

Université de Montréal

**L'influence des capacités cognitives mâles et femelles sur le
choix de partenaire chez le diamant mandarin
(*Taeniopygia guttata*)**

par Véronique Chantal

Département des Sciences biologiques de l'Université de Montréal

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
option comportement animal

7 janvier 2016

© Véronique Chantal, 2016

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

L'influence des capacités cognitives mâles et femelles sur le choix de partenaire chez le
diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*)

Présenté par :
Véronique Chantal

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Timothée Poisot

.....
président-rapporteur

Frédérique Dubois

.....
directrice de recherche

Julie Morand-Ferron

.....
membre du jury

Résumé

S'approvisionner en nourriture est essentiel à la survie et au succès reproducteur. Lorsque les animaux font face à des changements environnementaux brutaux, ils doivent s'ajuster rapidement à leur nouvel environnement et parfois même innover dans leur façon de s'approvisionner. Des processus comportementaux et cognitifs, tels que l'innovation et l'apprentissage, permettent aux animaux d'intégrer de nouveaux comportements à leur répertoire comportemental afin de s'adapter de façon optimale. Les performances cognitives varient entre les individus d'une même population et bien que des études récentes se soient intéressées aux causes de ce phénomène, de convaincantes évidences sont manquantes afin d'expliquer pourquoi ces variations sont maintenues. Au cours de ce mémoire, les questions des pressions de sélection s'exerçant sur les performances d'alimentation par une tâche motrice nouvelle sont abordées afin de mieux comprendre l'évolution des capacités cognitives au sein d'une population captive de diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*). Nous avons tout d'abord testé si les femelles diamants mandarins modifient leurs préférences d'accouplement après avoir observé la performance d'alimentation par une tâche motrice nouvelle des mâles. Afin de déterminer si les femelles sont capables de discriminer entre les mâles sur la base de leur capacité cognitive, nous avons également évalué les performances d'apprentissage de chacune d'elles. En effet, des études ont suggéré qu'il peut être coûteux, spécialement en terme de temps, de discriminer entre des partenaires potentiels sur cette base. La généralisation d'une préférence pour un mâle performant à d'autres mâles possédant le même phénotype permettrait la réduction de ces coûts. Nous avons donc finalement testé si les femelles diamants mandarins peuvent généraliser leur préférence après avoir observé les

performances d'alimentation pour une tâche motrice nouvelle d'un mâle. Nos résultats suggèrent que les femelles diamants mandarins ne peuvent évaluer les capacités cognitives d'un mâle par l'intermédiaire de traits indicateurs. Toutefois, nous avons démontré qu'une observation directe des performances d'alimentation d'un mâle guide le choix d'appariement des femelles. Également, nous avons montré que les femelles peuvent généraliser l'apparence du mâle le plus performant et utiliser cette information lors de l'évaluation de nouveaux mâles. La relation entre les performances cognitives et le choix de partenaire pourraient s'expliquer par exemple par une meilleure exploitation de l'habitat, mais nécessite des études plus approfondies.

Mots-clés : Cognition, résolution de problème, performance d'alimentation, apprentissage, choix de partenaire, sélection naturelle et sexuelle.

Abstract

Successful foraging is essential for survival and reproductive success. When animals face rapidly change due to climate change or anthropogenic habitat destruction, they are force to quickly adjust their behaviour such as foraging. Innovation and learning, two processes related to cognitive functions, are know to allow animals to incorporate novel behaviours into their behavioural repertoires and thus to facilitate optimal responses to environmental change. Cognitive performance vary between and within individuals and although several studies have recently addressed the causes, convincing evidences for why inter-individual variations in cognitive performance are maintained in a population are still lacking. During my Masters, I investigated different selective pressures acting on foraging performance on a novel motor task to better understand the evolution of cognitive abilities in a captive population of zebra finch (*Taeniopygia guttata*). Firstly, we investigated whether female zebra finches modify their mating preferences after having observed the foraging performance of males on a novel motor task. We also assessed each bird's learning performance in a color associative task in order to check whether females could discriminate between the two males based on their learning performance. Discriminating among mates based on their cognitive ability might be very costly for females, especially in terms of time. Therefore, one way to reduce the cost of assessing mate would be to generalize their preferences to any male with the same phenotype as the most efficient observed individual. We finally investigated whether female zebra finches can generalize their mating preferences after having observed a male's foraging performance on a novel motor task. Our findings suggest that female zebra finches would be unable to assess male cognitive ability indirectly via morphological traits. However our results

demonstrate that direct observation of the males' performance on a foraging task can guide female mating preferences. We also demonstrates that female zebra finches can generalize the appearance of the male that is the most efficient at solving a motor task and then use this information to assessing new males. The relationship between cognitive performance and mating preference might be mediated throught habitat exploitation for example, but requires further investigation.

Keywords : cognition, problem-solving task, learning, innovation, foraging performance, mating preference, natural and sexual selection.

Table des matières

RÉSUMÉ.....	I
ABSTRACT.....	III
TABLE DES MATIÈRES.....	V
LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES.....	VII
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS	VIII
REMERCIEMENTS	IX
INTRODUCTION.....	1
SÉLECTION SEXUELLE	2
CHOIX DE PARTENAIRE	3
PROCESSUS COGNITIFS ET COMPORTEMENTAL	7
LES BÉNÉFICES DE L'INNOVATION ET DE LA COGNITION	10
APPRENDRE À FAIRE LE BON CHOIX	12
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES DE TRAVAIL	13
CONTRIBUTION DES CO-AUTEURS.....	17
CHAPITRE 1.....	18
DÉCLARATION DES CO-AUTEURS	20
ABSTRACT	21
INTRODUCTION.....	23
METHODS	26
RESULTS	30
DISCUSSION	31
ACKNOWLEDGMENTS.....	35
REFERENCES.....	36
FIGURE LEGENDS.....	39

CHAPITRE 2.....	41
DÉCLARATION DES CO-AUTEURS	43
ABSTRACT	44
INTRODUCTION.....	45
METHODS	47
RESULTS	50
DISCUSSION	51
ACKNOWLEDGMENTS.....	54
REFERENCES.....	54
FIGURE LEGENDS.....	58
DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES	59
COMMENT LA PERFORMANCE DE RÉOLUTION DE PROBLÈMES D’UNE TÂCHE ALIMENTAIRE PEUT-ELLE INFLUENCER LE CHOIX DE PARTENAIRE? ET COMMENT LES PERFORMANCES COGNITIVES D’UN PARTENAIRE POTENTIEL PEUVENT-ELLES ÊTRES ÉVALUÉES?.....	61
COMMENT UNE PRÉFÉRENCE POUR LES PERFORMANCES COGNITIVES D’UN PARTENAIRE POTENTIEL PEUT-ELLE ÊTRE MAINTENUE? ET COMMENT LES VARIATIONS INTERINDIVIDUELLES DANS LES CAPACITÉS COGNITIVES PEUVENT-ELLES ÊTRE MAINTENUES DANS UNE POPULATION?	70
PERSPECTIVES	73
BIBLIOGRAPHIE.....	I

Liste des tableaux et figures

Chapitre 1 :

Article 1 :

Figure 1. Side view of the novel motor learning task.

Figure 2. Top view of the mate-choice apparatus with: the observation compartment (A), the male compartment (C) and the choice compartment (B) divided into the neutral zone (red perch) and the choice zone (yellow perch). The black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

Figure 3. Mean (\pm SEM) percent of choosing time spent in front of the male that was the most efficient at solving the motor task, before and after females had observed the males' performance.

Chapitre 2 :

Article 2 :

Figure 1. Side view of the associative learning apparatus with : the observation and choice chamber. The black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

Figure 2. Relation between the change in females' preferences for the most efficient male and their associative learning score estimated as the number of trials required to solve the task (hence, a lower associative learning score represents a higher associative learning ability).

Liste des sigles et abréviations

°C : degré Celsius

cm : centimètre

h : heure

Etc. : et cætera

Ex. : exemple

NCL : nidopallium caudolatérale

HVC : high vocal center

g : general factor of cognitive ability

c.-à-d. / i.e. : c'est-à-dire

Remerciements

Je tiens à remercier ma directrice, Frédérique, qui m'a encouragé à entreprendre une maîtrise et m'a apporté de précieux conseils pour l'accomplissement de ce mémoire. Merci de m'avoir fait confiance et m'avoir soutenu tout au long de ce beau projet.

Je remercie tous mes collègues de laboratoire pour nos nombreuses discussions et nos rires (Shawi, Grand-mère, la Monégasque et la Française québécoise). Particulièrement je tiens à remercier Julie dont les expériences ont fait avancer mon sujet de maîtrise. Ton aide m'a été précieuse à plusieurs étapes de mon projet. Je remercie aussi Camille, avec qui j'ai partagé le plus de mon temps et dont les encouragements me donnaient la plus grande des confiances. Ton rire me faisait oublier tous mes soucis. Également, je remercie Léa-Marie, qui m'a aidé avec l'apprentissage des oiseaux ainsi que l'analyse de plusieurs vidéos.

Et finalement, merci à ma mère, ma plus grande admiratrice, et à mon père, de m'avoir soutenue et d'avoir cru en moi tout au long de cette aventure. Merci à ma sœur, mon modèle et ma plus grande source de motivation dans la vie. Merci à mes amis, plus particulièrement Solveig, de m'avoir accompagné dans cette grande période de ma vie. Merci à mon amoureux, Laurent-Xavier, pour ses blagues, sa patience, ses encouragements et son amour inconditionnel. Je vous aime.

Introduction

Sélection sexuelle

La sélection sexuelle, processus complémentaire à la sélection naturelle proposée par Darwin (1871), permet d'expliquer l'évolution de traits phénotypiques à priori coûteux et désavantageux pour un individu, mais servant à faciliter l'accès aux partenaires sexuels, puisqu'ils lui confèrent un avantage reproductif (Fisher 1930). Ce type de sélection se divise en deux composantes non exclusives, soit la sélection intra et intersexuelle. La sélection intrasexuelle concerne l'évolution de caractères sexuels secondaires procurant un avantage compétitif (ex. : les bois) lors d'affrontements entre des individus de même sexe, souvent les mâles, pour l'accès à des partenaires. La sélection intersexuelle correspond aussi à l'évolution de caractères sexuels secondaires, mais qui indiquent la qualité du porteur (ex. : plumage coloré) et ne lui procurent aucun avantage en terme de survie. L'évolution de ces traits secondaires sexuellement attirants chez un individu d'un certain sexe dépendrait de l'évolution simultanée d'une préférence en faveur de ceux-ci chez le sexe opposé (Fisher 1930; Eshel et al. 2000). La théorie de la sélection sexuelle, principalement intersexuelle, suppose donc que le choix de partenaire est important.

Chez les espèces monogames, les deux sexes peuvent être sélectifs et donc avoir diverses préférences pour les traits sexuels qui accordent un avantage sélectif indirect au sexe opposé. Toutefois, les femelles ont intérêt à être plus exigeantes que les mâles pour diverses raisons: 1) Le principe d'anisogamie, c'est-à-dire que pour une même quantité de ressources les femelles vont produire beaucoup moins de gamètes que les mâles et ont donc intérêt à choisir un partenaire de bonne qualité pour maximiser leur investissement (Bateman 1948).

Au contraire des femelles, les mâles cherchent à maximiser le nombre de partenaires et non leur qualité afin d'augmenter leur succès reproducteur. 2) Le principe d'investissement parental, c'est-à-dire que le sexe qui investit le plus dans sa descendance, généralement les femelles, limite le succès reproducteur du sexe qui investit le moins et devrait donc être plus sélectif (Trivers 1972). Dans un tel contexte, l'élaboration de caractères sexuels secondaires chez les mâles est avantageuse du moment où les chances d'accéder à un partenaire se voient augmentées.

Choix de partenaire

Bénéfices directs et indirects

En milieu naturel, les caractères sexuels secondaires des mâles reflètent bien souvent leur habileté à fournir des avantages matériels ou bien leur qualité génétique (Møller et Jennions 2001). Ainsi, c'est la préférence¹ des femelles pour certains caractères sexuels secondaires qui guide leur choix vers un partenaire potentiel. De façon optimale, les femelles devraient préférer un partenaire de bonne qualité en terme de bénéfices directs (ressources) et indirects (génétique) qu'ils peuvent fournir (Kirkpatrick et Ryan 1991; Andersson 1994). Les bénéfices directs fournis par les mâles sont ceux apportant un avantage direct sur la fécondité des femelles et la survie des jeunes, par exemple un territoire et de la nourriture de bonne qualité ainsi que des soins parentaux supérieurs. Les bénéfices indirects sont ceux ayant un impact

¹ Une « préférence » se définit comme étant une propriété sensorielle et comportementale qui influence la propension d'un individu à s'associer à un phénotype particulier. Le « choix de partenaire » se définit donc comme étant la forme d'association qui survient en partie due aux préférences (Jennions & Petrie, 1997).

indirect sur la fécondité de la descendance par l'entremise de la femelle (Andersson 1994; Andersson et Simmon 2006). Par exemple, l'hypothèse des bons gènes suppose que les traits sexuels secondaires utilisés par les femelles dans le but de discriminer les mâles reflètent honnêtement la qualité génétique de ceux-ci (Zahavi 1975; Hamilton et Zuk 1982; Andersson 1986). En effet, selon le principe du handicap (Zahavi 1975) seuls les mâles de bonne qualité peuvent développer et exhiber de tels caractères proéminents démontrant leur aptitude à bien survivre en nature (condition-dépendant). Ces caractères seraient par ailleurs héréditaires et amélioreraient alors la survie (Andersson 1986) et l'aptitude de la progéniture du mâle les portant (Andersson 1982; Sheldon 2000). Les femelles fondent alors leur choix sur la taille des ornements physiques des mâles, reflet de leur qualité génétique générale (Andersson 1982; Andersson 1986), et sur la qualité de leur comportement (Andersson et Simmons 2006).

Traits indicateurs de qualité

Le choix d'un partenaire mâle, ou plutôt, l'évaluation de sa qualité est donc une étape très importante permettant de maximiser au mieux l'aptitude phénotypique individuelle des femelles et de leurs descendances. Cette évaluation peut se faire directement, quoiqu'elle se fasse généralement indirectement à l'aide de plusieurs traits secondaires sexuels dits indicateurs (Candolin 2003). Les traits indicateurs sont corrélés à la qualité des mâles et peuvent ainsi permettre aux femelles d'identifier, de discriminer² et de préférer les mâles dits supérieurs (Zahavi 1975; Andersson 1982; Hoelzer 1989). Les modèles théoriques prédisent

² Discrimination : apprentissage des différentes conséquences entre deux différents stimuli.

en effet qu'il y a préférence directe pour l'adaptation et la performance des individus du sexe opposé et donc que les mâles « supérieurs » ayant développé les traits préférés par sélection sexuelle sont favorisés lors du choix de partenaire et possèdent un meilleur succès reproducteur que les autres mâles (Darwin 1871; Jacobs 1996). Par exemple, il a été démontré chez plusieurs espèces d'oiseaux que les femelles préfèrent les mâles prodiguant davantage de soins parentaux (Hoelzer 1989; Norris 1990), ayant un chant plus complexe (Houtman 1992; Hasselquist et al. 1996; DeVoogd 2004; Holveck et Riebel 2007; Woodgate et al. 2012), ayant un bec plus rouge (Burley et Coopersmith 1987; Simons et Verhulst 2011) et même ceux démontrant un taux d'alimentation plus performant (Snowberg et Benkman 2009). Par ailleurs, les femelles seraient aptes à utiliser plusieurs de ces traits indicateurs simultanément, augmentant ainsi la force de préférence et diminuant par le fait même la fréquence d'erreurs lors du choix de partenaire (Candolin 2003).

Covariance des préférences

Du fait de contraintes évolutives particulières, les préférences individuelles chez les femelles d'espèces monogames sont très variables. En effet, ce type de régime comporte un investissement parental très élevé engendrant d'importants coûts ainsi qu'une disponibilité restreinte du nombre de mâles dits supérieurs une fois en couple, lors de la saison d'accouplement (Trivers 1972). Ces variations existent dû à plusieurs facteurs génétiques, sociaux (effet des conspécifiques) et environnementaux tels que les contraintes de temps et d'énergie, la capacité de discrimination, la compétition mâle-mâle et femelle-femelle, la copie du choix de partenaire et le phénomène de qualité-dépendance (Jennions et Petrie, 1997). Par exemple, le phénomène de qualité-dépendance énonce que la décision d'une femelle

monogame de s'associer avec un mâle donné tient compte à la fois de la qualité du mâle ainsi que de sa propre qualité (MacDougall et Montgomerie 2003; Burley et Foster 2006 ; Riebel et al. 2010 ; Holveck et al. 2011). Les femelles de qualité moindre ont avantage et sont contraintes à s'associer avec un mâle de même qualité plutôt qu'un mâle de trop grande qualité très sollicité afin de réduire les pertes de temps et d'énergie, de même que les risques de diminution des soins parentaux, de désertion et de copulation hors couples (Burley 1986, Burley et Symanski 1988). L'investissement des femelles dans le choix d'un partenaire est ainsi optimisé. Le temps est aussi un puissant facteur menant à la covariation des préférences femelles et de l'ornementation mâle. En effet, Sullivan (1994) a démontré que les femelles contraintes par le temps basent leur choix sur les traits morphologiques statiques des mâles faciles à distinguer, alors que les femmes non contraintes par le temps se basent davantage sur l'exhibition comportementale (ex : les parades). De même, les femelles possèdent des motivations et des capacités générales de discrimination variables : lorsqu'il est difficile de discriminer deux stimuli, certaines femelles utilisent préférentiellement les signaux plus faciles à distinguer (Bishop et al. 1995). Afin de contrer le manque ou la perte de temps, il a été démontré que les femelles peuvent faire des choix non indépendants en copiant celui des autres (Pruett-Jones 1992), puis même en généralisant³ cette préférence à d'autres mâles (Enquist & Johnstone 1997 ; Godin et al. 2005 ; Swaddle et al. 2005; Bowers et al. 2012). La généralisation des préférences semble être l'une des seules stratégies permettant aux individus de réduire les coûts liés à l'échantillonnage personnel tout en maintenant les bénéfices de s'associer à un partenaire de qualité lors d'un premier choix ou suite à un changement de

³ Le processus de généralisation se définit comme étant une réponse à un stimulus particulier résultant d'une expérience précédente avec un autre stimulus (Lieberman 2000).

partenaire.

Diverses études avec les poissons et les oiseaux ont démontré que les préférences des femelles ne sont pas statiques, émergent d'expériences sociales et sont en partie un produit de l'apprentissage (Kodric-Brown et Nicoletto, 2001; Verzijden et al. 2012; Cumming 2015). Récemment, on reconnaît que des processus cognitifs, plus précisément l'apprentissage du choix de partenaire, contribuent à la variation des réponses femelles (Cate et Rowe 2007 ; Verzijden et al. 2012 ; Ryan et Cummings 2013).

Processus cognitifs et comportemental

La cognition est définie comme étant l'ensemble des mécanismes neuronaux qui permettent aux animaux d'acquérir des informations sur leur environnement, de les traiter et de les mémoriser pour pouvoir ensuite les utiliser et ainsi décider de leurs actes (Shettleworth 2001). Plusieurs processus cognitifs de base, tels que la perception, l'apprentissage⁴, la mémoire ou encore la prise de décision, jouent un rôle important à chaque instant de la vie des animaux, par exemple lors de la communication, le choix du partenaire, ou encore l'approvisionnement (Dukas 2004, Shettleworth 2009). Chez les oiseaux, la capacité d'apprentissage associatif, c'est-à-dire la capacité d'associer un contexte particulier avec une séquence motrice ou comportementale spécifique appelée à être utilisée ultérieurement, telle la généralisation d'une préférence, est influencée par le nidopallium caudolatérale (NCL; Veit et al. 2015). Il est suggéré que le NCL serait le centre de contrôle du comportement de flexibilité et de la

⁴ L'apprentissage est le processus par lequel le comportement d'un individu est modifié par des informations acquises par expérience (Dukas 2004 ; Shettleworth 2009).

cognition chez les oiseaux, tout comme le cortex préfrontal chez les mammifères (Veit et al. 2015). Par ailleurs, la résolution de problème serait liée à de l'apprentissage opérant, une forme d'apprentissage associatif au cours de laquelle les comportements désirables augmentent en fréquence et les comportements indésirables diminuent en fréquence (Thorndike, 1905). La discrimination, l'apprentissage associatif et la généralisation sont des processus interreliés qui résultent de la cognition générale et qui peuvent prédire l'«intelligence» selon certains auteurs (Kaufman et al. 2009). Ces processus permettent de reconnaître et de se souvenir de stimuli importants, tels qu'un partenaire potentiel ou l'emplacement d'une source de nourriture, généralement critique pour une bonne survie ou une meilleure aptitude.

Les animaux peuvent répondre à des circonstances et à des contraintes physiologiques nouvelles par des comportements nouveaux ou modifiés qui sont considérés comme étant des innovations (Laland et Reader 1999). Ces comportements nouveaux leur permettent d'exploiter et de localiser de nouvelles sources de nourriture et de nouveaux habitats ou des ressources existantes plus facilement (Sol 2009; Cantalapiedra et al. 2014). De nombreux cas d'innovations alimentaires ont pu être observés en différents lieux et contextes chez les oiseaux et les mammifères (Lefebvre et al. 1997, Overington et al. 2009b). Pour ne nommer que le cas le plus connu et documenté, citons celui des mésanges (*Parus*) britanniques qui ont appris à ouvrir des bouteilles de lait et ainsi consommer une nouvelle source de nourriture (Lefebvre 1995). L'innovation a souvent été considérée comme un marqueur de l'intelligence animale, lié aux capacités cognitives générales (Chiappe et MacDonald 2005). En effet, l'intelligence se réfère aux connaissances d'un individu utilisées afin de résoudre un problème ainsi qu'à sa capacité à résoudre de nouveaux problèmes et à apprendre, ce qui signifie pour

certaines que l'innovation est une caractéristique déterminante de celle-ci (Muthukrishna et Henrich 2016). Toutefois, il est aussi avancé que l'innovation est à la base de multiples processus, incluant des processus cognitifs (ex. : l'apprentissage associatif), mais aussi des processus non cognitifs (ex. : la perception, la généralisation, la néophobie, la créativité, etc.) (Reader et al. 2016). Les recherches sur l'innovation sont nombreuses, cependant les mécanismes qui sous-tendent la diversité de ce phénomène comportemental et ses potentielles conséquences évolutives font encore l'objet de débats.

Afin de mesurer les capacités d'innovation ou d'apprentissage en laboratoire, la résolution de problèmes est classiquement utilisée (Webster et Lefebvre 2001 ; Thornton et Lukas 2012 ; Griffin et Guez 2014). En effet, plusieurs ont démontré que la résolution de problèmes (généralement pour une tâche de recherche alimentaire) est positivement corrélée aux capacités d'apprentissage ou aux capacités cognitives générales et constitue un test écologique significatif afin de mesurer la variation intra et interindividuelle de l'innovation (revu dans Griffin et Guez 2014). Il est toutefois à noter que les variations dans la performance de résolution de problèmes et d'alimentation peuvent aussi être expliquées et influencées par diverses composantes non cognitives telles que la diversité motrice⁵, la motivation⁶ et la force physique (revu dans Griffin et Guez 2014). De plus, les concepts d'« intelligence » et de « capacités cognitives générales » ne faisant pas consensus au sein de la communauté

⁵ La diversité motrice se définit comme étant le nombre total d'actions motrices distinctes exprimé au cours de la résolution de problème d'un individu (Griffin et Guez 2014).

⁶ On parle ici de motivation liée à la persistance et non à la morphologie d'un individu : il n'y aurait aucun lien entre la performance de résolution de problème et la motivation liée à la condition corporelle (Griffin et Guez 2014).

scientifique chez les animaux non humains (Shettleworth 2001), comparer les performances cognitives et d'innovation entre les espèces ainsi qu'entre les individus d'une même espèce reste une tâche délicate (Boesch 2007). Cette tâche est pourtant très importante puisqu'elle contribue à l'amélioration de nos connaissances sur la variation intra et interindividuelle.

Les bénéfices de l'innovation et de la cognition

Des études récentes tentent d'étudier le lien entre la performance cognitive ou adaptative d'un individu et son aptitude ou des traits reliés à celui-ci. Par exemple, il a été proposé qu'un individu innovant devrait être plus flexible face aux changements de son environnement ou à un nouvel environnement et devrait donc pouvoir s'y adapter en développant de nouveaux comportements et voir ses chances de survie augmenter (Sol et al. 2005a; Sol et al. 2007). Cette capacité pourrait également favoriser le phénomène de spéciation (Sol et al. 2005; Cantalapiedra et al. 2014) ou pousser vers le généralisme d'habitat (Overington et al. 2011). Aussi, certaines capacités cognitives permettraient de se remémorer des liens de parenté, des rangs de dominance et des rencontres passées lors d'une rencontre avec un congénère, permettant ainsi aux individus d'éviter les confrontations répétées avec des rivaux et la consanguinité par exemple (Wilkinson 1984). D'autres permettraient à un individu de manipuler ses rivaux afin de cacher ou d'accéder à des ressources (Emery et al. 2004). Il a aussi été démontré que les capacités d'apprentissage d'expériences passées permettraient aux individus de choisir un meilleur partenaire et un meilleur site de reproduction, ainsi que de synchroniser leur reproduction avec les conditions actuelles de l'environnement (Doliguez et al. 2004 ; Grieco et al. 2002). Finalement, des études interrelient l'apprentissage associatif, à la performance d'alimentation et à l'augmentation de l'aptitude reproductive (Pelletier et McNeil

2003 ; Raine et Chittka 2008). Certaines ont démontré une corrélation positive entre la performance de résolution de problème et le succès reproducteur, ainsi que la grandeur de la portée (Keagy et al. 2009 ; Cole et al. 2012 ; Cauchard et al. 2013 : revu dans Morand-Ferron et al. 2016). Ces études suggèrent que les individus présentant des capacités cognitives plus importantes obtiendraient un meilleur succès reproducteur en raison d'une meilleure capacité à exploiter leur habitat de façon optimale (Cole et al. 2012). Ensemble, ces recherches suggèrent de façon indirecte que les capacités cognitives des mâles seraient un indicateur fiable de qualité puisqu'elles reflètent les capacités d'un individu à s'adapter à de nouvelles conditions et aux facteurs stressants (Spencer et MacDougall-Shackleton 2011) ou à fournir des ressources de meilleure qualité et de façon stable par exemple (Cole et al. 2011 ; Cauchard et al. 2013).

La sélection naturelle agit sur des traits héréditaires qui confèrent un avantage compétitif pour l'accès à des ressources ou à des opportunités d'accouplement. Dans la mesure où les capacités cognitives sont héréditaires (Croston et al. 2015), des avantages indirects peuvent ainsi survenir pour les femelles, c'est-à-dire qu'elles bénéficieraient du fait que leur fils hériterait des traits critiques de leur père (Fisher 1930; Komdeur et Pen 2002). En lien avec l'hypothèse des bons gènes, ces traits hérités vont augmenter la survie et/ou le succès reproducteur des descendants mâles à travers le choix de partenaire des mères et ils vont, par le fait même, augmenter l'aptitude des parents. Plusieurs études ont démontré une forte héritabilité de l'intelligence, de la cognition générale, du volume du cerveau et des performances de mémorisation spatiale chez l'humain, toutefois, peu ou pas d'études n'ont pu démontrer ce lien direct, hors de tout doute, chez les animaux non humains (revue dans Croston et al. 2015).

Apprendre à faire le bon choix

L'apprentissage dans un contexte de choix de partenaire se définit comme étant un processus affectant le développement de préférences et d'autres comportements impliqués dans le choix de partenaire par l'exposition à des stimuli, c'est-à-dire les phénotypes ou comportements des partenaires potentiels et des congénères présents (Verzijden et al. 2012). Dans plusieurs cas, il a été démontré que les animaux apprennent à faire de meilleurs choix à travers leurs expériences avec divers partenaires potentiels (Dukas 2004 ; Magurran et Ramnarine 2004). Les compétences qu'ils ont à reconnaître et à se souvenir des rencontres précédentes sont une propriété fondamentale du système neural pouvant être mise en valeur par la sélection sexuelle et naturelle (Jacobs 1996). Par exemple, si les femelles peuvent évaluer les capacités cognitives d'un mâle et ainsi reconnaître qu'il apprend plus rapidement, plus efficacement ou une plus grande quantité d'informations qu'un mâle rival, alors cela peut être le signe que ce premier est un partenaire de qualité supérieure (Keagy et al. 2011b). De plus, des processus cognitifs tels que la résolution de problème et la performance d'apprentissage seraient liés à des traits phénotypiques tels que la coloration des plumes chez la mésange (*Parus*; Cauchard 2014) et la complexité du chant chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*; Boogert et al. 2008; voir cependant Templeton et al. 2014). De ce fait, il est suggéré que la pression de sélection sexuelle exercée par les femelles sur les capacités cognitives des mâles met en valeur des traits sexuels indicateurs permettant à celles-ci d'évaluer la performance des mâles indirectement ou, au contraire, des comportements d'apprentissage et innovateurs offrant la possibilité d'une évaluation directe. En effet, plusieurs études ont indirectement démontré que le choix de partenaire des femelles peut être guidé par les performances cognitives des mâles, soit par la performance d'approvisionnement liée aux capacités d'apprentissage chez les

guppys (*Poecilia reticulata*; Shohet et Watt 2009), soit par la performance de résolution de problème liée à la confection des tonnelles chez les jardiniers satinés (*Ptilonorhynchus violaceus*; Keagy et al. 2009), ainsi que par la complexité du chant chez les diamants mandarins lié à la résolution de problème (Boogert et al. 2008; voir cependant Templeton et al. 2014). Une seule et unique étude sur les becs-croisés des sapins (*Loxia curvirostra*) par Snowberg et Benkman (2009) a fourni la preuve que les femelles peuvent aussi évaluer directement la performance d'approvisionnement, une activité souvent liée aux capacités de résolution de problèmes, d'un mâle lors du choix de partenaire. Il est donc supposé que certaines capacités cognitives telles que la résolution de problèmes et la mémorisation spatiale permettant aux mâles d'acquérir plus de ressources jouent un rôle dans le choix de partenaire et sont sélectionnées pour l'avantage direct obtenu par les femelles ou, dans la mesure où ces compétences sont héréditaires, indirect (Boogert et al. 2011a).

Objectifs et hypothèses de travail

Des traits cognitifs tels que la complexité du chant d'oiseaux (Shettleworth 2010) et des traits adaptatifs tels que la performance d'alimentation sont connus comme étant sujets à la sélection sexuelle (Snowberg et Benkman 2009; Keagy et al. 2011b). En effet, des individus ayant une bonne aptitude cognitive et adaptative pourraient faire face à de fortes pressions de sélection si celles-ci renforcent la capacité d'un animal à produire des indices de choix de partenaires élaborés. L'innovation étant hypothétiquement reliée aux capacités cognitives (Ramsey et al. 2007; Overington et al. 2009b) et d'adaptation (Sol et al. 2007) d'un individu, la présente étude vise donc à démontrer l'existence possible d'une préférence chez les femelles de

l'espèce *Taeniopygia guttata* pour des mâles dits innovateurs, à savoir si elles utilisent indirectement ou plutôt directement les capacités innovatrices des mâles pour en évaluer la qualité, excluant la complexité du chant⁷ (Chapitre 1). Il existe de nombreux exemples de femelles choisissant un partenaire sur la base de traits liés à des capacités cognitives (ex. : Spritzer et al. 2005), toutefois certains se contredisent et font encore l'objet de débats. Boogert et collaborateurs (2008) ont été les premiers à tester le lien entre la complexité du chant, caractère sexuel secondaire indiquant la qualité (Spencer et MacDougall-Shackleton 2011), et le temps nécessaire à l'apprentissage de la résolution d'une tâche alimentaire chez les diamants mandarins captifs. Cette hypothèse est contredite par une expérience en milieu naturel chez les diamants mandarins (Templeton et al. 2014), ainsi que pour d'autres espèces chez qui la complexité du chant est négativement corrélée à une tâche d'apprentissage inversée (Boogert et al. 2011b) ou pour qui la taille du répertoire du chant est négativement corrélée à une tâche d'apprentissage spatial (Sewall et al. 2013). Dans d'autres cas, bien que les mâles apprenant plus rapidement soient préférés par les femelles, les traits corrélés à la performance, quant à eux, ne le sont pas (Shohet et Watt 2009). Puisque les traits phénotypiques peuvent véhiculer plusieurs types d'informations, le choix direct d'un partenaire pour une compétence cognitive peut être plus utile, mais cela devra être démontré et validé. Un premier objectif de cette étude abordé au chapitre 1 vise à vérifier si les femelles diamants mandarins savent différencier les mâles innovateurs des non innovateurs (capable

⁷ La complexité du chant se mesure par le nombre de chants, syllabes ou éléments différents produits par un individu et est associée avec une structure du cerveau chez les oiseaux, le HVC (« High Vocal Center »; Airey et DeVogd 2000).

d'effectuer une nouvelle tâche cognitive et motrice liée à l'alimentation versus incapable), et par le fait même, si ces différences de compétence et de qualité sont évaluées de manière directe ou indirecte. L'hypothèse avancée en regard de cet objectif stipule que les femelles devraient développer une préférence pour les mâles innovateurs en terme de bénéfices directs et indirects pour la survie de leurs descendance.

Les *Taeniopygia guttata*, communément appelés diamants mandarins, sont des passereaux non territoriaux et sociaux vivant généralement en groupe d'une cinquantaine d'individus et démontrant un dimorphisme sexuel considérable au niveau du plumage (Zann 1996). Ce sont des reproducteurs opportunistes et monogames qui forment des liens à long terme (Burley 1981). Dues à des contraintes évolutives chez les espèces monogames, plusieurs études ont démontré une relation entre le phénotype d'une femelle et celui de son partenaire, de même que pour l'attractivité et la qualité de ceux-ci (Burley 1983). Un deuxième objectif abordé aux chapitres 1 et 2 est de déterminer si la capacité des femelles à évaluer les performances cognitives des mâles et, si le cas est, leur préférence pour les mâles les plus performants sont liées à leur propre performance d'apprentissage. Ainsi, pour diverses raisons énoncées ci-haut, les femelles de meilleure qualité devraient favoriser les mâles capables d'effectuer la tâche innovatrice, alors que les femelles de moindre qualité devraient favoriser les mâles incapables de l'effectuer (phénomène de qualité dépendance). Ceci suggère que les femelles soient aptes à évaluer leur propre qualité, plus précisément leurs capacités cognitives, par rapport à celles des autres femelles et des mâles. Par ailleurs, celles-ci doivent également être capables de distinguer les mâles selon leurs capacités cognitives à l'aide de traits phénotypiques et/ou de comportements naturels (chapitre 1) ou ajoutés (chapitre 2). La discrimination des mâles par rapport à leurs capacités cognitives peut être coûteuse pour les

femelles (Madden et al. 2011), spécialement en terme de temps. De plus, la probabilité qu'a une femelle de pouvoir observer un mâle effectuer une innovation ou toute autre tâche cognitive en milieu naturel est rare. Si, effectivement, l'évaluation des mâles basée sur des traits cognitifs requiert un temps considérable, la plupart des femelles seraient incapables de faire un choix judicieux à moins d'en réduire les coûts. Au lieu d'évaluer la performance cognitive de chacun des partenaires potentiels présents avant de prendre une décision, les femelles pourraient par exemple généraliser leurs préférences pour un caractère phénotypique observé chez un individu ayant les meilleures performances aux autres mâles n'effectuant pas la performance désirée, mais comportant le même trait. Un troisième objectif abordé au chapitre 2 vise à déterminer si les femelles sont capables de généraliser leur préférence pour l'apparence d'un mâle ayant les meilleures performances de résolution de tâche, et d'utiliser cette information lors de l'évaluation de nouveaux mâles, si le cas est. L'hypothèse qui soutend cet objectif avance que les femelles feront usage de leur capacité de généralisation lors du choix d'un nouveau partenaire et de l'évaluation de nouveaux mâles, afin de réduire les coûts liés à l'évaluation des partenaires potentiels.

Contribution des co-auteurs

Véronique Chantal et Frédérique Dubois ont formulé l'hypothèse de travail et planifié les expériences. Véronique Chantala mené les expériences en laboratoire. Véronique Chantal et Frédérique Dubois ont effectué les analyses. Véronique Chantal a rédigé une première version des manuscrits et tous les co-auteurs ont contribué à leur amélioration.

Chapitre 1

Article 1

Female zebra finches use male foraging performance as an indicator of cognitive ability

Véronique Chantal & Frédérique Dubois

Department of Biological Sciences, University of Montreal, Montreal Qc, Canada

Submit to Behavioral Ecology

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

Déclaration des co-auteurs

Identification de l'étudiant du programme

Véronique Chantal

M.Sc. Sciences biologiques

Description de l'article:

Auteurs : Véronique CHANTAL et Frédérique DUBOIS

Titre : Female zebra finches use male foraging performance as an indicator of cognitive ability

État de l'article : Soumis

Déclaration de tous les coauteurs autre que l'étudiant

À titre de coauteure de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Véronique Chantal inclue l'article identifié ci-dessus dans le mémoire de maîtrise qui a pour titre «L'influence des capacités cognitives mâles et femelles dans le choix de partenaire chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) ».

Frédérique Dubois

Signature

Date

Female zebra finches use male foraging performance as an indicator of cognitive ability

Véronique Chantal & Frédérique Dubois

Department of Biological Sciences, University of Montreal, Montreal Qc, Canada

Abstract

A number of studies have demonstrated that females tend to prefer males with better cognitive abilities as mates. However, little is known about the traits reflecting enhanced cognitive skills on which females base their mate-choice decisions. Particularly, it has been suggested that male foraging performance could be used as an indicator of male cognitive capacity, but convincing evidence for this hypothesis is still lacking. In the present study, we investigated whether female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) modify their mating preferences after having observed the foraging performance of males on a novel motor task. Specifically, we measured the females' preferences between two males once before and once after an observation period, during which their initially preferred male was incapable of solving the task contrary to their initially less-preferred male. We also assessed each bird's learning performance in a color associative task in order to check whether females could discriminate between the two males based on their learning performance score. Prior to the observation period, female choice was random in respect to male learning performance and we found no evidence, either, that females chose assortatively based on learning capacity. These findings suggest that female zebra finches would be unable to assess male cognitive ability indirectly

via morphological traits. Yet, after the observation period, females significantly increased their preference towards the most efficient male. Thus, our results demonstrate that direct observation of the males' performance on a foraging task can guide female mating preferences and strongly suggest that cognitively demanding behaviors might be modified under sexual selection.

Significance statement

Experimental evidence suggests that male cognitive ability would be an important mate choice criterion for females in several species, but very little is known about the traits reflecting enhanced cognitive skills on which they base their mate-choice decisions. To address this gap, we conducted a mate-choice experiment with zebra finches to investigate whether females use the performance of potential mates on a problem-solving task. Supporting our expectation, we found that females significantly increased their preference for the most efficient male after having observed the males' performance on the foraging task. Thus, our results strongly support the hypothesis that cognitive traits are under sexual selection and provide the first evidence that females can discriminate among males through direct observation of cognitively demanding behavior.

Keywords: problem-solving performance, associative learning, mate-choice, cognition, zebra finch

Introduction

As the brain structures needed to acquire, process, store and use information from the environment are costly to develop and maintain, cognitive abilities in both humans and animals are often considered as an honest indicator of genetic quality that should be used as a mate-choice criterion (Jacobs 1996; Miller 2000; Boogert et al. 2011a). More precisely, improved cognitive abilities can help animals to respond quickly and adequately to environmental changes (Kotrschal and Taborsky 2010). Females, therefore, might benefit from choosing a mate with higher cognitive ability because it would be better to cope with changing conditions or might increase the foraging efficiency and/or spatial memory of the pair, hence providing them and their offspring with better and stable resources. Females could also gain indirect benefits when the cognitive traits are heritable, a statement that need to be directly test (Croston et al. 2015). Supporting this idea, two recent studies have demonstrated that males with better cognitive skills are preferred mates in both guppies (*Poecilia reticulata*) (Shohet and Watt 2009) and satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*) (Keagy et al. 2009). Yet, relatively few studies, except those concerning song learning in birds (Searcy and Andersson 1986; Nowicki et al. 2002), have looked at how individuals assess the cognitive capacity of the opposite sex. Consequently, little is known about the traits reflecting enhanced cognitive skills on which females might base their mate-choice decisions in other taxa or even in bird species in which song complexity is not a meaningful indicator of cognitive abilities (Boogert et al. 2001b; Templeton et al. 2014).

Several authors have suggested that male foraging performance could be such a cue that females would use as an indicator of cognitive capacity (Boogert et al. 2011a). In

particular, females could discriminate among males based on their propensity to solve novel problems. Indeed, experimental evidence has shown that individuals of the same population may differ widely in their problem-solving performance and that this trait correlates positively with performance on various learning tasks (Bouchard et al. 2007; Boogert et al. 2008; Cole et al. 2011; Overington et al. 2011; Aplin et al. 2013; Griffin et al. 2013; Templeton et al. 2014; Shaw et al. 2015). These findings suggest that males with better problem-solving ability would be of generally higher quality. Indeed, according to the developmental stress hypothesis, sexually selected signals, like presumably problem-solving ability, might be honest indicators of male quality because they reflect an individual's developmental history (Spencer et MacDougall-Shackleton 2011). More precisely, those traits would signal how well individuals cope with stressful situations, and hence could be used as indicators of genetic quality. Alternatively they may signal the quality of the developmental environment and could predict direct benefits to a female (ex. : better problem solver have better foraging abilities and so brighter carotenoid-based coloration which signals the quality of the developmental environment) (Mateos-Gonzalez et al. 2011 ; Spencer et MacDougall-Shackleton 2011 ; Mateos-Gonzalez et al. 2014). In addition, two recent studies on great tits (*Parus major*) have demonstrated that faster problem solvers produce more offspring (Cole et al. 2012; Cauchard et al. 2013). Females could then obtain both direct and indirect fitness benefits from choosing mates with better cognitive skills.

To date, however, evidence for this hypothesis is indirect. Indeed, several studies in birds (Hill 1990) and fish (Pike et al. 2007) have reported that females prefer brighter or more colored males, probably because they are more efficient to acquire food and hence ingest more

carotenoids responsible for brightly colored sexual ornaments. Yet, it is unclear whether carotenoid coloration reflects male foraging success and whether females use direct observation of male cognitive performance rather than traits that are correlated with cognition when choosing a mate. Only Snowberg and Benkman (2009) have demonstrated that female crossbills (*Loxi curvirostra*) rely on male foraging performance to choose a mate. More precisely, they found that females that had observed two males that differed in their feeding rate preferred the most efficient one. However, there is no evidence that male crossbills that are more efficient at extracting seeds from conifer cones have better cognitive capacities. Therefore, no study has yet directly tested whether females discriminate among males through direct observation of their abilities to learn new motor skills.

In the present study, we addressed this question by investigating whether female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) modify their mating preferences after having observed the foraging performance of males on a novel motor task. Although male song has been found to be important for female choice in this species (Riebel 2009), recent findings indicate that song complexity would not be a good indicator of general cognitive ability (Templeton et al. 2014), as previously thought (Boogert et al. 2008). Females, therefore, might benefit from using other cues that best reflect a male's learning ability, such as its ability to solve novel problem. Thus, to assess the influence of this cue on female mate-choice decisions, we trained the males to solve a novel motor task, and then we measured the mating preferences of each female twice: before and after she had observed the performance of two stimulus males on the task. We experimentally manipulated the performance of the two males during the observation period, so that each female could observe her initially preferred male that was incapable of solving the

task and her initially less-preferred male that, on the contrary, was highly efficient at solving the task. We also measured each bird's learning performance in a color associative task in order to check 1) whether females, prior to the observation period, could discriminate between the two males based on their learning performance and hence preferred the male that learned faster, and 2) whether the ability of females to assess male cognitive ability was related to their own learning performance.

Methods

Subjects and housing

We used 22 (18 females and 4 males) commercially purchased unrelated adult zebra finches. Outside the testing periods, the birds were kept in groups of two or three into same-sex cages (10x40x30cm) with a 14: 10 hour light: dark photoperiod at approximately $23\pm 1^{\circ}\text{C}$. They had *ad libitum* access to seeds, water and cuttlefish bone. In addition, once a week their diet was supplemented with an egg yolk wearing mixture and vegetables.

Associative learning task

We measured the number of trials that all individuals (i.e. both males and females) needed to learn a color associative task. The birds were tested individually in an experimental apparatus that comprised an observation chamber (20x50x30cm) and a choice chamber (40X50X30cm) that were separated to each other by a transparent removable partition. The choice chamber was divided into four symmetrical corridors, and at the end of each corridor we placed a different colored feeder (cyan, pink, yellow and black) whose position was changed randomly

from one trial to the next. Only the yellow feeder always contained 4 millet seeds while the other feeders were empty⁸. The birds were tested each day (8h00-15h00) after overnight food deprivation and experienced 25 trials per day until they had successfully found the rewarded feeder 6 consecutive times or after a maximum of 100 trials. At the beginning of a trial, the focal bird was placed in the observation chamber, where it could observe the four different color feeders. After a 2 min resting period, the partition was gently lifted, thereby allowing the bird to enter in the choice chamber and to choose a feeder. Success was confirmed whenever the bird touched the food bowl and ate the treat. If the bird chose the rewarded feeder, it could consume the 4 seeds before the next trial. Otherwise, it was immediately replaced in the observation chamber.

Novel motor task

Before we measured the preferences of each female between one solvermale and one nonsolver male, we trained the males to solve a problem-solving task, which consisted of a transparent plastic tube filled with millet seeds and closed with a lid that the bird had to flip to get access to the food (Fig. 1). Training sessions occurred between 7h00 and 13h00 after overnight food deprivation and lasted for 20 consecutive days with two sessions per day separated by 3 hours where birds were food deprived. The day before the training begun, we placed two apparatuses outside of the cage, to allow the birds to become familiar with them. Then the training procedure consisted of the following three steps: 1) we provided the birds

⁸ We chose the yellow color because very light-green has been demonstrated to be unattractive to female and neutral to male zebra finches. On the contrary, pink and light-blue seem to be preferred by females and dark by males (Burley et al. 1982).

with an open tube (i.e. with no lid); 2) once the birds had eaten for 10 sec in step 1, a lid was just deposited on the tube, so that the birds could easily get access to the food by pushing down the lid. An individual who succeeded in topping the lid had access to the food during 10 sec before the lid was replaced; 3) once the birds had succeeded 5 times in step 2, the lid was pressed halfway so that the birds had now to flip the lid to get access to the food. The training was over when the birds could open the tube at least 10 times during a 60 min period.

Mate-choice apparatus and experimental procedure

We measured female mating preferences with a classical binary choice apparatus (Fig. 2) that comprised three compartments: A) the observation compartment where the focal female could see both males simultaneously, B) the choice compartment where she could see only one stimulus male at a time and C) the male compartment divided into two identical chambers, each housing a single male. Before the beginning of the experiment, males and females were placed individually in the apparatus during one hour for 10 days to become familiar with their environment. In addition, to ensure that the males were able to solve the task in front of the female, they were provided with the task each day before we performed the mate choice tests and we verified that they could easily flip the lid. We measured each female's preference twice: before and after an observation period, during which she could observe one of the two stimulus males solving the task while the other did not (i.e. initial and final preferences).

The initial preference of each focal female was measured following this procedure: the female was introduced in the observation compartment and after a 15 min period, the transparent partition between the observation and choice compartments was gently lifted. We

then measured the time she spent on the perches in the neutral zone and in front of each male during two consecutive periods of 30 min each, switching the position of the males after 30 min. To control for differences in the stimulus males' songs, we masked their songs during all the duration of the mate choice tests by playing a recorded chorus of calls and songs from male and female zebra finches. Furthermore, to ensure that the females were able to distinguish between the two males, we formed the pairs so that the two stimulus males differed in terms of size, plumage and beak color.

The 5 days following the initial preference test, each female was placed in the observation compartment for two periods per day during which she could observe the two stimulus males while they were interacting with the problem-solving task. To rule out a spatial preference, the males' positions were swapped between the two periods. In order to manipulate the success of the two males, one of them (i.e. the "innovative" male) was provided with a tube whose lid was pressed only halfway and hence that could be easily opened, while the other male (i.e. the "non-innovative" male) was provided with a tube whose lid was fully pressed and hence that was impossible to open. For each female, the easy task was provided to her initially less-preferred male while the difficult task was provided to her initially preferred male. Each observation period ended after 60 min or once the innovative male had solved the task 10 consecutive times, whichever occurred first. In addition, to prevent female-male interactions and other distraction during the observation periods, we placed three natural-spectrum, 60 W light bulbs directly in front of each male's compartment, making harder for the males in their brightly lit environment to detect the female in her shaded compartment in front of them.

After 24h, we measured the final preference of the focal female using the same procedure as for the initial tests. All females, except one female that was injured after the initial test, were tested for their final preferences. All preference tests were recorded and then analyzed blind to the identity of the bird.

Statistical analyses

To determine whether the females were capable of discriminating between the two stimulus males based on their learning capacity, we tested whether the number of females having a preference in the initial test for the male who resolved the color association task faster was distributed at random with a binomial test. We also compared the average learning performance of the females that expressed a preference (i.e. spent more than 55% of their choosing time in front of one male) for either the fast or the slow learning male using a t-test, and we used a binomial test to determine whether the number of females that changed their preference towards the initially less-preferred male was distributed randomly. Finally, we assessed whether the change in the females' preferences (i.e. the relative time spent in front of the innovative male in the final preference test minus the relative time spent in front of the same male in the initial preference test was: 1) significantly differed from zero using a paired t-test, and 2) correlated with their learning score. Statistical analyses were done with SPSS.

Results

Only 5 females in the initial preference test spent more than 55% of their choosing time in front of the male with the highest score in the color associative task, while 7 females had no

preference for either male and 6 females preferred the male with the lowest score. Female choice, therefore, was random in respect to male learning performance (binomial test: $P=0.5$). In addition, the mean number of trials needed to solve the color associative learning task was not significantly different between females that preferred the male with the highest score and those that preferred the male with the lowest score ($t_9=-0.616$; $P=0.553$). After the observation period, 9 females over 10⁹ modified their preference towards their initially less-preferred (and hence the most efficient) male, which significantly differs from a random expectation (binomial test: $P=0.0215$). Finally, we found that the change in female preference was significantly different from zero (paired t-test: $t_{17}=3.181$, $P=0.005$; Fig. 3), which further indicates that direct observation of the males' performance on a foraging task guided the mating preferences of the females. Yet, there was no significant effect of the females' learning score on their preference for the most innovative male ($n=18$; $r=-0.108$; $P=0.671$).

Discussion

We found that females significantly increased their preference towards the most efficient (initially less-preferred) male, after having observed the performance of the two stimulus males on a novel motor task. Thus, our study strongly suggests that female zebra finches use male problem-solving efficiency as a mate-choice criterion. Yet, since only the male that was provided with the easy task had access to food, females could have increase their preferences towards the most efficient problem solver either because he had apparently superior cognitive skills or simply because he was likely to provide more resources to his offspring. It would be

⁹ 8 of 18 females showing a side bias had to be removed from the tests.

relevant to measure the change of female preference for males with different feeding performance only (one male is eating while the other does not). Although this latter interpretation cannot be completely ruled out, it seems unlikely since Boogert et al. (2010) showed that male foraging performance on a foraging task did not affect the mating preferences of female zebra finches, which apparently contradicts our findings. Yet, in Boogert et al.'s study, the two stimulus males were equally efficient at solving a problem but had learned a new foraging technique that was either identical or complementary to that learned by the female. Thus, results from Boogert et al. (2010) and the present study strongly suggest that female zebra finches do not choose a mate in order to maximize the quantity of food sources that the two pair members can exploit, but would rather use the foraging performance of potential mates as an indicator of their cognitive ability. Contrary to female crossbills (Snowberg and Benkman 2009), zebra finch females would then obtain indirect fitness benefits from choosing high-quality mates that perform well on a novel foraging task. Females, particularly, could benefit from choosing a mate based on its efficiency to solve novel problems, because males that are better problem solvers likely survive better. Accordingly, individual differences in stress response have been found to be associated with differences in both survival (Adamo et al. 2013; Vitousek et al. 2014), learning ability and spatial memory (Kriengwatana et al. 2015; Farrell et al. 2016). Thus, suggestive evidence supports the hypothesis that female zebra finches could use male cognitive performance as an indicator of survival, but it remains to be directly tested.

Although females preferred the males that were more successful at solving the task, they were incapable, prior to the observation of the males' performance, of discriminating between

them based on their learning ability. We found no evidence, either, that females chose assortatively based on learning capacity, which indicates that they are unable to assess male cognitive ability indirectly via morphological traits or courtship displays, irrespective of their own cognitive abilities. Yet, we cannot be sure without any doubt that our associative learning score is a stable individual trait, because we didn't test for repeatability and for yellow feeder preference (Griffin et al. 2015). We cannot exclude neither the possibility that those results are due to a small number of males and maybe low phenotypic difference. Nevertheless, observing the males' foraging performance, instead of using morphological traits that are correlated with their ability to solve novel problems, seems particularly appropriate in the zebra finch given that no phenotypic trait apparently reliably indicates cognitive ability in our study. To support our results, tests on all potential phenotypic traits linked with cognitive ability should be done. For instance, we cannot exclude the possibility that song complexity is a reliable predictor of male cognitive ability, since we masked the songs of the stimulus males during all mate-choice tests. However, Templeton et al. (2014) recently found that males' song complexity scores in the zebra finch was not correlated with their performance in different problem-solving tasks, which strongly suggests that song complexity would not be a reliable predictor of cognition either. On the contrary, the birds' performance on a lid-flipping task comparable to that we used, was positively related to their ability to navigate around barriers as well as to their willingness to feed on a novel food source, three critical survival skills. Several authors also reported correlations between the performance of individuals on a problem-solving task comparable to the lid-flipping task we used and their learning capacity or general cognitive ability (see Griffin and Guez 2014 and references therein). We hypothesize that the performance of an individual on a lid-flipping task, therefore, is likely a

reliable indicator of cognitive ability. Given that an individual's performance to solve a problem may be affected by noncognitive factors (e.g. motivation, strength), however, some authors have recently questioned the relevance of this trait as a measure of general cognitive capacity (Rowe and Healy 2014; Thornton et al. 2014). Further work will then be required to identify the exact cognitive abilities and processes underlying problem solving.

Assortative mating is a common mechanism throughout animals in which individuals select mate on the basis of phenotypic or genotypic similarity to themselves (Jiang et al. 2013). However, females' preferences for the male that performed better on the problem-solving task were not influenced by their learning score in our study. This finding raises the question of how individual variation in cognitive traits can be maintained within populations (Cole et al. 2011; Thornton and Lukas 2012). Indeed, if females unanimously prefer to mate with males with higher cognitive performance, natural selection should erode variation in male cognition. One potential reason to explain the maintenance of individual differences in cognitive performance is that mate assessment based on cognitive traits imposes important costs to females (Madden et al. 2011; Riebel 2011). In particular, females in the field might need considerable time to observe the performance of potential partners on cognitively demanding tasks. Their ability to accurately assess the quality of males based on cognitive traits, therefore, would be constrained by time constraints or by personality types. Notably, reactive individuals tend to be more impulsive in decision-making (Coppens et al. 2010). Proactive females, therefore, should be more willing to mate with males with poor cognitive skills, compared to reactive females. Alternatively, when females choose a mate in the presence of other females, they might adjust their preference according to their own cognitive

ability in order to reduce the risk of being rejected by their preferred mate, if cognition is valued by both sexes. Both mechanisms would contribute in maintaining differences in cognitive abilities among males, but these predictions remain to be tested.

In conclusion, there is increasing evidence that sexual selection would contribute to the evolution and maintenance of variation in cognitive abilities in males (e.g. Hollis and Kawecki 2014). Yet, we know very little on the cues that females use to assess the cognitive ability of potential mates. Results from our study demonstrate that direct observation of the males' performance on a problem-solving task may guide the mating preferences of the females. Additional studies are now required to better describe the cognitive processes underlying problem solving and determine the causes of individual variation in male cognitive abilities.

Acknowledgments

This study was supported from a research grant (research grant #R0013057) awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The experiments described in this study were approved by the Animal Care Committee of the University of Montreal (animal care permit #14-073). All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

References

- Adamo S.A., Kovalko I, Mosher B. 2013. The behavioural effects of predator-induced stress responses in the cricket (*Gryllus texensis*): the upside of the stress response. *J. Exp. Biol.* 216: 4608-4614.
- Aplin LM, Sheldon BC, Morand-Ferron J. 2013. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Anim. Behav.* 85: 6, 1225–1232.
- Boogert NJ, Anderson RC, Peters S, Searcy WA, Nowicki S. 2011b. Song repertoire size in male house sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Anim. Behav.* 81: 1209-1216.
- Boogert NJ, Bui C, Howarth K, Giraldeau L-A, Lefebvre L. 2010. Does Foraging Behaviour Affect Female Mate Preferences and Pair Formation in Captive Zebra Finches? *Plos One* 5: 1–14.
- Boogert NJ, Fawcett TW, Lefebvre L. 2011a. Mate choice for cognitive traits: a review of the evidence in nonhuman vertebrates. *Behav. Ecol.* 22: 447-459.
- Boogert NJ, Giraldeau L-A, Lefebvre L. 2008. Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Anim. Behav.* 76: 1735–1741.
- Bouchard J, Goodyer W, Lefebvre L. 2007. Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Anim. Cogn.* 10: 259–266.
- Burley N, Krantzberg G, Radman P. 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim. Behav.* 30: 444–455.
- Cauchard L, Boogert NJ, Lefebvre L, Dubois F, Doligez B. 2013. Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Anim. Behav.* 85: 19–26.
- Cole EF, Cram DL, Quinn JL. 2011. Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Anim. Behav.* 81: 491–498.
- Cole EF, Morand-Ferron J, Hinks AE, Quinn JL. 2012. Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Curr. Biol.* 22: 1808–1812.
- Coppens CM, de Boer SF, Koolhaas JM. 2010. Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 365: 4021-4028.

- Croston R, Branch CL, Kozlovsky DY, Dukas R, Pravosudov VV. 2015. Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behav. Ecol.* (in press)
- Farrell TM, Morgan A, MacDougall-Shackleton SA. 2016. Developmental stress impairs performance on an association task in male and female songbirds, but impairs auditory learning in females only. *Anim Cogn.* 19: 1–14.
- Griffin AS and Guez D. 2014. Innovation and problem solving: a review of common mechanisms. *Behavioural Process.* 109 : 121–134.
- Griffin AS, Guez D, Lermite F, Patience M. 2013. Tracking changing environments: innovators are fast, but not flexible learners. *PLoS One.* 8, e84907.
- Griffin AS, Guillette LM, Healy SD. 2015. Cognition and personality: an analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution.* 30 : 4, 207–214.
- Hill GE. 1990. Female house finch prefer colourful males: sexual selection for condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40: 563-572.
- Hollis B, Kawecki TJ. 2014. Male cognitive performance declines in the absence of sexual selection. *Proc B Roy Soc Lond B Biol Sci* 181: 20132873.
- Jacobs LF. 1996. Sexual selection and the brain. *Trends Ecol. Evol.* 11: 82-86.
- Jiang Y, Bolnick DI, Kirkpatrick M. 2013. Assortative Mating in Animals. *The American Naturalist*, 181: E125-E138.
- Keagy J, Savard JF, Borgia G. 2009. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Anim. Behav.* 78: 809–817.
- Kotrschal A, Taborsky B. 2010. Environmental change enhances cognitive abilities in fish. *Plos Biol.* 8: e1000351.
- Kriengwatana B, Farrell TM, Aitken SDT, Garcia L, MacDougall-Shackleton SA. 2015 Early-life nutritional stress affects associative learning and spatial memory but not performance on a novel object test. *Behaviour*, 152:195–218.
- Laland KN, Reader SM. 1999. Foraging innovation in the guppy. *Anim. Behav.* 57: 331-340.
- Lefebvre L., S.M. Reader & D. Sol, 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 63: 233–246.
- Madden JR, Isden J, Dingle C. 2011. Commentary on review by Boogert et al.: some problems facing females. *Behav Ecol.* 22: 461-462.
- Mateos-Gonzalez F, Hill G, Hood W. 2014. Carotenoid coloration predicts escape

- performance in the House Finch (*Haemorrhous mexicanus*). *Ornithological advances*. 131 : 275–281.
- Mateos-Gonzalez F, Quesada J, Senar JC. 2011. Sexy birds are superior at solving a foraging problem. *Biol. Lett.* 7 : 668–669.
- Miller GF. 2000. *The mating mind: how sexual choice shaped the evolution of human nature*. New York: Doubleday.
- Nowicki S, Searcy WA, Peters S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the nutritional stress hypothesis. *J Comp Physiol A* 188: 1003-1014.
- Overington SE, Cauchard L, Côté KA, Lefebvre L. 2011. Innovative foraging behaviour in birds: what characterizes an innovator? *Behav. Process* 87: 274–285.
- Pike TW, Blount JD, Bjerkeng B, Lindstrom J, Metcalfe NB. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males, *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274: 1591-1596.
- Riebel K. 2009. Song and female choice in zebra finches: a review. *Adv. Stud. Behav.* 40: 197-238.
- Riebel K. 2011. Comment on Boogert et al.: mate choice for cognitive traits or cognitive traits for mate choice. *Behav. Ecol.* 22: 460-461.
- Searcy WA, Anderson M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507-533.
- Shaw RC, Boogert NJ, Clayton NS, Burns KC. 2015. Wild psychometrics: evidence for ‘general’ cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Anim. Behav.* 109: 101–111
- Shohet AJ, Watt PJ. 2009. Female guppies *Poecilia reticulata* prefer males that can learn fast. *J. Fish Biol.* 75: 1323-1330.
- Snowberg LK, Benkman CW. 2009. Mate choice based on a key ecological performance trait. *J. Evol. Biol.* 22: 762–769.
- Sol D, Székely T, Liker A, Lefebvre L. 2007. Big-brained birds survive better in nature. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274: 763–769.
- Templeton CN, Laland KN, Boogert NJ. 2014 Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Anim. Behav.* 92: 63–71.

- Thornton A, Lukas D. 2012. Individual variation in cognitive performance : developmental and evolutionary perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367: 2773-2783.
- Thornton A, Isden J, Madden JR. 2014. Toward wild psychometrics : linking individual cognitive differences to fitness. *Behav. Ecol.* 0, 1–3.
- Vandenberg SG. 1972. Assortative mating, or who married whom? *Behav. Genet.* 2: 127-157.
- Vitousek MN, Jenkins BR, Safran RJ, 2014. Stress and success: Individual differences in glucocorticoid stress response predict behavior and reproductive success under high predation risk. *Horm Behav* 66: 812-819.
- Zonderman AB, Vandenberg SG, Spuhler KP, Fain PR. 1977. Assortative marriage for cognitive abilities. *Behav. Genet.* 7: 261-271.

Figure legends

Fig. 1. Side view of the novel motor learning task.

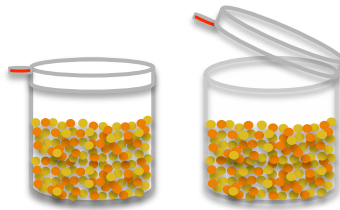


Fig. 2. Top view of the mate-choice apparatus with: the observation compartment (A), the male compartment (C) and the choice compartment (B) divided into the neutral zone (red perch) and the choice zone (yellow perch). The black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

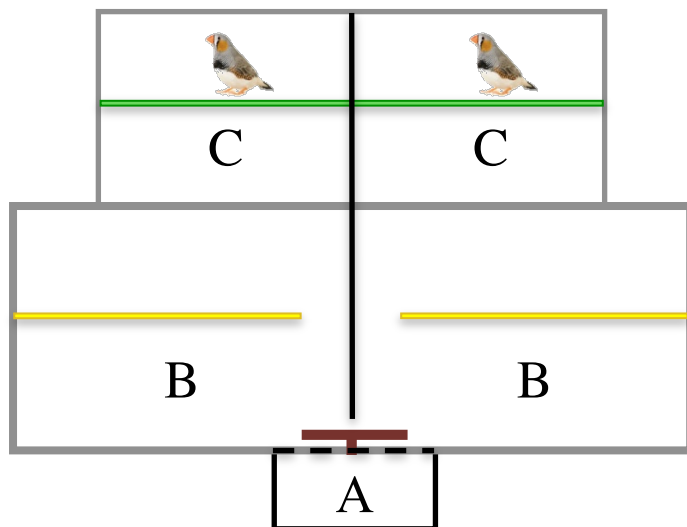
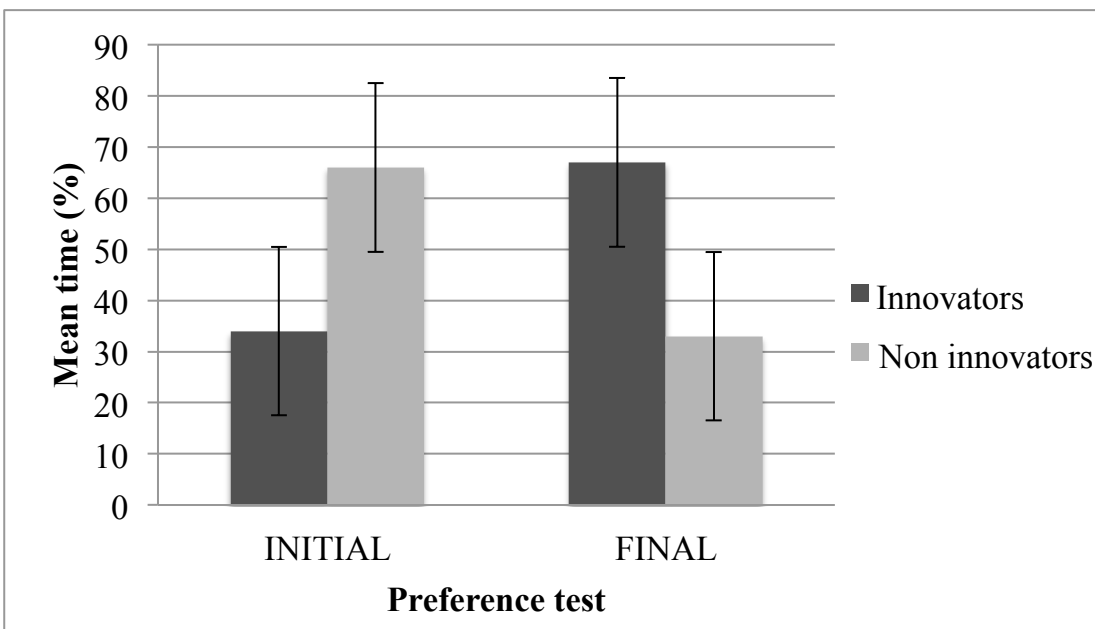


Fig 3. Mean (\pm SEM) percent of choosing time spent in front of the male that was the most efficient at solving the motor task, before and after females had observed the males' performance.



Chapitre 2

Article 2

**Generalization of female preference for male foraging innovative performance
in zebra finches (*Taeniopygia guttata*)**

Véronique Chantal & Frédérique Dubois

Department of Biological Sciences, University of Montreal, Montreal Qc, Canada

In preparation for

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

Déclaration des co-auteurs

Identification de l'étudiant du programme

Véronique Chantal

M.Sc. Sciences biologiques

Description de l'article:

Auteurs : Véronique CHANTAL et Frédérique DUBOIS

Titre : Generalization of female preference for male foraging innovative performance in zebra finches (*Taeniopygia guttata*)

État de l'article : En préparation

Déclaration de tous les coauteurs autre que l'étudiant

À titre de coauteure de l'article identifié ci-dessus, je suis d'accord pour que Véronique Chantal inclue l'article identifié ci-dessus dans le mémoire de maîtrise qui a pour titre « L'influence des capacités cognitives mâles et femelles dans le choix de partenaire chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) ».

Frédérique Dubois

Signature

Date

**Generalization of female preference for male foraging innovative performance
in zebra finches (*Taeniopygia guttata*)**

Véronique Chantal & Frédérique Dubois

Department of Biological Sciences, University of Montreal, Montreal Qc, Canada

Abstract

There is experimental evidence that females prefer males with better cognitive skills over those that perform poorly in learning tasks. However, under natural conditions, discriminating among mates based on their cognitive ability might be very costly, especially in terms of time. Therefore, one way for females to reduce the cost of assessing mates would be to generalize their preferences to any male with the same phenotype as the most efficient observed individual. To address this hypothesis, here we investigated whether female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) can generalize their mating preferences after having observed a male's foraging performance on a novel motor task. Specifically, we first measured the females' preferences for two males that wore either a blue or a green leg band (i.e., initial test), then we allowed the test females to observe during a two-week period the performance on a novel motor task of a video male that was presented first with a blue and after with a green leg band, and finally we measured their final preferences between the two same males as for the initial preferences test. We also measured the speed at which females learned a color association to

check whether the ability of females to generalize their preferences to any male wearing the same leg band as the male with better cognitive skills was affected by their own cognitive ability. We found a negative correlation between the change in females' preferences and their learning score, indicating that only females with the highest associative learning scores increased their preference towards the male whose phenotype was similar to the better problem solver. This finding demonstrates that female zebra finches can generalize the appearance of the male that is the most efficient at solving a motor task and then use this information to assessing new males. Yet, at least two explanations could account for why only fast learning females did that: either females prefer mates with cognitive abilities similar to their own or generalization is cognitively demanding.

Keywords: mate-choice, generalization, associative learning, cognition, zebra finch

Introduction

Recent studies have demonstrated that females in some species use male cognitive ability as a mate-choice criterion (see Boogert et al. 2011 and references therein). In both guppies (*Poecilia reticulata*) (Shohet and Watt 2009) and satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*) (Keagy et al. 2009), for instance, females prefer males with better cognitive skills over those that perform poorly in learning or problem-solving tasks. Because improved cognitive abilities allow individuals to respond quickly and adequately to environmental changes (Kotrschal and Taborsky 2010), males with enhanced cognitive capacity may provide females with both direct and indirect fitness benefits (Karino et al. 2005; Isler & Schaik 2006 ; Croston et al 2015).

Yet, discriminating among mates based on their cognitive ability can be very costly (Madden et al. 2011), especially in terms of time. This situation typically arises when the indicators females use to assess male cognitive capacity are rarely exhibited. In the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), for example, females use direct observation of male cognitive performance to choose a mate (Chantal & Dubois under review). More precisely, results from a laboratory experiment showed that female zebra finches increased their mating preferences toward the most efficient (initially less preferred) male, after having observed the performance of two males in a problem-solving task (Chantal & Dubois under review), which was used as a proxy of their propensity to innovate (Bouchard et al. 2007; Boogert et al. 2008; Cole et al. 2011; Overington et al. 2011; Aplin et al. 2013; Griffin et al. 2013). Under natural conditions, however, the probability of observing an innovation is expected to be very rare, which raises the question of the actual importance of sexual selection on cognition in this species. Indeed, if mate assessment based on cognitive traits requires considerable time, most females should be unable to use those criteria, unless they can reduce the costs of mate assessment.

For instance, instead of assessing the cognitive performance of every potential mate before making a decision, they could rely on phenotypic traits of the most efficient observed individual, for males that did not perform the desired behavior. Indeed, studies suggest that brighter or more colored males have better foraging abilities, a behavior related to problem-solving capacity (Hill 1990; Pike et al. 2007; Mateos-Gonzalez et al. 2011). In order to evaluate how important cognitive traits would be in determining mate choice in female zebra finches, we then conducted a laboratory experiment to test whether females, after having observed the performance of two males in a problem-solving task, could generalize the

appearance of the most efficient individual and use this information to assessing new males. Specifically, we first measured the females' preferences for two males that wore either a blue or a green leg band (i.e., initial test), then we allowed the test females to observe during a two-week period the performance on a novel motor task of a video male that was presented with a blue or a green leg band while solving or not the task, and finally we measured their final preferences between the two same males as for the initial preferences test. We experimentally manipulated the performance of the video male during the observation period, so that the two male phenotypes differed in their efficiency at solving the task. We also measured the speed at which females could learn a color association to check whether the ability of females to generalize their preferences to any male wearing the same leg band as the male with better cognitive skills was affected by their own cognitive ability.

Methods

Subjects and housing

We used 26 (21 females and 5 males) commercially purchased unrelated adult zebra finches. Four males were used as stimulus males for the mate preferences tests, while the other male was only used for the observation period. Outside the testing periods, the birds were kept in groups of two or three into same-sex cages (10x40x30cm) with a 14:10 hour light:dark photoperiod at approximately $23\pm 1^{\circ}\text{C}$. They had *ad libitum* access to seeds, water and cuttlefish bone. In addition, once a week their diet was supplemented with an egg yolk wearing mixture and vegetables. Prior to the beginning of the experiments, we provided males with carotenoid supplements in order to reduce inter-individual differences in cheek and beak colorations (Blount et al. 2003).

Associative learning task

We measured the number of trials that females needed to learn a color associative task as in Chantal & Dubois (under review)(Fig. 1). The choice chamber was divided into four symmetrical corridors, and at the end of the corridors we placed four different colored feeders (cyan, pink, yellow and black) and their mural visual cues whose positions were changed randomly from one trial to the next. The mural visual cues consisted in circles of the same color than the feeders. The birds were tested each day after overnight food deprivation and experienced 25 trials per day until they had successfully found the rewarded colored feeder 6 consecutive times. At the beginning of a trial, the focal bird was placed in the observation chamber, where it could observe the four different color feeders. After a 2 min resting period, the partition was gently lifted, thereby allowing the bird to enter in the choice chamber and to choose a feeder. If the bird chose the rewarded feeder, it could consume the 4 seeds before the next trial. Otherwise, it was immediately replaced in the observation chamber. We added a second test that implied four white feeders surmounted by four visual colored cues instead of four colored feeders. In this case, the bird had to identify the feeder containing millet seeds only from the yellow visual cue previously associated with the rewarded feeder in the first simple associative learning test. This second associative learning test is expected to represent more the ability required to generalize a preference.

Novel motor task

Before we tested if females were able to generalize the appearance of the most efficient male, we trained the 5 males to solve a motor task, which consisted of a transparent plastic tube filled with millet seeds and closed with a lid that the bird had to flip to get access to the food.

For more details and for figure see Chantal & Dubois (under review). To determine whether female could generalize their preferences to any male with the same leg band color as the most efficient male, we filmed one male on the novel motor task once with a blue and once with a green leg band and then used these videos for the observation period (see next section). Among the 5 males that had been trained to solve the task, we chose the one that was the most efficient and cooperative. The 4 other males were used for the initial and final mating preferences tests.

Mate-choice apparatus and experimental procedure

Before we measured the preferences of each female between one solver and one non-solver male, we trained one male to solve a motor task and we placed this male and females individually in the apparatus during one hour for ten days to become familiar with their environment, exactly as in Chantal & Dubois (under review). Female's initial and final mating preferences were measured with the same classical binary choice apparatus and following the same procedure as in Chantal & Dubois (under review): we measured the mating preferences of each female over two trials of 45 min each, switching the position of males between the two trials to control for side bias. To control for differences in the stimulus males' songs, we also masked their songs during all the duration of the mate choice tests by playing a recorded chorus of calls and songs from male and female zebra finches. We formed the pairs so that the two stimulus males matched in terms of size, plumage and beak color.

The 10 days following the initial preference test, each female was placed in the observation compartment for one hour per day during which she could observe successively

the video male as a solver (i.e. the male had access to a jar whose cap could be easily removed) and as a non-solver (i.e. the male had access to a jar that was almost impossible to open because the lid was firmly closed by pressure) with two different leg band colors¹⁰. For half of the test females, the video male that was the most efficient at solving the task was wearing the green leg band, while the blue-banded male was more efficient for the other half females.

Statistical analyses

To determine whether females were able to generalize their preferences to any male wearing the same leg band color as the most efficient video male, we assessed whether the change in female preferences (i.e. the relative time spent in front of the male whose phenotype was similar to that of the most efficient male in the final preference test minus the relative time spent in front of the same male in the initial preference test) significantly differed from zero using a paired t-test. Females who initially preferred more than 70% males with the same color than the solver had to be eliminated of the analyses. We also tested if the change in females' preference was dependent on their associative learning capacity with Pearson correlation coefficients. Statistical analyses were done with SPSS.

Results

Prior to the observation period, females did not exhibit a preference for males wearing blue

¹⁰ The 60 minutes video recording showed 3 times for ten minutes the solver male separated by 3 times for 10 minutes the non-solver male, always in the same order.

versus green leg bands (paired t-test : $t_{21}=0.821$, $P=0.421$). We found that females did not change their preferences after the two-week observation period (paired t-test : $t_{16}=-1.674$, $P=0.114$), which suggests that females were unable to associate the males' performance with their phenotypic characteristics and to use this information when assessing new males. Yet, the change in females' preferences was positively correlated with their associative learning score in the second associative test (Pearson : $n=21$, $r=-0.437$, $P=0.048$) (Fig.2).

Discussion

We found that only females with the lowest associative learning scores¹¹ increased their preference towards the male whose phenotype was similar to the better problem solver. Thus, our findings indicate that female zebra finches can generalize the appearance of the male that is the most efficient at solving a motor task and then use this information to assessing new males. Yet, three explanations can account for why only fast learning females did that. First, we cannot exclude non-cognitive factors as alternative explanation; for instance, an animal's past experience could lead to a preference for the yellow feeder, its motivation to solve the task could be influenced by its hungry or energetic requirements, or the score of the bird could be affected by the salience of the conditioned stimulus¹² (Rowe and Healy 2014). Second, a positive relationship between the females' preference for the most efficient male phenotype and their learning score could result from females choosing a mate with cognitive abilities

¹¹ A lower associative learning score, represents fewer attempts to solve the problem and therefore better cognitive skills.

¹² « Salience generally means the degree to which a stimulus stands out to an animal » (Rowe and Healy 2014).

similar to their own. Previous studies have indeed reported that zebra finches mate assortatively with respect to quality (Clayton 1990 ; Rutstein et al. 2007 ; Holveck & Riebel, 2009), probably because the costs and benefits of searching or competing for high-quality males depend on females' phenotypic quality. More precisely, when the costs for targeting the best males are sufficiently high, low-quality females might minimize search costs by changing the direction of their preferences towards low-quality individuals (Hårdling & Kokko 2005). If an individual's propensity to innovate is an indicator of higher cognitive quality, as suggested by recent findings (Lefebvre et al. 2004; Bouchard et al. 2007; Boogert et al. 2008; Overington et al. 2011; Aplin et al. 2013; Griffin et al. 2013; Isden et al. 2013), then this hypothesis could explain why only females with better learning abilities increased their preference towards the most efficient male phenotype. Yet, this explanation is unlikely since we found in a previous study that females' preferences for the male that performed better on the problem-solving task were not influenced by their learning score (Chantal & Dubois under review).

So, the third and most probable explanation for why only fast learning females acquired a generalized preference for the most efficient male phenotype, is that stimulus generalization is a cognitively demanding process. Indeed, though no clear consensus exists on the best mechanism underlying generalization (Cheng 2002), it has been hypothesized that the generalization of simple responses would vary with cognitive abilities (Brooks et al. 1984; Ghirlanda 2002). Notably discrimination learning ability could substantially lower the capacities of generalization of an individual, presumably because of sensory limits (Ghirlanda 2002). It is therefore possible that females with high associative learning scores and therefore lower cognitive skills did not acquire a generalized preference for the most efficient male

phenotype, because they were unable to discriminate well between the two stimuli males. Specifically, females with poor learning performances would have been unable to make the association between the male's behavior and its colored leg band. Thus, although our results suggest that generalization capabilities would be linked with associative learning abilities, additional studies would be required to investigate how they might be related. This could be done for example by investigating neuronal activity in the telencephalic area nidopallium caudolaterale (NCL) for each process at a time (see Veit et al. 2015) and by exploring to what extent covariance between those cognitive processes fit a model of a single general factor of cognitive ability (g) (see Keagy et al. 2011 and references therein; Isden et al. 2013 ; Galsworthy et al. 2013).

We know very little on the cues that females use to assess the cognitive ability of potential mates and how they generalize their preference for them. However, results from our study demonstrate that female zebra finches with better associative learning score can generalize traits from males with desired behaviour. It appears that females developed sexual preferences for specific males and the generalized traits of males through independent mate choice. The use of personal versus social information for assessing the range of options available to it and the probable consequences of pursuing each option is important for a more reliable mate choice (Dall et al. 2005). Our results suggest that the generalization of a personal preference can be relevant and helpful when deciding whether to mate, whom to mate with or how much reproductive effort to invest in a particular breeding attempt. The important cost imposed by mate assessment based on cognitive traits can be afforded by generalization of preferred traits (Madden et al. 2011; Riebel 2011). Specifically, assortative mating and the

females' ability to generalize both would be good ways to reduce the costs of assessment and increase the chance of mating, as well as to maintain variation in female preferences and male ornaments driven by sexual selection. As social conditions can affect female preference, it is clear that female preference is not an invariable trait in this species. Additional studies are now required to determine the cause of individual variation in female discrimination and generalization for cognitive traits or behaviors.

Acknowledgments

This study was supported from a research grant (research grant #R0013057) awarded to F. Dubois by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The experiments described in this study were approved by the Animal Care Committee of the University of Montreal (animal care permit #14-073). All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

References

- Aplin LM, Sheldon BC, Morand-Ferron J. 2013. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Anim. Behav.* 85: 1225–1232.
- Blount JD, Metcalfe NB, Birkhead TR, Surai PF. 2003. Carotenoid Modulation of Immune Function and Sexual Attractiveness in Zebra Finches. *Science.* 300: 125.
- Boogert NJ, Bui C, Howarth K, Giraldeau L-A, Lefebvre L. 2010. Does Foraging Behaviour affect Female Mate Preferences and Pair Formation in Captive Zebra Finches? *PLoS One.* 5: 1–14.
- Boogert NJ, Fawcett TW Lefebvre L. 2011. Mate choice for cognitive traits: a review of the evidence in nonhuman vertebrates. *Behav. Ecol.* 22: 447-459.

- Boogert NJ, Giraldeau L-A, Lefebvre L. 2008. Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Anim. Behav.* 76: 1735–1741.
- Bouchard J, Goodyer W, Lefebvre L. 2007. Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Anim. Cogn.* 10: 259–266.
- Brooks PH, Sperber R, McCauley C. 1984. Learning and cognition in the mentally retarded. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, London, Chapitre 14, p.295-309, 543p.
- Chantal V, Dubois F. 2015. Female zebra finches use male foraging performance as an indicator of cognitive ability. Under review.
- Cheng K. 2002. Generalisation: mechanistic and functional explanations. *Anim. Cogni.* 5: 33–40
- Clayton NS. 1990. Assortative Mating in Zebra Finch Subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Phil.Trans. R. Soc. B.* 330: 1258.
- Cole EF, Cram DL, Quinn JL. 2011. Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Anim. Behav.* 81: 491–498.
- Cotton S, Small J, Pomiankowski A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Curr. Biol.* 16: R755–R765. (doi:10.1016/j.cub.2006.08.022)
- Croston R, Branch CL, Kozlovsky DY, Dukas R, Pravosudov VV. 2015. Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behav. Ecol.* (in press)
- Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM, Stephens DW. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20: 187–193.
- Emery NJ, Seed AM, Von Bayern AMP, Clayton NS. 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 489–505 (doi:10.1098/rstb.2006.1991)
- Ghirlanda S. 2002. Intensity generalization: physiology and modelling of a neglected topic. *Jour. Theor. Biol.* 214: 389–404.
- Galsworthy MJ, Arden R, Chabris CF. 2014. Animal models of general cognitive ability for genetic research into cognitive functioning. In *Behavior genetics of cognition across the lifespan*, 257–278.
- Griffin AS, Guez D, Lermite F, Patience M. 2013. Tracking changing environments: innovators are fast, but not flexible learners. *PLoS One* 8: e84907.
- Guttman N, Kalish HI. 1956. Discriminability and stimulus generalization. *J. Exp. Psychol.* 51: 79–88.

- Härdling R, Kokko H. 2005. The evolution of prudent choice. *Evol. Ecol. Res.* 7: 697–715.
- Hill GE. 1990. Female house finch prefer colourful males: sexual selection for condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40: 563-572.
- Holveck M-J, Riebel K. 2009. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc. R. Soc. Lond B.* 277: 1678, 153–160.
- Isler K, van Schaik CP. 2006. Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *J. Hum. Evol.* 51: 228–24.
- Isden J, Panayi C, Dingle C, Madden J. 2013. Performance in cognitive and problem-solving tasks in male spotted bowerbirds does not correlate with mating success. *Anim. Behav.* 86: 829–838.
- Keagy J, Savard JF, Borgia G. 2009. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Anim. Behav.* 78: 809–817.
- Keagy J, Savard JF, Borgia G. 2011. Complex relationship between multiple measures of cognitive ability and male mating success in satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*. *Anim. Behav.* 81: 1063–1070.
- Karino K, Utagawa T Shinjo S. 2005. Heritability of the algal-foraging ability: an indirect benefit of female mate preference for males' carotenoid-based coloration in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 1–5.
- Kaufman SB, DeYoung CG, Gray JR, Brown J, Mackintosh N. 2009. Associative learning predicts intelligence above and beyond working memory and processing speed. *Intelligence.* 37: 374–382
- Kotrschal A, Taborsky B. 2010. Environmental Change Enhances Cognitive Abilities in Fish. *PLoS Biology.* 8: 1-7.
- Lefebvre L, Reader SM, Sol D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain. Behav. Evol.* 63: 233–246.
- Lieberman DA. 2000. *Learning: Behavior and Cognition.* Belmont, CA.: Wadsworth/Thomson. 595 p.
- Madden JR, Isden J, Dingle C. 2011. Commentary on review by Boogert et al.: some problems facing females. *Behav. Ecol.* 22: 461–462.
- Mateos-Gonzalez F, Quesada J, Senar JC. 2011. Sexy birds are superior at solving a foraging problem. *Biol. Lett.* 7 : 668–669.

- Miller GF, Todd P.M. 1998. Mate choice turned cognitive. *Trends Cogn. Sci.* 2: 190–198.
- Overington SE, Cauchard L, Côté KA, Lefebvre L. 2011. Innovative foraging behaviour in birds: what characterizes an innovator? *Behav. Process.* 87: 274–285.
- Pike TW, Blount JD, Bjerkeng B, Lindstrom J, Metcalfe NB. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males, *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274: 1591-1596.
- Riebel K. 2011. Comment on Boogert et al.: mate choice for cognitive traits or cognitive traits for mate choice. *Behav. Ecol.* 22: 460-461.
- Riebel K, Holveck MJ, Verhulst S, Fawcett T. 2010. Are high-quality mates always attractive? State- dependent mate preferences in birds and humans. *Comm. Integr. Biol.* 3 : 271-273. (doi : 10.4161/cib.3.3.11557)
- Rowe C, Healy SD. 2014. Measuring variation in cognition. *Behav. Ecol.* 00 :00, 1–6.
- Rutstein AN, Brazill-Boast J, Griffith S.C. 2007. Evaluating mate choice in the zebra finch. *Anim. Behav.* 74: 1277–1284.
- Shepard RN. 1958. Stimulus and response generalization: tests of a model relating generalization to distance in psychological space. *J. Exp. Soc. Psychol.* 55: 509–523.
- Shohet AJ, Watt PJ. 2009. Female guppies *Poecilia reticulata* prefer males that can learn fast. *J. Fish Biol.* 75: 1323–1330.
- Templeton CN, Laland KN, Boogert NJ. 2014. Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Anim. Behav.* 92: 63–71.
- Veit L, Pidpruzhnykova G, Nieder A. 2015. Associative learning rapidly establishes neuronal representations of upcoming behavioral choices in crows. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112: 15208–1521.
- Zonderman AB, Vandenberg SG, Spuhler KP, Fain PR. 1977. Assortative marriage for cognitive abilities. *Behav. Genet.* 7: 261-271.

Figure legends

Fig. 1. Side view of the associative learning apparatus with : the observation and choice chamber. The black lines correspond to the partitions that were opaque (full lines) or clear (dashed lines).

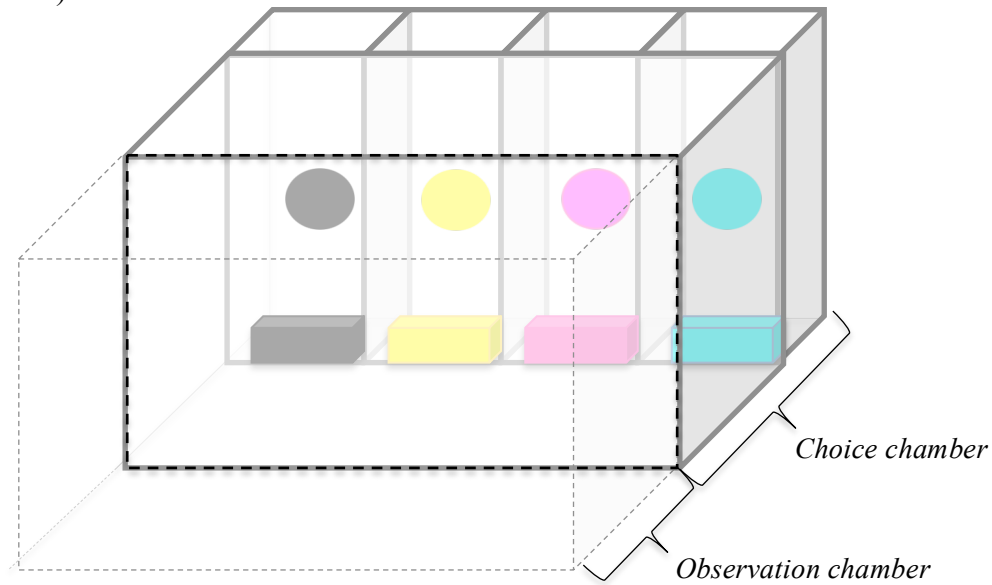
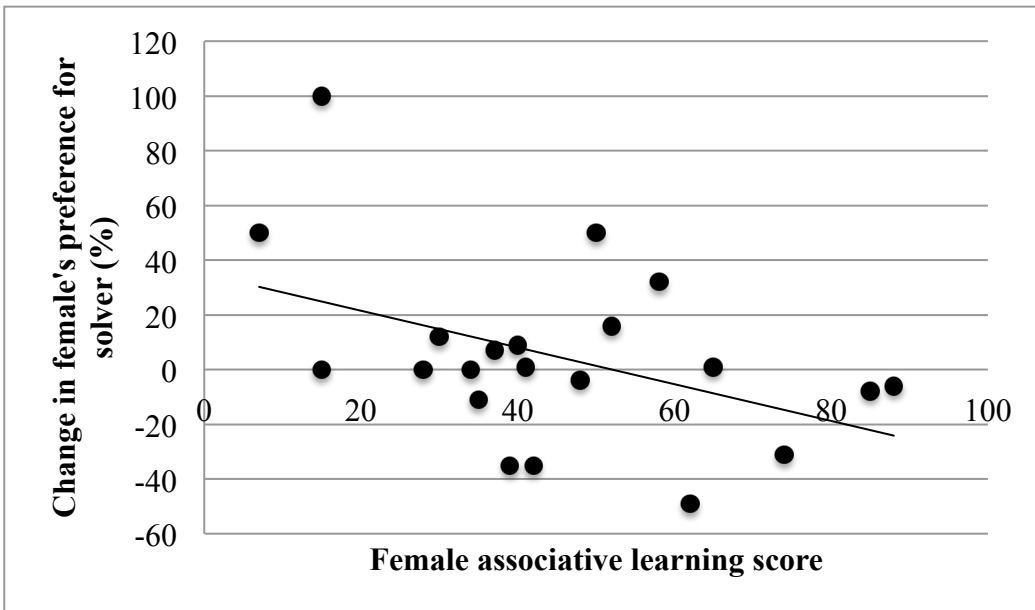


Fig. 2. Relation between the change in females' preferences for the most efficient male and their associative learning score estimated as the number of trials required to solve the task (hence, a lower associative learning score represents a higher associative learning ability).



Discussion et conclusion générales

Au cours de ce mémoire, nous nous sommes intéressés à la possibilité d'une préférence pour un comportement innovateur, plus précisément pour les performances nouvelles d'alimentation, et aux capacités de généralisation de cette préférence dans une population captive de diamants mandarins. Les travaux menés ont permis de décrire pour la première fois une préférence directe des femelles pour la performance d'alimentation par une nouvelle tâche motrice, une mesure opérationnelle de la capacité d'innovation, chez les mâles. Notre étude supporte l'hypothèse selon laquelle les femelles diamants mandarins utilisent les performances de résolution de problèmes des mâles comme critère de choix. Cette préférence pourrait être expliquée par les divers bénéfices qu'accompagnent des capacités cognitives plus élevées : une plus grande flexibilité face aux changements de son environnement, une meilleure exploitation de l'habitat et de ses ressources et donc une meilleure capacité de s'occuper des petits, etc. Aussi, nous avons exploré si les capacités cognitives mâles pouvaient être signalées par un trait sexuel, excluant le chant, pour une évaluation indirecte lors du choix de partenaire. Ceci suggérerait que ces capacités pourraient être soumises non seulement à la sélection naturelle, par le succès reproducteur, mais aussi à la sélection sexuelle. Finalement, nous avons testé expérimentalement si la préférence des femelles pour un mâle innovateur peut être généralisée à d'autres mâles et démontré que seules les femelles ayant des capacités d'apprentissage associatif élevées en ont été capables. Cela suggérerait la possibilité d'une association qualité dépendante ou plutôt que l'évaluation des partenaires potentiels sur une base cognitive sollicite des capacités cognitives relativement élevées.

Comment la performance de résolution de problèmes d'une tâche alimentaire peut-elle influencer le choix de partenaire? Et comment les performances cognitives d'un partenaire potentiel peuvent-elles être évaluées?

La possibilité que les animaux puissent évaluer les capacités cognitives de partenaires potentiels et intégrer cette information dans leurs décisions de choix de partenaire est une question importante en écologie comportementale dont les études sont tranquillement en essor. Chez les oiseaux, de nombreuses études ont pu mettre en évidence que les capacités cognitives, plus précisément des traits ou des comportements liés à des processus cognitifs, peuvent influencer le succès reproducteur d'un individu (Keagy et al. 2011a; Cauchard et al. 2013). Toutefois, aucune d'entre elles n'a su démontrer un lien direct. Le premier chapitre de ce mémoire a permis de mettre en évidence pour la première fois un lien direct entre la performance d'alimentation par une nouvelle tâche motrice (innovation) des mâles et le choix de partenaire par les femelles chez les oiseaux, ajoutant ainsi cette performance cognitive à la liste des caractéristiques individuelles pouvant influencer le succès de reproduction. En effet, certains auteurs ont démontré que les comportements alimentaires varient en complexité cognitive, allant de réponses simples à des techniques qui requièrent l'innovation (Overington et al. 2009b), l'utilisation d'outils (Weir et al. 2002) ou l'apprentissage avancé (Heinsohn 1991). Cependant, il est à noter que même si plusieurs chercheurs ont suggéré que l'innovation est fortement reliée à la cognition (Lefebvre et al. 2004 ; Chiappe et MacDonald 2005; Ramsey et al. 2007 ; Muthukrishna et Henrich 2016), des processus non cognitifs peuvent la sous-tendre (Thornton et Samson 2012 ; Reader et al. 2016). Une étude récente menée par Snowberg et Benkman (2009) utilisant des becs-croisés rouges a aussi montré qu'après avoir directement observé des mâles de différentes capacités à extraire des graines de cônes de conifères, les femelles s'associent préférentiellement avec le mâle le plus performant. Cette

étude et la nôtre sont semblables sur certains points, à la différence que notre étude implique plus qu'une simple performance d'alimentation en terme de vitesse, elle implique des capacités d'alimentation motrice innovante. Dans notre cas, il serait toutefois possible que les femelles se soient préférentiellement associées au mâle innovateur uniquement dû au fait que celui-ci avait accès à de la nourriture contrairement au mâle non innovateur et cette possibilité demeure à être implicitement testée. Avec résultats contraires, Boogert et al. (2010) a avancé que lorsque les femelles observent directement la performance d'alimentation de mâles, ni l'efficacité de la résolution de problèmes, ni la technique utilisée ne semblent guider leurs préférences d'accouplement. Une autre étude de la même auteure sur les diamants mandarins a démontré que la performance d'alimentation serait corrélée à la complexité du chant, un trait sélectionné sexuellement, et suggère ainsi que la complexité du chant serait utilisée par les femelles comme un indicateur des capacités cognitives mâles (Boogert et al. 2008 ; mais voir Templeton et al. 2014). Il serait donc possible que les femelles utilisent préférentiellement la complexité du chant des mâles plutôt que l'observation directe de leurs capacités de résolution de problèmes ou de leurs performances alimentaires afin d'évaluer leur qualité en terme de cognition. En fait, les performances alimentaires doivent être plus difficiles à directement évaluer en raison des conditions externes variables et en terme de coûts pour les femelles, alors que le chant des diamants mandarins se cristallise après environ 90 jours d'âge (Williams 2004). Il serait également possible que sans l'accès au chant, tel que dans notre étude, les différences interindividuelles dans les performances cognitives soient impossibles à établir et donc que les femelles puissent avoir besoin d'observer directement le comportement des mâles.

Excluant le chant, il existe peut-être d'autres traits sexuels permettant l'évaluation indirecte des capacités cognitives des mâles par les femelles. Des études ont par ailleurs démontré que la condition des mâles, de même que la couleur ou la brillance de leur plumage, sont influencés par leur apport en nutriments tels qu'en protéines (Monaghan et al. 1996) ou en caroténoïdes (Hill et al. 2002) et que ces traits morphologiques influencent le choix de partenaire (Monaghan et al. 1996, Hill et al. 2006, Cauchard 2014). Les vertébrés ne peuvent synthétiser les caroténoïdes et se doivent donc de les obtenir par l'apport alimentaire. De ce fait, la coloration du plumage ou du bec est considérée comme un indicateur honnête de qualité, plus précisément de succès alimentaire (Grether et al. 1999) et reflèteraient les performances d'alimentation d'un individu. Ces résultats demeurent toutefois suggestifs, au même titre que la coloration du plumage pourrait refléter la capacité d'innovation alimentaire d'un individu dans un milieu où l'apport en caroténoïdes ne serait possible que par l'utilisation d'une nouvelle source de nourriture par exemple. Les individus les plus performants à résoudre et à apprendre une tâche seraient davantage aptes à trouver les sources de nourriture, à mieux se nourrir et à maintenir leurs fonctions corporelles (ex. : le système immunitaire) et seraient ainsi capable de signaler cette habileté via des caractéristiques morphologiques dépendantes de la condition (Doutrelant et al. 2008). Le premier chapitre de ce mémoire a toutefois mis en évidence que préalablement à l'observation des mâles, les femelles ont été incapables de discriminer entre eux sur la base de leurs capacités d'apprentissage. De plus, nos résultats indiquent que les femelles ne choisissent pas leur partenaire en fonction de leurs propres capacités d'apprentissage. Cela suggère donc que les femelles diamants mandarins ne peuvent évaluer les capacités cognitives des mâles indirectement via des traits morphologiques ou via la parade sexuelle, indépendamment de leurs propres capacités cognitives. Étant donné

le faible effectif de mâles (4) utilisés pour ces tests il est toutefois possible que les femelles n'aient pas initialement démontré de préférence pour le mâle ayant obtenu le meilleur score d'apprentissage simplement, car les différences phénotypiques et/ou cognitives entre les mâles étaient trop faibles. En effet, n'ayant pas vérifié pour la constance de notre test d'apprentissage associatif, nous ne pouvons conclure hors de tout doute, que les mâles différaient assez au niveau cognitif afin que les femelles puissent percevoir cette différence. Aussi, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que la complexité du chant puisse être un indicateur honnête des capacités d'apprentissage des mâles, puisque nous avons masqué le chant des mâles stimuli au cours des tests de choix de partenaire. Toutefois, Templeton et al. (2014) ont récemment contesté significativement cette corrélation, suggérant fortement que le chant n'est pas un trait sexuel secondaire qui indique les capacités cognitives des mâles. Il serait toutefois possible que l'évaluation indirecte des mâles sur la base de leurs performances d'apprentissage demande un coût trop élevé aux femelles en terme de temps, ou en terme de capacités cognitives et/ou que le coût de production de traits indicateurs de qualité cognitive soient trop élevé pour les mâles.

- *Les coûts potentiels :*

Chez les humains, le choix de partenaire est reconnu depuis longtemps comme étant une tâche socialement cognitive¹³. Les psychologues du domaine de la cognition et de l'évolution reconnaissent qu'il existe trois sous-tâches interreliées impliquées dans le choix de partenaire, incluant : 1) la perception des signaux sexuels fournissant des informations sur les partenaires

¹³ La cognition sociale se réfère aux processus neuronaux qui permettent à un animal d'ajuster son comportement en fonction des interactions sociales (Cummings et Ramsey, 2015).

potentiels, 2) l'intégration de ces indices en mémoire afin de déterminer et d'évaluer quelles propriétés des mâles présents sont pertinentes (ex. : la condition) et 3) la recherche, la discrimination et finalement la décision de s'associer avec un individu particulier (Miller & Todd, 1998). Il est suggéré que les animaux non humains soient, eux aussi, confrontés à ce même ensemble de tâches sociales correspondant au choix de partenaire, la façon de procéder étant variable entre les différents taxons. De ce fait, il est possible que plus il y ait de traits signalés, plus les décisions soient complexes et que plus elles puissent exiger un investissement important au niveau cognitif (Cummings et Ramsey, 2015). En effet, de nombreuses sources d'informations peuvent être disponibles simultanément en nature, avec des niveaux de fiabilité et d'accessibilité variés et même des contenus informatifs potentiellement contradictoires. Par exemple, les femelles jardiniers satinés préfèrent s'associer avec des mâles construisant des tunnels de haute qualité, une évaluation qui intègre divers indices tels que la taille, la couleur et l'ajout d'éléments décoratifs à l'intérieur et à l'extérieur (Coleman et al. 2004). Chez cette espèce, le volume du cerveau mâle et femelle est corrélé à la complexité des tunnels, suggérant que la construction complexe des tunnels demande des capacités cognitives plus élevées chez les mâles, de même pour la discrimination entre les tunnels plus complexes des mâles chez les femelles (Madden 2001). Cela implique que les capacités cognitives individuelles des femelles pourraient jouer un rôle majeur dans la capacité à utiliser l'information de façon optimale lors du choix de partenaire, plus précisément en sélectionnant les informations les plus fiables et/ou les moins coûteuses et en ajustant leur signification en fonction des conditions environnementales et du phénotype. Chez les diamants mandarins, il serait possible que beaucoup d'informations soient véhiculées simultanément par les mâles. Aussi, nos résultats suggérant que le choix des femelles s'exerce

indépendamment de leurs propres capacités cognitives, cela peut impliquer que les femelles n'ont pas sélectionné un trait sexuel indiquant les performances d'apprentissage des mâles en faveur d'un autre puisqu'étant plus coûteux à évaluer ou moins pertinents par exemple. Cette hypothèse, selon laquelle les performances cognitives permettraient de mieux utiliser les informations présentes dans l'environnement, demeure toutefois à être validée. Afin de tester celle-ci, nous pourrions manipuler expérimentalement une ou des sources d'information sociale déterminées comme étant fiables en nature et tester le choix des femelles selon leurs capacités cognitives générales (Seppanen et Forsman 2007). Une telle expérience permettrait une meilleure compréhension des mécanismes sous-tendant la relation entre les capacités cognitives et le choix de partenaire.

Chez certaines espèces, les performances cognitives des mâles étant reliées au volume de leur cerveau ou à une partie de celui-ci (Timmermans et al. 2000), il est également possible que des contraintes développementales ou fonctionnelles sur la croissance du cerveau puissent générer un compromis entre certains aspects de la cognition et les traits indicateurs y étant reliés (Kawecki 2010; Kotrschal et al. 2015). Par exemple, Sewall et al. (2013) ont démontré que la taille du répertoire de chant d'un individu bruant chanteur (*Melospiza melodia*) est inversement corrélée à ses performances lors d'un apprentissage spatial, suggérant l'existence d'un compromis entre le développement de l'hippocampe, nécessaire à l'apprentissage, et celui du centre de contrôle du chant. En effet, la sélection naturelle veille à ce que les traits importants pour la survie reçoivent un investissement maximal, potentiellement au détriment des traits non essentiels tels que les ornements ou les comportements sexuels qui facilitent, mais qui ne sont pas nécessaires au succès reproducteur (Andersson, 1986). Ainsi, il pourrait exister un compromis entre les capacités cognitives des mâles diamants mandarins et la

manifestation de traits indicateurs par exemple lorsque : 1) compromettre une capacité cognitive « x » permet d'améliorer la qualité d'un trait « y » tout en maintenant des chances de survie égales, ou vice versa (Andersson, 1986) et 2) lorsque les ressources disponibles pour l'investissement dans l'un ou l'autre sont limitées. Identifier et quantifier les coûts potentiels des capacités cognitives versus les bénéfices nets apparaît ainsi primordial afin de comprendre l'évolution des variations intraspécifiques.

- ***Les bénéfices :***

Puisqu'en chapitre 1 (voir aussi chapitre 2) nous avons démontré que la performance de résolution de problème d'une tâche alimentaire nouvelle observée directement influence le choix de partenaire chez les diamants mandarins, cela sous-tend qu'il existe des bénéfices conséquents à cette décision. Une hypothèse récurrente quant aux mécanismes impliqués dans ce lien positif serait que les individus présentant des capacités cognitives plus importantes obtiendraient un meilleur succès reproducteur en raison d'une meilleure capacité à exploiter leur habitat de façon optimale (Cole et al. 2012 ; Cauchard et al. 2013). Une meilleure exploitation de l'habitat reposerait sur un meilleur traitement et une meilleure utilisation de l'information environnante disponible. Par ailleurs, de meilleures capacités d'apprentissage seraient liées à des traits améliorant la survie tels que de meilleures performances d'alimentation et de mémorisation spatiale fournissant ainsi aux individus la chance d'obtenir des ressources plus stables et de meilleures qualités (Raine et Chittka 2008). Des études comparatives ont aussi avancé l'hypothèse selon laquelle les espèces d'oiseaux possédant un cerveau de plus grande taille proportionnellement à leur corps sont plus innovatrices (Lefebvre et al. 2004) et survivent mieux en nature (Sol et al. 2007). Plus précisément, des capacités

cognitives plus élevées pourraient permettre aux animaux de répondre plus rapidement et adéquatement à un nouvel environnement ou à un changement d'environnement (Kotrschal et Taborsky 2010). De plus, il a été suggéré que les variations individuelles de réponse à un stress seraient en lien avec les différences de survie (Adamo et al. 2013 ; Vitousek et al. 2014), les capacités d'apprentissage d'un individu et de mémorisation spatiale (Kriengwatana et al. 2015; Farrell et al. 2016). Il a aussi été démontré que les performances des individus sur une tâche motrice, comparable à celle utilisée en chapitre 1 et 2 (c.-à-d. l'ouverture d'un couvercle), sont positivement corrélées à leur capacité à naviguer dans l'espace et à leur motivation à se nourrir d'une nouvelle source de nourriture, trois compétences critiques pour la survie. Ceci implique par ailleurs que la tâche motrice utilisée au cours de nos expérimentations est probablement un indicateur fiable de la capacité cognitive générale des mâles. Finalement, la qualité de l'habitat chez plusieurs espèces varie dans le temps et l'espace, affectant ainsi fortement la survie ainsi que le succès reproducteur des individus. De ce fait, les stratégies permettant aux individus d'affronter ces variations, telles qu'une meilleure utilisation des informations disponibles ou de meilleures capacités d'innovation, devraient être favorisées par de fortes pressions de sélection (Dall et al. 2005 ; Danchin et al. 2004). Ainsi, plusieurs évidences suggestives soutiennent l'hypothèse selon laquelle les femelles diamants mandarins peuvent utiliser les capacités cognitives des mâles comme un indicateur de leur survie et de leur aptitude. Toutefois, celle-ci reste à être directement testée.

La sélection naturelle agit sur des traits héréditaires qui confèrent un avantage dans l'accès aux ressources et aux partenaires. Puisque les capacités cognitives des mâles semblent leur conférer un avantage en terme d'aptitude, nous devons maintenant nous pencher sur la question d'hérédité de ces capacités. La plupart des études adressant cette hypothèse ont

opéré sur des humains. Certaines ont notamment révélé qu'une proportion substantielle des variations dans l'intelligence générale d'un individu (Deary et al. 2009), dans la structure, dans les différentes régions et dans les différents éléments fonctionnels du cerveau (Anokhin et al. 2006) ainsi que pour des capacités particulières (la reconnaissance faciale ; Wilmer et al. 2010) peut être attribuée à des influences génétiques. Les quelques études effectuées chez les animaux non humains, principalement chez les insectes, ont également mis en évidence la contribution génétique des variations cognitives d'individus (revue dans Dukas 2004 ; Boogert et al. 2011a). Par exemple, l'étude de Karino et al. (2005) sur les guppys, suggère que la descendance aurait hérité des performances d'alimentation dans un nouvel environnement de leur père et donc indirectement de leurs capacités d'apprentissage. Toutefois aucune étude n'a su directement démontrer que les mâles les plus performants lors de tests cognitifs sont susceptibles de produire une descendance plus performante et demeure à être testé et validé.

Que les performances cognitives soient des indicateurs honnêtes de la qualité génétique des individus, ou des capacités de survie et de reproduction via une meilleure utilisation de l'habitat, la préférence des femelles pour un mâle innovateur et sa généralisation démontrées aux chapitres 1 et 2 suggère qu'il devrait être bénéfique pour une femelle diamant mandarin de s'apparier avec un partenaire performant sur le plan cognitif. Aussi, que les femelles choisissent les mâles en se basant directement sur leur comportement alimentaire innovateur ou indirectement par l'intermédiaire de traits tels que la complexité du chant, nous nous attendons à des conséquences évolutives similaires.

Comment une préférence pour les performances cognitives d'un partenaire potentiel peut-elle être maintenue? Et comment les variations interindividuelles dans les capacités cognitives peuvent-elles être maintenues dans une population?

Il a été avancé que la discrimination des mâles par rapport à leurs capacités cognitives peut être coûteuse pour les femelles, spécialement en terme de temps, et que la probabilité qu'aurait une femelle d'observer un mâle effectuer une innovation ou toute autre tâche cognitive en nature est bien rare (Madden et al. 2011). En effet, si les performances cognitives mâles ne sont manifestées que par quelques individus en nature ou uniquement dans des conditions artificielles à la suite d'un entraînement intensif en laboratoire, il est difficile d'envisager comment elles pourraient être sélectionnées. En plus des bénéfices qui y sont associés, afin qu'il y ait maintien de la sélection pour des capacités cognitives, nous suggérons que les femelles possèdent une façon de réduire les coûts d'échantillonnage. Le deuxième chapitre de ce mémoire a permis de mettre en évidence que les femelles diamants mandarins sont capables de généraliser leur préférence personnelle pour l'apparence d'un mâle ayant les meilleures performances de résolution de tâche et d'utiliser cette information lors de l'évaluation de nouveaux mâles. Ce résultat ajoute par ailleurs de l'importance à l'hypothèse émise en chapitre 1, selon laquelle les comportements cognitifs des mâles sont déterminants dans le choix de partenaire des femelles. Il est suggéré qu'en étant capables de généraliser cette préférence, les femelles évitent ainsi une perte de temps dans l'évaluation de tous les mâles présents et dans l'attente que ceux-ci effectuent un comportement nouveau. Dès qu'un mâle est observé effectuant une tâche cognitive, on suppose qu'une femelle pourrait ainsi compter sur les traits phénotypiques et/ou sur les autres comportements (ex. : motivation, exploration, etc.) de celui-ci pour ensuite évaluer le potentiel des autres mâles. L'existence de ce

mécanisme leur permettrait donc de choisir un partenaire de qualité sans avoir à échantillonner tous les mâles, mais surtout sans avoir à partager les bénéfices d'un tel choix avec d'autres femelles. Afin de confirmer cette hypothèse, il serait pertinent de tester l'existence de tous les marqueurs phénotypiques potentiels généralisés des capacités cognitives d'un individu. La préférence pour un trait plutôt que pour un mâle en particulier ont déjà été démontré chez les diamants mandarins (Swaddle et al. 2005) ainsi que chez les guppys (Godin et al. 2005). Cela implique que ce mécanisme est fréquent et permet très certainement la réduction des coûts d'échantillonnage des femelles. Notre étude ainsi que celle de Swaddle et al. (2005) s'accorde sur le fait que les femelles diamants mandarins peuvent généraliser une préférence personnelle, mais ce après seulement un temps d'observation relativement long (2 semaines). Il serait donc intéressant de directement tester l'effet du processus de généralisation d'une préférence liée aux capacités cognitives, à savoir si ce mécanisme permet une réelle réduction des coûts et des bénéfices nets.

Le chapitre 2 a aussi démontré que seules les femelles ayant des capacités d'apprentissage associatif élevées ont pu généraliser leur préférence à d'autres mâles. Cela apporte la possibilité que la généralisation d'une préférence pour un trait génère aussi un coût dans le processus d'évaluation des partenaires potentiels, non pas en termes de temps, mais en terme de contraintes cognitives aux femelles. Bien qu'aucun consensus n'a clairement été établi sur les mécanismes dont dépend le processus de généralisation (Cheng 2002), il est admis que la généralisation de réponses simples varie selon les capacités cognitives chez l'humain (Brooks et al. 1984 ; Ghirlanda 2002) et que les animaux tant humains que non humains diffèrent dans leurs performances cognitives (Boogert et al. 2011a ; Thornton et Lukas 2012). De faibles capacités de discrimination pourraient être liées à de faibles capacités

de généralisation, potentiellement attribuables à des limites sensorielles (Ghirlanda 2002). En effet, la réponse à un stimulus mâle peut être différente d'une femelle à l'autre, puisque la perception de ce qui est différent ou similaire pour un organisme dépend des propriétés de ses récepteurs et de l'organisation de ses organes de sens, incluant le traitement précoce de signaux neuronaux (Ghirlanda 2002). Nos résultats impliquent donc la possibilité que les femelles ayant obtenu un plus haut score d'apprentissage associatif associé à plus d'essais n'aient pas généralisé leur préférence pour le mâle le plus performant, parce qu'elles auraient été incapables de bien discriminer entre les deux mâles stimuli. Les variations dans les performances cognitives des femelles pourraient ainsi expliquer en partie pourquoi de nombreuses études démontrent des différences de préférence chez les femelles.

Alternativement, le résultat selon lequel seules les femelles ayant obtenu un score d'apprentissage associatif faible (i.e. ayant réussi le test d'associations plus rapidement) ont généralisé leur préférence à d'autres mâles peut être dû au phénomène de qualité dépendance. Tout comme la généralisation, ce phénomène permettrait la réduction des coûts d'échantillonnage pour les femelles ainsi que le maintien des variations dans les capacités cognitives des mâles. En effet, choisir un partenaire en fonction de sa propre qualité (Jennions et Petri 1997 ; Cotton et al. 2006 ; Riebel et al. 2010) peut représenter un choix judicieux dans certains cas. Par exemple, une femelle possédant de faibles compétences cognitives aurait avantage à choisir un partenaire ayant des capacités similaires comparativement à un partenaire de plus grande qualité : elle a ainsi plus de chance de se faire accepter par le mâle en tant que premier choix (Fawcett et Bleay 2009) et moins de chance de se faire abandonner pour une autre (McNamara et al. 1999). Si cela est vrai, cela suggère que les femelles peuvent évaluer leur propre qualité, plus précisément leurs capacités cognitives, par rapport à celles

des autres femelles et des mâles, un processus cognitif pouvant être coûteux. Toutefois, aucune publication n'a démontré que les préférences pour les capacités cognitives d'un partenaire potentiel sont dépendantes de la qualité des femelles chez les animaux non humains (Vandenburg 1972; Zonderman et al. 1977). Par ailleurs, les résultats obtenus en chapitre 2 contestent cette hypothèse.

Perspectives

Pour qu'un trait puisse évoluer en nature, trois conditions sont nécessaires : (i) il doit exister une variation entre les individus pour ce trait, (ii) la variation sur ce trait doit être soumise à sélection, et donc être liée à la survie et/ou la reproduction des individus, et (iii) les variations de ce trait doivent être transmises de génération en génération (Fairbairn & Reeves 2001). Au chapitre 1 de ce mémoire, nous avons démontré que les performances pour une tâche motrice nouvelle liée à l'alimentation influencent le succès reproducteur des mâles via l'augmentation des préférences, suggérant qu'ils sont susceptibles d'influencer la survie d'un individu et de ses descendants en nature. Les résultats en chapitre 2 émettent l'hypothèse que des coûts élevés pour les femelles engendrés par l'évaluation des mâles basée sur leurs performances cognitives (Madden et al. 2011 ; Riebel 2011) ainsi que des préférences variables pour des mâles de capacités cognitives différentes permettent le maintien de variations interindividuelles dans les performances cognitives des mâles. En effet, si les femelles préféreraient unanimement s'accoupler avec des mâles possédant des capacités cognitives supérieures, la sélection naturelle ferait éroder les variations dans la cognition des mâles. Cependant, afin de pouvoir conclure sur l'action globale de la sélection naturelle sur les

capacités cognitives de ceux-ci, il serait important de directement démontrer l'effet des variations interindividuelles des performances cognitives sur la survie ainsi que l'héritabilité de ces performances. Une approche de marquage des captures et recaptures en nature devrait être utilisée afin d'estimer la survie locale réelle des individus et l'héritabilité des performances sur plusieurs générations. Les performances cognitives des femelles devraient aussi être sous sélection, dans le cas où le bénéfice de discriminer entre les mâles sur la base de leur cognition est élevé (Miller et Todd, 1998). Cependant, les systèmes dans lesquels les oiseaux femelles utilisent les capacités cognitives d'un partenaire potentiel dans le choix de partenaires doivent être rares dû aux coûts rencontrés par celles-ci. Des études additionnelles seraient requises et importantes afin de déterminer les causes, les coûts et les bénéfices des variations individuelles dans les capacités de discrimination et de généralisation des femelles pour un trait ou comportement cognitif mâle.

Étudier les conséquences des variations interindividuelles des performances cognitives mâles et femelles pourra fournir des informations cruciales sur l'évolution de la cognition (Thornton et Lukas 2012). Toutefois, nous soutenons l'idée selon laquelle nous devrions aussi préconiser une approche plus large à savoir comment les capacités cognitives varient en fonction des facteurs environnementaux et génétiques et pourquoi et comment les pressions de sélection varient-elles au niveau inter et intraspécifique ?

Tout comme plusieurs autres études, une limite possible de ces expériences consiste dans la méthode utilisée pour mesurer les performances cognitives. Les tests de résolution de problème, tels que la tâche motrice utilisée tout au long de ce mémoire, sont considérés comme des mesures opérationnelles et des indicateurs fiables des capacités d'apprentissage

(Overington et al. 2011) ou de la capacité cognitive générale (Isden et al. 2013) et de l'innovation (Auersperg et al. 2012). Toutefois, il a été avancé que les variations interindividuelles des performances de résolution de problème pourraient ne pas refléter des différences cognitives, mais plutôt être le résultat de la chance, des différences physiques entre les individus (ex. : la force), de variations au niveau de la motivation à résoudre la tâche ou d'autres comportements comme la néophobie (Thornton et al. 2014). Selon cet auteur, les tests de résolution de problème diffèrent trop des tests cognitifs établis relevant du domaine de la psychologie. Plusieurs chercheurs ont aussi suggéré que l'innovation est fortement reliée à la cognition (Lefebvre et al. 2004 ; Ramsey et al. 2007). Cependant d'autres clament qu'en absence de connaissances sur les mécanismes cognitifs sous-jacents l'innovation, nous ne devrions pas forcément assumer que l'innovation est cognitivement demandante (Thornton et Samson 2012). De plus, bien que la majorité des variables confondantes susceptibles d'interférer avec le processus cognitif (ex. : la motivation, la néophobie, etc.) soient corrigées, nous ne pouvons exclure la possibilité qu'un ou plusieurs autres facteurs viennent s'ajouter à la variation observée. Par exemple, nous ne pouvons exclure l'hypothèse que les femelles préfèrent le mâle innovateur suite à l'observation de sa performance uniquement puisque celui-ci est associé à de la nourriture rendue disponible. Aussi, nous ne pouvons rejeter la possibilité que les scores d'apprentissage obtenus soient biaisés par des différences individuelle dans la préférence relative pour la couleur récompensée (Rowe et Healy 2014). Finalement, nous ne pouvons exclure la possibilité que les femelles n'aient pas initialement démontré de préférence pour le mâle ayant obtenu le meilleur score d'apprentissage dû à un trop faible effectif ou au fait que les différences phénotypiques et/ou cognitives entre les mâles étaient trop faibles. De simples pré-tests auraient pu être effectués et d'autres tests pourraient

être réalisés afin de mieux contrôler ces variables confondantes et de confirmer l'exactitude de nos résultats. Par exemple, les performances d'alimentation sur une tâche nouvelle des mâles utilisées au cours de ces expériences pourraient être corrélés à d'autres tests cognitifs que leurs capacités d'apprentissage associatif afin de s'assurer que cette première est bien demandante cognitivement et qu'elles représentent ainsi un choix avantageux pour les femelles. Puisqu'à ce jour plusieurs études ont démontré que la résolution de problème est corrélée aux capacités d'apprentissage et indirectement aux capacités cognitives générales (Bouchard et al. 2007 ; Boogert et al 2008 ; Overington et al. 2011a ; Isden et al. 2013 ; Revu dans Griffin et Guez 2014) et qu'aucune étude n'a démontré que l'innovation et que les tests de résolution de problème ne reflètent pas de processus cognitifs, nous encourageons le fait que les résultats obtenus en chapitre 1 et 2 augmentent notre compréhension et nos connaissances sur l'évolution des performances cognitives.

Bibliographie

Adamo S.A., Kovalko I. & Mosher B. 2013. The behavioural effects of predator-induced stress responses in the cricket (*Gryllus texensis*): the upside of the stress response. *Journal of Experimental Biology*. 216, 4608–4614.

Airey D.C. & DeVoogd T.J. 2000. Greater song complexity is associated with augmented song system anatomy in zebra finches. *Neuroreport*. 11, 10, 2339–2344. (doi:10.1097/00001756-200007140-00054)

Andersson M. 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*. 17, 375–393.

Andersson M. 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution*. 40, 804–816. (doi:10.2307/2408465)

Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.

Andersson M. & Simmons L.W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in ecology and evolution*. 21, 6, 296–302.

Anokhin A.P., Müller V., Lindenberger U., Heath A.C. & Myers E. 2006. Genetic influences on dynamic complexity of brain oscillations. *Neuroscience Letters*. 397, 93–98. (doi:10.1016/j.neulet.2005.12.025)

Aplin L.M., Sheldon B.C. & Morand-Ferron J. 2013. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behavior*. 85, 6, 1225–1232.

Auersperg A.M.I., Gajdon G.K. & von Bayern A.M.P. 2012. A new approach to comparing problem solving, flexibility and innovation. *Communicative and Integrative Biology*. 5, 2, 140–145. (doi: 10.4161/cib.18787)

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

Blount J.D., Metcalfe N.B., Birkhead T.R. & Surai P.F. 2003. Carotenoid Modulation of Immune Function and Sexual Attractiveness in Zebra Finches. *Science*. 300, 125.

Bishop P.J., Jennions M. D. & Passmore N. I. 1995. Chorus size and call intensity: female

- choice in the painted reed frog. *Hyperolius marmoratus*. *Behaviour*, 132, 721–731.
- Boesch C. 2007. What makes us human (*Homo sapiens*)? The challenge of cognitive cross-species comparison. *Journal of Comparative Psychology*. 121, 3, 227.
- Boogert N.J., Anderson R.C., Peters S. Seacry W.A. & Nowicki S. 2011b. Song repertoire size in male song sparrows correlates with detour reaching, but not with other cognitive measures. *Animal Behaviour*. 81, 6, 1209–1216.
- Boogert N.J., Bui C., Howarth K., Giraldeau L.-A. & Lefebvre L. 2010. Does Foraging Behaviour affect Female Mate Preferences and Pair Formation in Captive Zebra Finches? *PLoS One*. 5, 1–14.
- Boogert N.J., Fawcett T.W. & Lefebvre L. 2011a. Mate choice for cognitive traits: a review of the evidence in nonhuman vertebrates. *Behavioural Ecology*. 22, 447–459.
- Boogert N.J., Giraldeau L.-A. & Lefebvre L. 2008. Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Animal Behaviour*. 76, 1735–1741.
- Bouchard J., Goodyer W. & Lefebvre L. 2007. Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*. 10, 259–266.
- Bowers R.I., Place S.S., Todd P.M. Penke L. & Asendorpf J.B. 2012. Generalization in mate choice copying in humans. *Behavioral Ecology*. 23, 112–124.
- Brooks P.H., Sperber R. & McCauley C. 1984. Learning and cognition in the mentally retarded. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, London, Chapitre 14, p.295-309, 543p.
- Burley N. 1981. Sex-ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science*. 211, 721–722.
- Burley N. 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*. 4, 4, 191–203.
- Burley N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*. 127, 4, 415–445.
- Burley N. & Coopersmith C.B. 1987. Bill color preferences of zebra finches. *Ethology*. 76, 133–151.
- Burley N.T. & Foster V.S. 2006. Variation in female choice of mates: condition influences

selectivity. *Animal Behaviour*. 72, 713–719.

Burley N., Krantzberg G. & Radman P. 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour*. 30, 444–455.

Burley, N. & Symanski R. 1998. “A Taste for the Beautiful”: Latent Aesthetic Mate Preferences for White Crests in Two Species of Australian Grassfinches. *The American Naturalist*. 152, 6, 792–802.

Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*. 78, 4, 575–595.

Cantalapiedra J.L., FitzJohn R.G., Kuhn T.S., Fernández M.H., DeMiguel D., Azanza B., ... Mooers A.Ø. 2014. Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Caenozoic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281, 1776. (doi:10.1098/rspb.2013.2746)

Cate C.T. & Row C. 2007. Biases in signal evolution: learning makes a difference. *RENDS in Ecology and Evolution*. 22, 7, 380–387.

Cauchard L., Boogert N.J., Lefebvre L., Dubois F. & Doliguez B. 2013. Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Animal Behaviour*. 85,19–26.

Cauchard L. 2014. Variation interindividuelles des performances cognitives et consequences évolutives chez une population naturelle de mésange charbonnière (*Parus major*). Thèse. Université de Montréal. 131p.

Chantal V. & Dubois F. 2015. Female zebra finches use male foraging performance as an indicator of cognitive ability. Under review.

Cheng K. 2002. Generalisation: mechanistic and functional explanations. *Animal Cognition*. 5, 33–40.

Chiappe D. & MacDonald K. 2005. The evolution of domain-general mechanisms in intelligence and learning. *Journal of General Psychology*. 132, 5–40. (doi:10.3200/GENP.132.1.5-40)

Clayton N.S. 1990. Assortative Mating in Zebra Finch Subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T.g. castanotis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 330, 1258.

Cole E.F., Cram D.L. & Quinn J.L. 2011. Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*. 81, 491–498.

Cole E.F., Morand-Ferron J., Hinks A.E. & Quinn J.L. 2012. Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Current Biology*. 22, 1808–1812.

Coleman S.W., Patricelli G.L. & Borgia G. 2004. Variable female preferences drive complex male displays. *Nature*. 428, 742–745.

Coppens C.M., de Boer S.F. & Koolhaas J.M. 2010. Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365, 4021–4028.

Cotton S., Small J. & Pomiankowski A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*. 16, R755–R765. (doi:10.1016/j.cub.2006.08.022)

Croston R., Branch C.L., Kozlovsky D.Y., Dukas R. & Pravosudov V.V. 2015. Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behavioural Ecology*. (in press)

Cumming M.E. 2015. The mate choice mind: studying mate preference, aversion and social cognition in the female poeciliid brain. *Animal Behaviour*. 1–10. (doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.021)

Cumming M.E. & Ramsey M.E. 2015. Mate choice as social cognition: predicting female behavioral and neural plasticity as a function of alternative male reproductive tactics. *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 6, 125–131

Dall S.R.X., Giraldeau L.-A., Olsson O., McNamara J.M. & Stephens D.W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in ecology and evolution*. 20, 4, 187–193.

Danchin E., Giraldeau L.A., Valone T.J. & Wagner R.H. 2004. Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science*. 305, 5683, 487–491. (doi: 10.1126/science.1098254)

Darwin C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.

Deary I.J., Johnson W. & Houlihan L.M. 2009. Genetic foundations of human intelligence. *Human Genetics*. 126, 215–232. (doi:10.1007/s00439-009-0655-4)

DeVoogd T.J. 2004. Neural constraints on the complexity of avian song. *Brain Behavior and Evolution*. 63, 221–232.

- Doliguez B., Pärt T. & Danchin E. 2004. Prospecting in the collared flycatcher: gathering public information for future breeding habitat selection? *Animal Behaviour*. 67, 457–466. (doi: 10.1016/j.anbehav.2003.03.010)
- Doutrelant C., Gregoire A., Grnac N., Gomez D., Lambrechts M.M. & Perret P. 2008. Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology*. 21, 1, 226–233. (doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01451.x)
- Dukas R. 2004. Male fruit flies learn to avoid interspecific courtship. *Behavioral Ecology*. 15, 695–698.
- Dukas R. 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35, 347–374. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152)
- Emery N.J., Dally J.M. & Clayton N.S. 2004. Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) use cognitive strategies to protect their caches from thieving conspecifics. *Animal Cognition*. 7, 1, 37–43.
- Emery N.J., Seed A.M., Von Bayern A.M.P. & Clayton N.S. 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362, 489–505 (doi:10.1098/rstb.2006.1991)
- Enquist M. & Johnstone R.A. 1997. Generalization and the evolution of symmetry preferences. *Proceeding of the Royal Society of London B*. 264, 1345–1348.
- Eshel I., Volovik I. & Sansone E. 2000. On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evolutionary ecology research*. 2, 509–523.
- Fairbairn D.J. & Reeves J.P. 2001. Natural selection. In: *Evolutionary Ecology* (Ed. by D. A. Roff & D. J. Fairbairn), 29–43. Oxford: Oxford University Press.
- Farrell T.M., Morgan A. & MacDougall-Shackleton S.A. 2016. Developmental stress impairs performance on an association task in male and female songbirds, but impairs auditory learning in females only. *Anim Cogn*. 19, 1–14.
- Fawcett T.W. & Bleay C. 2009. Previous experiences shape adaptive mate preferences. *Behavioral Ecology*. 20, 68–78.
- Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Galsworthy M.J., Arden R. & Chabris C.F. 2014. Animal models of general cognitive ability for genetic research into cognitive functioning. In *Behavior genetics of cognition across the lifespan*, 257–278.

Ghirlanda S. 2002. Intensity generalization: physiology and modelling of a neglected topic. *Journal of Theoretical Biology*. 214, 389–404.

Godin J.G. Herdman E.J.E. & Dugatkin L.A. 2005. Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata* : generalized and repeatable trait-copying behavior. *Animal behavior*. 69, 999–1005.

Grether G.F., Hudon J. & Millie D.F. 1999. Carotenoid limitation of sexual coloration along an environmental gradient in guppies. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 266, 1317–1322.

Grieco F., van Noordwijk A.J. & Visser M.E. 2002. Evidence for the Effect of Learning on Timing of Reproduction in Blue Tits. *Science*. 296, 5565, 136–138. (doi:10.1126/science.1068287)

Griffin A.S. & Guez D. 2014. Innovation and problem solving: a review of common mechanisms. *Behavioural Process*. 109, 121–134. (doi:10.1016/j.beproc.2014.08.027)

Griffin A.S., Guez D., Lermite F. & Patience M. 2013. Tracking changing environments: innovators are fast, but not flexible learners. *PLoS One*. 8, e84907.

Griffin A.S., Guillette L.M. & Healy S.D. 2015. Cognition and personality: an analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution*. 30 : 4, 207–214

Guttman N. & Kalish H.I. 1956. Discriminability and stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology*. 51, 79–88.

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

Härdling R. & Kokko H. 2005. The evolution of prudent choice. *Evolutionary Ecology Research*. 7, 697–715.

Hasselquist D., Bensch S. & Schantz T.V. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*. 381, 229–232.

Heinsohn R.G. 1991. Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *The American Naturalist*. 137, 864–881.

Hill G.E. 1990. Female house finch prefer colourful males: sexual selection for condition-dependent trait. *Animal Behaviour*. 40, 563–572.

- Hill G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*. 350, 6316, 337–339.
- Hill G.E., Inouye C.Y. & Montgomerie R. 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 269, 1119–1124.
- Hill G.E. & McGraw K.J. 2006. *Bird coloration: Mechanisms and measurements*. Cambridge, MA [etc.]: Harvard University Press.
- Hoelzer G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*. 38, 1067–1078.
- Hollis B. & Kawecki T.J. 2014. Male cognitive performance declines in the absence of sexual selection. *Proceedings of Biological Royal Society of London B, Biological Sciences*. 181, 2013–2873.
- Holveck M.J. & Riebel K. 2007. Preferred songs predict preferred males: consistency and repeatability of zebra finch females across three test contexts. *Animal Behaviour*. 74, 2, 297–309.
- Holveck M.J. & Riebel K. 2009. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceeding of the Royal Society of London B*. 277, 1678, 153–160.
- Holveck M.J., Geberzahn N. & Riebel K. 2011. An experimental test of condition-dependent male and female mate choice in zebra finches. *PLoS ONE*. 6, 8, 23974, 1–10.
- Houtman A.M. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 249, 3–6.
- Isden J., Panayi C., Dingle C. & Madden J. 2013. Performance in cognitive and problem-solving tasks in male spotted bowerbirds does not correlate with mating success. *Animal Behaviour*. 86, 829–838.
- Isler K. & van Schaik C.P. 2006. Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51, 228–24.
- Jacobs L.F. 1996. Sexual selection and the brain. *Elsevier Science. Review*. 11, 2, 82–86.
- Jiang Y., Bolnick D.I. & Kirkpatrick M. 2013. Assortative Mating in Animals. *The American Naturalist*, 181, 6, E125-E138.
- Jennions M.D. & Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review

of causes and consequences. *Biological review*. 72, 283–327.

Karino K., Utogawa T. & Shinjo S. 2005. Heritability of the algal-foraging ability: an indirect benefit of female mate preference for males' carotenoid-based coloration in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 1–5.

Kaufman S.B., DeYoung C.G., Gray J.R., Brown J. & Mackintosh N. 2009. Associative learning predicts intelligence above and beyond working memory and processing speed. *Intelligence*. 37, 374–382.

Kawecki T.J. 2010. Evolutionary ecology of learning: insights from fruit flies. *Population Ecology*. 52, 15–25.

Keagy J., Savard J.F. & Borgia G. 2009. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Animal Behaviour*, 78, 809–817.

Keagy J., Savard J.F. & Borgia G. 2011a. Complex relationship between multiple measures of cognitive ability and male mating success in satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*. *Animal behavior*. 81, 5, 1063–1070.

Keagy J., Savard J.F. & Borgia G. 2011b. Cognitive ability and the evolution of multiple behavioral display traits. *Behavioral Ecology*. 23, 2, 448–457.

Kirkpatrick M. & Ryan M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*. 350, 6313, 33–38.

Kodric-Brown A. & Nicoletto P.F. 2001. Age and Experience Affect Female Choice in the Guppy (*Poecilia reticulata*). *The American Naturalist*. 157, 3, 316–323.

Komdeur J. & Pen I. 2002. Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*. 357, 373–380.

Kotrschal A. & Taborsky B. 2010. Environmental Change Enhances Cognitive Abilities in Fish. *PLoS Biology*. 8, 4, 1–7.

Kotrschal A., Corral-Loper A., Zajitschek S., Immler S., Maklakov A.A. & Kolm N. 2015. Positive genetic correlation between brain size and sexual traits in male guppies artificially selected for brain size. *Journal of Evolutionary Biology*. 28, 841–850.

Kriengwatana B., Farrell T.M., Aitken S.D.T., Garcia L. & MacDougall-Shackleton S.A. 2015. Early-life nutritional stress affects associative learning and spatial memory but not

performance on a novel object test. *Behaviour*. 152, 2, 195–218.

Laughlin S.B., van Steveninck R.R.d.R & Anderson J. C. 1998. The metabolic cost of neural information. *Nature Neuroscience*. 1, 1, 36-41.

Laland K.N. & Reader S.M. 1999. Foraging innovation in the guppy. *Animal Behaviour*. 57, 331-340.

Lefebvre L., Reader S.M. & Sol D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 63, 233–246.

Lefebvre L., Whittle P., Lascaris E., Finkelstein A. 1997. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*. 53, 549-560.

Lefebvre L. 1995. Culturally-transmitted feeding behaviour in primates: evidence for accelerating learning rates. *Primates*. 36, 2, 227-239.

Lieberman D.A. 2000. *Learning: Behavior and Cognition*. Belmont, CA.: Wadsworth/Thomson. 595 p.

MacDougall A.K. & Montgomerie R. 2003. Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften*. 90, 464–467. (doi 10.1007/s00114-003-0459-7)

Madden J. 2001. Sex, bowers and brains. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*. 268, 1469, 833–838.

Madden J.R., Isden J. & Dingle C. 2011. Commentary on review by Boogert et al.: some problems facing females. *Behavioral Ecology*. 22, 461–462.

Mateos-Gonzalez F, Hill G, Hood W. 2014. Carotenoid coloration predicts escape performance in the House Finch (*Haemorhous mexicanus*). *Ornithological advances*. 131, 275–281.

Mateos-Gonzalez F, Quesada J, Senar JC. 2011. Sexy birds are superior at solving a foraging problem. *Biol. Lett.* 7, 668–669.

Magurran A.E. & Ramnarine I.W. 2004. Learned mate recognition and reproductive isolation in guppies. *Animal Behaviour*. 67, 1077–1082.

McNamara J.M., Forslund P. & Lang A. 1999. An ESS model for divorce strategies in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 354, 223–236.

- Miller G.F. 2000. *The mating mind: how sexual choice shaped the evolution of human nature*. New York: Doubleday.
- Miller G.F. & Todd P.M. 1998. Mate choice turned cognitive. *Trends in Cognitive Sciences*. 2, 5, 190–198.
- Møller A.P. & Jennions M.D. 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*. 88, 401–415.
- Morand-Ferron J., Cole E.F. & Quinn J.L. 2016. Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges. *Biological reviews*. 1–25.
- Muthukrishna M., & Henrich J. 2016. Innovation in the collective brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 371:20, 150–192. (doi:10.1098/rstb.2015.0192)
- Nicolakakis N. & Lefebvre L. 2000. Forebrain size and innovation rate in European birds: Feeding, nesting and confounding variables. *Behaviour*. 137, 1415–1429. (doi: 10.1163/156853900502646)
- Norris K.J. 1990. Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 27, 275–281.
- Nowicki S., Searcy W.A. & Peters S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the nutritional stress hypothesis. *Journal of Comparative Physiology A*. 188, 1003–1014.
- Overington S.E., Cauchard L., Côté K.A. & Lefebvre L. 2011a. Innovative foraging behaviour in birds: what characterizes an innovator? *Behavioral Process*. 87, 274–285.
- Overington S.E., Griffin A.S., Sol D. & Lefebvre L. 2011b. Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*. 22, 6, 1286–1293. (doi: 10.1093/beheco/arr130)
- Overington S.E., Cauchard L., Morand-Ferron J. & Lefebvre L. 2009(a). Innovation in groups: does the proximity of others facilitate or inhibit performance? *Behaviour*. 146, 1543–1564.
- Overington S.E., Morand-Ferron J., Boogert N.J. & Lefebvre L. 2009(b). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*. 78, 4, 1001–1010. (doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.033)

- Pelletier L. & McNeil J.M. 2003. The effect of food supplementation on reproductive success in bumblebee field colonies. *Oikos*. 103 :3, 688–694.
- Pike T.W., Blount J.D., Bjerkeng B., Lindstrom J. & Metcalfe N.B. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males, *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*. 274, 1591–1596.
- Pruett-Jones S.G. 1992. Independent versus nonindependent mate choice : do females copy each other? *American Naturalist*. 140, 1000–1009.
- Raine N.E. & Chittka L. 2008. The correlation of learning speed and natural foraging success in bumble-bees. *Proceedings of the royal society of London B*. 275:1636, 803–808.
- Ramsey G., Bastian M.L. & Schaik C.V. 2007. Animal innovation defined and operationalized. *Behavioral and Brain Sciences*. 30, 393–437.
- Reader S.M. & Laland, K.N. 2003. *Animal innovation: An introduction*. Oxford University Press.
- Reader S.M. & Laland K.N. 2000. Diffusion of foraging innovation in the guppy. *Animal Behavior*. 60, 2, 175–180.
- Reader S.M., Julie M.F. & Flynn E. 2016. Animal and human innovation: novel problems and novel solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 371:20, 150–182.
- Riebel K. 2009. Song and female choice in zebra finches: a review. *Advances in the Study of Behavior*. 40, 197–238.
- Riebel K., Holveck M.J., Verhulst S. & Fawcett T. 2010. Are high-quality mates always attractive? State-dependent mate preferences in birds and humans. *Communicative and Integrative Biology*. 3, 3, 271–273.
- Riebel K. 2011. Comment on Boogert et al.: mate choice for cognitive traits or cognitive traits for mate choice. *Behavioral Ecology*. 22, 460–461.
- Roth G. & Dicke U. 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*. 9, 5, 250-257. (doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2005.03.005>)
- Rowe C. & Healy S.D. 2014. Measuring variation in cognition. *Behavioral Ecology*, 00 :00, 1–6.

- Rutstein A.N., Brazill-Boast J. & Griffith S.C. 2007. Evaluating mate choice in the zebra finch. *Animal Behaviour*. 74, 1277–1284.
- Ryan M.J. & Cummings M.E. 2013. Perceptual Biases and Mate Choice. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 44, 437–59.
- Searcy W.A & Anderson M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecological Systematics*. 17, 507–533.
- Seppanen J.-T. & Forsman J.T. 2007. Interspecific social learning: Novel preference can be acquired from a competing species. *Current Biology*. 17, 14, 1248–1252. (doi: 10.1016/j.cub.2007.06.034)
- Sewall K.B., Soha J.A., Peters S. & Nowicki S. 2013. Potential trade-off between vocal ornamentation and spatial ability in a songbird. *Biology Letters*. 9, 4.
- Shaw R.C., Boogert N.J., Clayton N.S. & Burns K.C. 2015. Wild psychometrics: evidence for ‘general’ cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Animal Behaviour*, 109, 101–111.
- Sheldon B.C. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*. 15, 10, 397–402.
- Shepard R.N. 1958. Stimulus and response generalization: tests of a model relating generalization to distance in psychological space. *Journal of Experimental Psychology*. 55, 509–523.
- Shettleworth S. J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*. 61, 277–286.
- Shettleworth S. J. 2009. *Cognition, evolution and behavior*. Oxford University Press.
- Shohet A.J. & Watt P.J. 2009. Female guppies *Poecilia reticulata* prefer males that can learn fast. *Journal of Fish Biology*. 75, 1323–1330.
- Simons M.J.P. & Verhulst S. 2011. Zebra finch females prefer males with redder bills independent of song rate—a meta-analysis. *Behavioral Ecology*. 22, 4, 755–762
- Snowberg L.K. & Benkman C.W. 2009. Mate choice based on a key ecological performance trait. *Journal of Evolutionary Biology*. 22, 762–769.
- Sol D. 2009. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains.

Biology Letters. 5, 1, 130–133. (doi: 10.1098/rsbl.2008.0621)

Sol D., Duncan R.P., Blackburn T.M., Cassey P. & Lefebvre L. 2005a. Big brains, enhanced cognition and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102, 5460–5465.

Sol D., Stirling D.G. & Lefebvre L. 2005b. Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: Subspecific diversification in holarctic passerines. *Evolution*. 59, 12, 2669–2677.

Sol D., Székely T., Liker A. & Lefebvre L. 2007. Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 274, 763–769.

Spencer K.A. & MacDougall-Shackleton S.A. 2011. Indicators of development as sexually selected traits: the developmental stress hypothesis in context. *Behavioral Ecology*. 22, 1, 1–9.

Spritzer M.D., Meikle D.B. & Solomon N.G. 2005. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Animal Behaviour*. 69, 1121–1130.

Sullivan M.S. 1994. Mate choice as an information gathering process under time constraints : implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*. 47, 141–151.

Swaddle J.P., Cathey M.G. Correll M. & Hodkinson B.P. 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B*. 272, 1053–1058.

Templeton C.N., Laland K. N. & Boogert N.J. 2014. Does song complexity correlate with problem-solving performance in flocks of zebra finches? *Animal Behaviour*. 92, 63–71.

Thorndike E.L. 1905. *The Elements of Psychology*. Seiler, A.G., New York.

Thornton A., Isden J. & Madden J.R. 2014. Toward wild psychometrics : linking individual cognitive differences to fitness. *Behavioral Ecology*. 0, 1–3.

Thornton A. & Lukas D. 2012. Individual variation in cognitive performance : developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 367, 2773–2783.

Thornton A. & Samson J. 2012. Innovative problem solving in wild meerkats. *Animal Behaviour*. 83, 1459–1468.

Timmermans S., Lefebvre L., Boire D. & Basu P. 2000. Relative size of the hyperstriatum ventrale is the best predictor of feeding innovation rate in birds. *Brain Behavior and Evolution*.

56, 4, 196–203. (doi: 10.1159/000047204)

Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Press: Chicago, IL, p.136–179.

Vandenburg S.G. 1972. Assortative mating, or who married whom? *Behavioral Genetics*. 2, 127–157.

Veit L., Pidpruzhnykova G. & Nieder A. 2015. Associative learning rapidly establishes neuronal representations of upcoming behavioral choices in crows. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112, 49, 15208–15213.

Verzijden M.N., Cate C.t. Servedio M.R. Kozak G.M. Boughman J.W. & Svensson E.I. 2012. The impact of learning on sexual selection and speciation. *Trends in ecology and evolution*. 27, 9, 511–519.

Vitousek M.N., Jenkins B.R. & Safran R.J. 2014. Stress and success: Individual differences in glucocorticoid stress response predict behavior and reproductive success under high predation risk. *Hormones and Behavior*. 66, 812–819.

Webster S.J. & Lefebvre L. 2001. Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*. 62, 23–32.

Weir A.A.S., Chappell J. & Kacelnik A. 2002. Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*. 297, 981.

Wilkinson G. S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*. 308, 5955, 181–184.

Williams H. 2004. Birdsong and singing behavior. *Annals New York Academy of Sciences*. 1016, 4–30.

Wilmer J.B., Germine L., Chabris C.F., Chatterjee G., Williams M., Loken E., Nakayama K. & Duchaine B. 2010. Human face recognition ability is specific and highly heritable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 107, 5238–5241. (doi:10.1073/pnas.0913053107)

Woodgate J.L., Mariette M.M., Bennett A.T.D., Griffith S.C. & Buchanan K.L. 2012. Male song structure predicts reproductive success in a wild zebra finch. *Animal Behaviour*. 83, 773–781.

Wyles J.S., Kunkel J.G. & Wilson A.C. 1983. Birds, Behavior and Anatomical Evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences. 80, 14, 4394–4397.

Zahavi A. 1975. Mate Selection – A selection for a Handicap. Journal of Theoretical Biology. 53, 1, 205–214.

Zann R.A. 1996. The Zebra Finch : A Synthesis of Field and Laboratory Studies. Oxford University Press. 335p.

Zonderman A.B., Vandenberg S.G., Spuhler K.P. & Fain P.R. 1977. Assortative marriage for cognitive abilities. Behavior Genetics. 7, 261–271.

