmenter lorsque les coûts de l'acquisition de l'information personnelle augmentent (Boyd & Richerson 1985, 1988). Il semblerait que l'utilisation d'information acquise socialement n'est pas toujours la solution la plus avantageuse, mais bien une solution intéressante lorsque l'information personnelle obtenue par l'échantillonnage de l'environnement n'est pas fiable. Une étude sur les criquets a démontré que l'apprentissage social a lieu chez cet insecte non-colonial et ce, par l'entremise d'utilisation d'indices sociaux qui permettent d'identifier un danger potentiel (Coolen *et al.* 2005). En effet, Coolen *et al.* (2005) proposent qu'au lieu d'être un indicateur de capacités cognitives élevées, l'apprentissage social serait en fait une solution relativement simple utilisée par un grand nombre d'espèces. Ainsi, les individus n'ayant pas les capacités cognitives nécessaires pour extraire de l'information personnelle fiable de l'environnement auraient la possibilité de se fier aux individus possédant de telles capacités.

Critiques et limitations

Nous interprétons les résultats comme quoi le contrôle de soi provoque des différences dans la propension à se servir de l'information sociale. Bien qu'une relation entre le contrôle de soi et des capacités cognitives telles que les capacités de discrimination a été observée chez les humains, ceci n'a pas encore été quantifié chez les autres animaux. Pour que nous puissions indiquer avec certitude que le contrôle de soi est une bonne mesure des capacités de discrimination de nos sujets et qu'il y a un lien causal entre l'utilisation d'information sociale et le contrôle de soi et donc que le contrôle de soi reflète non seulement ces capacités

chez les humains, mais également chez les animaux, plus d'études sont nécessaires. De plus, une étude en particulier propose qu'il y a un lien entre le taux métabolique basal et le contrôle de soi des espèces (Tobin & Logue 1994). Puisque le taux métabolique est un indice de la motivation de l'animal, ceci expliquerait le maintien de différences dans la capacité à résister à une récompense immédiate. Plus précisément, cette hypothèse stipule que le contrôle de soi des espèces est négativement corrélé au taux métabolique de base (Tobin & Logue 1994). Ceci a été démontré au niveau interspécifique en comparant des rats, des pigeons et des humains. Si l'on peut extrapoler ces résultats au niveau intraspécifique, ceci serait en accord avec l'hypothèse comme quoi l'état interne de l'organisme permettrait le maintien de différences interindividuelles du comportement dans le temps et différents contextes. Par ailleurs, si le contrôle de soi est une mesure pour comparer le taux métabolique global entre les espèces, il est possible qu'il soit un indicateur du taux métabolique au sein d'une même espèce. Si le contrôle de soi a des effets généralisables au sein des espèces humaines et non humaines, il est possible que l'on puisse également généraliser et donc affirmer que le contrôle de soi est une mesure des capacités discriminatoires non seulement chez les humains, mais également chez les animaux.

Une limite de cette expérience revient au fait que les femelles ont effectué les trois tests dans le même ordre. Ceci pourrait induire un biais puisqu'il n'est pas possible de détecter s'il y a un effet de l'ordre des traitements. Par exemple, il serait possible que les changements de préférences soient plus importants dans le contexte d'alimentation parce que les femelles avaient accès au succès des

modèles tandis que dans le contexte de choix de partenaire, elles avaient accès seulement aux décisions. Par contre, il se peut également que l'expérience précédente affecte l'amplitude de changement de préférence lors de la deuxième expérience où les femelles ont accès à l'information sociale. En effet, nous avons testé s'il y avait une différence significative entre les changements de préférences de partenaire et d'alimentation en fonction de l'impulsivité. En comparant la pente des deux changements, il a été possible de conclure que les différences entre ces deux pentes n'étaient pas significatives ($F=0.212$; $n=15$; $P=0.649$). De plus, une autre contrainte qui se présente est que les mesures ont été prises une seule fois. Même si de nombreuses études démontrent que ce type d'expérience reflète la propension d'un individu à se servir ou non de l'information sociale chez plusieurs espèces, un aspect important de la personnalité est que ce trait persiste dans différents contextes et dans le temps. En effet, aucun test de contrôle n'a été effectué pour déterminer si les femelles se servaient autant de l'information sociale ou étaient aussi impulsives suite à un délai plus important. Par contre, l'utilisation d'information sociale a été testée dans différents contextes et ce, à deux semaines d'intervalle, et les femelles qui imitaient dans un premier cas avaient également tendance à imiter suite à ce délais dans le deuxième contexte. En ce qui concerne notre mesure de contrôle de soi échantillonnée à une seule reprise, ceci pourrait présenter un biais parce que, là encore, ce trait n'a pas été testé dans différents contextes ou à un moment ultérieur. Par contre, si on se fie à l'hypothèse métabolique, le contrôle de soi est corrélé au taux métabolique basal, ce qui est une valeur relativement constante.

Conclusions générales

En conclusion, la plupart des études qui ont cherché à mettre en valeur l'existence de syndromes comportementaux jusqu'à présent, ont essentiellement démontré l'existence de corrélations entre plusieurs traits comportements (e.g. agressivité et exploration), mais rarement testé le même trait dans plusieurs contextes. De plus, très peu d'études encore se sont intéressées aux mécanismes qui génèrent ces corrélations. Dans cette étude, nous avons testé si les individus diffèrent de manière constante dans leur propension à utiliser de l'information sociale et si les différences interindividuelles pourraient refléter des différences en termes de capacités cognitives. Conformément à nos prédictions, nous avons démontré que l'utilisation d'information sociale était constante dans les deux contextes considérés (syndrome *étendu* (Sih *et al.* 2004)) et qu'elle était corrélée positivement au niveau d'impulsivité des individus. Ainsi, nos résultats suggèrent que les différences individuelles au niveau des capacités cognitives pourraient contribuer à l'émergence et au maintien de la personnalité chez les animaux. Les différents traits de personnalité mis en valeur (la propension à se servir d'information sociale et l'impulsivité) sont fortement inter-reliés et semblent être influencés par les capacités de discrimination des individus qui sont elles-mêmes influencées par les capacités cognitives relatives. D'autres traits plus communément mesurés tels que l'exploration, l'hardiesse, la néophobie ou encore l'agressivité pourraient ainsi être également corrélés aux traits que nous avons mesurés. Dans nos expériences, nous ne nous sommes pas attardés sur *qui* les individus devraient imiter (Laland 2004). Il est très probable que les stratégies

relatives à *qui* imiter interagissent avec les stratégies relatives à *quand* imiter (Kendal *et al.* 2005). À l'avenir il serait donc pertinent 1) de développer des expériences visant à évaluer l'efficacité des stratégies de *qui* imiter étant donné que cela a été très peu étudié de façon empirique (Kendal *et al.* 2005) et 2) d'explorer davantage le rôle de la cognition sur la personnalité. Plus précisément les études empiriques et théoriques futures devraient examiner l'influence des capacités cognitives sur les traits de personnalité et réciproquement, pour essayer de mieux comprendre en quoi les effets combinés de la personnalité et de la cognition contribuent à l'évolution et au maintien de différences interindividuelles au sein des populations.

Références

- Boyd R. & Richerson P.J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Boyd R. & Richerson P.J. (1988). An Evolutionary Model of Social Learning: The Effects of Spatial and Temporal Variation. In: *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* (T.R. Zentall & B.G. Galef, Jr., Eds). Lawrence Erlbaum Assoc Hillsdale, NJ, pp. 29-48.
- Carlson S.M. & Moses L.J. (2001). Individual Differences in Inhibitory Control and Children's Theory of Mind. *Child Development*, 72, 1032-1053.
- Coolen I., Dangles O. & Casas J. (2005). Social Learning in Noncolonial Insects? *Current Biology*, 15, 1931-1935.
- Duckworth A.L. & Seligman M.E.P. (2005). Self-Discipline Outdoes IQ in Predicting Academic Performance of Adolescents. *Psychological Science*, 16, 939-944.
- Dugatkin L.A. & Godin J.G.J. (1998). Effects of Hunger on Mate-Choice Copying in the Guppy. *Ethology*, 104, 194-202.
- Gibson R.M. & Hoglund J. (1992). Copying and Sexual Selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 229-232.
- Kendal R.L., Coolen I., van Bergen Y. & Laland K.N. (2005). Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol 35 (P.J.B. Slater, C.T. Snowdon, H.J. Brockmann, T.J. Roper & M. Naguib, Eds.), pp. 333-379.
- Laland K.N. (2004). Social Learning Strategies. *Learning & Behavior*, 32, 4-14.

- Mischel W., Shoda Y. & Rodriguez M.L. (1989). Delay of Gratification in Children. *Science*, 244, 933-938.
- Sih A., Bell A. & Johnson J.C. (2004). Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 372-378.
- Stephens D.W. (2002). Discrimination, Discounting and Impulsivity: A Role for an Informational Constraint. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1527-1537.
- Tangney J.P., Baumeister R.F. & Boone A.L. (2004). High Self-Control Predicts Good Adjustment, Less Pathology, Better Grades, and Interpersonal Success. *Journal of Personality*, 72, 271-324.
- Tobin H. & Logue A.W. (1994). Self-Control across Species (*Columba livia*, *Homo sapiens*, and *Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 126-133.