

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ALIMENTATION SOCIALE CHEZ LE CAPUCIN DAMIER (*LONCHURA
PUNCTULATA*): EXPLORATION DE L'EFFET DE LA TAILLE DU GROUPE ET
DES COÛTS LIÉS À L'UTILISATION DE L'INFORMATION SOCIALE

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

GUILLAUME RIEUCAU

NOVEMBRE 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Achever cette longue aventure, qui a débuté il y a maintenant plus de quatre ans, n'aurait pu être possible sans l'aide et l'appui de plusieurs personnes qu'il me fait grandement plaisir aujourd'hui de remercier. Si l'écriture scientifique se veut concise, neutre et dépourvue de tout élan sentimental, c'est avec joie que je vais déroger à cette règle, un court moment, pour témoigner ma gratitude à celles et ceux qui ont été impliqués, de près ou de loin (parfois aussi loin que depuis la vieille Europe), dans la réalisation de cette thèse de doctorat.

Je ne pouvais imaginer, lorsque celui qui devint par la suite mon directeur de recherche, le professeur Luc-Alain Giraldeau, me fit venir dans son bureau pour me proposer un doctorat dans son laboratoire, qu'un jour je mettrais sur papier ces dernières lignes qui concrétiseront ce doctorat. N'étant généralement qu'une personne de peu de mots, j'espère qu'il saura lire entre les lignes pour en retirer toute la gratitude que je lui témoigne, mais aussi toute l'admiration que j'ai pour l'homme de science et toute la sympathie et l'affection que j'ai pour l'homme tout simplement. Je tenais surtout à le remercier de m'avoir fait confiance, de m'avoir lu, relu, corrigé, conseillé, mais surtout de m'avoir simplement appris à faire de la science. Durant ces années où il m'a encadré, il a su me guider tout en me laissant une grande liberté pour mener à bien mes projets de recherche, en gardant néanmoins un œil avisé et critique. Je lui suis surtout reconnaissant de m'avoir offert l'opportunité de participer à plusieurs échanges scientifiques dans des congrès et colloques internationaux qui m'ont permis de plonger dans « le grand bain » de la recherche en écologie comportementale et de me faire découvrir l'exercice de l'esprit critique. J'espère qu'il considèrera l'aboutissement de cette thèse comme un témoignage de ma fierté d'avoir pu être son apprenti.

Je remercie sincèrement les membres de mon jury de thèse, les professeurs Donal Kramer, James Grant et Pedro Peres-Neto.

Je tiens également à remercier mon directeur de maîtrise, le professeur William Vickery, pour ses conseils précieux lorsque j'étais étudiant au sein de son laboratoire mais également lors de mes études doctorales. Il m'a toujours témoigné son soutien et j'espère que nos collaborations futures recevront le même succès que nos précédentes.

Je veux également remercier mes collaborateurs, et amis, Julien Martin et Kevin Woo, pour leur effort, leur travail et la confiance qu'ils ont su me témoigner lorsque nous avons décidé, nous aussi, de faire de la recherche comme « les Grands ».

Je ne peux oublier de remercier ma collègue, mais surtout amie, Kimberley Mathot, de m'avoir accompagné lors de mes études et d'avoir partagé nos points de vue concernant notre domaine de recherche. Si nos sujets de conversation, le plus souvent autour d'une tasse de café, ont été éclectiques allant des modèles linéaires mixtes aux derniers « gossips », ces moments partagés ont été plus qu'appréciés. Je lui souhaite tout le succès qu'elle mérite pour la poursuite de son cursus universitaire.

Je tiens également à remercier le professeur Denis Réale pour ces judicieux conseils et pour nos conversations, également autour d'un café ou de toutes autres boissons plus corsées! Il a été l'investigateur, peut-être malgré lui, de mon intérêt pour l'étude des différences interindividuelles.

Je tiens, tout particulièrement, à remercier la docteure Julie Morand-Ferron et le docteur Joseph Nocera pour leurs critiques avisées et leurs précieux conseils.

Je tiens à remercier Mick Wu de m'avoir permis d'utiliser et de modifier les illustrations en 3 dimensions des capucins damiers.

J'adresse également mes remerciements à Adrienne Boon, Stéphanie Surveyer, au docteur Janne Tuomas Seppänen, au professeur Éric Lucas, au professeur Pierre Drapeau et à la professeure Frédérique Dubois, aux membres du GRECA pour leurs conseils ainsi que leur aide précieuse.

Ma famille en France ainsi que ma belle famille au Québec m'ont apporté tout leur appui pour réaliser mes études. Je leur suis plus que reconnaissant.

Un immense et tendre merci à mes parents, Thérèse et Léon Rieucou, qui m'ont toujours encouragé malgré la distance qui nous séparait (ainsi que le décalage horaire!). Ils m'ont accompagné tout au long de mon doctorat et leur soutien sans faille ni limite a été, pour moi, d'un grand réconfort surtout lors de périodes plus difficiles.

Je tiens à clore ces remerciements en soulignant que je n'aurais pu mener à bien cette aventure sans le soutien inconditionnel de celle qui est devenue, il y a peu de temps mon épouse, Marie-Ève Normand. Son écoute, ses encouragements, ainsi que ses inestimables conseils ont été une des clés du succès de ce doctorat. Elle a su me réconforter lorsque que j'en avais le plus besoin, elle a partagé mes joies. Je suis certain que de magnifiques choses nous attendent dans le futur. De tout mon cœur, merci.

Sans toutes ces personnes, rien n'aurait été possible; cette thèse est un peu la leur...

TABLES DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	viii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xii
RÉSUMÉ	xiii
INTRODUCTION	1
I.1 Les bénéfices du grégarisme	3
I.2 L'effet de la taille du groupe	8
I.3 Utilisation de l'information sociale chez les animaux	13
I.4 Dans quelles circonstances les animaux utilisent-ils l'information sociale?	17
I.5 L'espèce modèle: le capucin damier	25
I.6 La technique de repasse d'images vidéos	26
CHAPITRE I	
VIDEO PLAYBACK AND SOCIAL FORAGING: SIMULATED COMPANIONS PRODUCE THE GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKINS	33
1.1 Introduction	34
1.2 Methods	36
1.2.1 Study animals	36
1.2.2 Apparatus	37
1.2.3 Training and experimental trials	40
1.2.4 Statistical analysis	41
1.3 Results	42
1.4 Discussion	48
PRÉAMBULE	52

CHAPITRE II	
GROUP SIZE EFFECT CAUSED BY FOOD COMPETITION IN NUTMEG MANNIKINS (<i>LONCHURA PUNCTULATA</i>)	53
1.1 Introduction	54
2.2 Methods	55
2.2.1 Study animals	55
2.2.2 Apparatus	56
2.2.3 Creating the virtual group foragers	56
2.2.3 Training and experimental trials	59
2.2.4 Statistical analysis	60
2.3 Results	65
2.4 Discussion	65
2.4.1 Potential biases of video playback	65
2.4.2 Implications for studies of group foraging	67
 PRÉAMBULE	 70
CHAPITRE III	
GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKIN: BETWEEN-INDIVIDUAL BEHAVIOURAL DIFFERENCES BUT SIMILAR PLASTICITY	71
3.1 Introduction	72
3.2 Methods	74
3.2.1 Apparatus	74
3.2.2 Statistical analysis	78
3.3 Results	79
3.3.1 Average effects induced by an increased group size	79
3.3.2 Individual responses to an increased group size	81
3.3.3 Consistency versus plasticity	81
3.4 Discussion	85

PRÉAMBULE	88
CHAPITRE IV	
PERSUASIVE COMPANIONS CAN BE WRONG: THE USE OF MISLEADING SOCIAL INFORMATION IN NUTMEG MANNIKINS	89
4.1 Introduction	90
4.2 Methods	92
4.2.1 Experimental subjects	92
4.2.2 Recording videos of demonstrators	93
4.2.3 Apparatus	94
4.2.4 Training and trials procedure	95
4.2.5 Statistical analysis	97
4.3 Results	98
4.3.1 Personal information trials	99
4.3.2 Social information trials	99
4.4 Discussion	103
CONCLUSION	106
BIBLIOGRAPHIE	126

AVANT-PROPOS

Cette thèse de doctorat est divisée en quatre chapitres présentés sous la forme d'articles scientifiques. Le premier article, intitulé a été publié en 2009 dans la revue *Animal Behaviour* (78: 961-966). Le second article a été publié en mars 2009 dans la revue *Behavioral Ecology* (20: 421-425). Ces deux articles scientifiques sont cosignés par Guillaume Rieucou et le professeur Luc-Alain Giraldeau. Le troisième article scientifique présenté dans cette thèse est le fruit de la collaboration entre Guillaume Rieucou, la docteure Julie Morand-Ferron et le professeur Luc-Alain Giraldeau. Cet article est présentement en révision dans la revue *Behavioral Ecology*. Le dernier article, cosigné par Guillaume Rieucou et le professeur Luc-Alain Giraldeau a été publié en 2009 dans la revue *Behavioral Ecology* (20: 1217-1222).

Les travaux présentés dans cette thèse ont été financés par les fonds de recherche provenant de bourses du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada attribuées au professeur Luc-Alain Giraldeau. Toutes les expériences décrites dans cette thèse ont été effectuées sous la supervision et approuvées par le Comité Institutionnel de Protection des Animaux de l'Université du Québec à Montréal (Protocoles #0603-R1-465-0605 et #0108-600-0109).

Si les articles sont présentés sous leur forme soumise ou publiée dans les revues scientifiques, par soucis d'économie de papier, j'ai décidé de n'inclure, à la fin de cette thèse de doctorat, qu'une bibliographie générale regroupant les articles cités tout au long de cette thèse.

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE I

VIDEO PLAYBACK AND SOCIAL FORAGING: SIMULATED COMPANIONS PRODUCE THE GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKINS

Figure 1.1: Apparatus for a) the real companions condition and b) the simulated companions condition. For the simulated companions condition, the box B was replaced by a 41 cm TFT LCD monitor placed in front of the transparent side of the box A. 39

Figure 1.2: Variation of feeding rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error. .. 44

Figure 1.3: Variation of food-handling scan duration of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error. 45

Figure 1.4: Variation of scanning rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error. .. 46

CHAPITRE II

GROUP SIZE EFFECT CAUSED BY FOOD COMPETITION IN NUTMEG MANNIKINS (*LONCHURA PUNCTULATA*)

Figure 2.1: Representation of the three types of companions: a) controls, b) vigilant non- foraging and c) non-vigilant foraging companions. 58

Figure 2.2: Variation of food-handling scan duration of focal nutmeg mannikins when group size increased with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions. All the results are expressed as a mean and its associated standard error. 62

Figure 2.3: Variation of feeding rate of focal nutmeg mannikins when group size increased with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions. All the results are expressed as a mean and its associated standard error. 63

CHAPITRE III

GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKIN: BETWEEN-INDIVIDUAL BEHAVIOURAL DIFFERENCES BUT SIMILAR PLASTICITY

Figure 3.1: A food-handling scan is defined by the part of the vigilance that is related to food handling. A bird is considered vigilant while handling a seed in a head-up posture until the seed was swallowed. 77

Figure 3.2: Variation of food-handling scan duration and feeding rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size. All the results are expressed as a mean and its associated standard error. 80

Figure 3.3: Individual variation of food-handling scan duration and feeding rate of each focal nutmeg mannikin as a function of group size. Each line represents an individual's response. 83

CHAPITRE IV

PERSUASIVE COMPANIONS CAN BE WRONG: THE USE OF MISLEADING SOCIAL INFORMATION IN NUTMEG MANNIKINS

Figure 4.1: Schematic representation of the apparatus: each bird is individually introduced in the observation compartment A where it can observe the video sequences through the transparent partition (TP). Once in compartment A, the focal bird cannot see the content of the feeders in compartment B, and once let into compartment B by remote raising of the partition between compartments A and B, it can choose its feeder using the visual cue on one of the feeders with which it had previous experience or/and the social information that had been provided by a video-playback of companions behind one of the feeders. 95

Figure 4.2: Proportion of focal birds relying on the green dot position to choose which feeder to exploit when previous training is such that the dot a) predicts the location of the fast feeder (N=10; high personal information condition), and b) fails to predict the location of the fast feeder (N=10; no personal information condition).. 100

Figure 4.3: Proportion of focal birds (N=10) for which prior training was such that the green dot provided a strong predictor of the location of the fast feeder that relied on social information to choose their feeder, expressed according to the number and the behaviour of virtual companions and whether the social information coincided or not with the location of the green dot. 101

Figure 4.4: Proportion of focal birds (N=10) for which prior training was such that the dot failed to predict the location of the fast feeder that relied on social information to choose their feeder, expressed according to the number and the behaviour of virtual companions and whether the social information coincided or not with the location of the green dot. 102

CONCLUSION

Figure C.1: Probabilités de formation de phénomènes de cascades d'information (correctes et incorrectes) en fonction que la probabilité que le signal soit correct. (Modifié de Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1998). 119

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE I

VIDEO PLAYBACK AND SOCIAL FORAGING: SIMULATED COMPANIONS PRODUCE THE GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKINS

Table 1.1: The effects of increasing group size with real or simulated companions on feeding rate, food-handling scan duration and scanning rate. Interactions between treatments (type of companions) and group sizes for each behavioural variable are also presented. 47

CHAPITRE II

GROUP SIZE EFFECT CAUSED BY FOOD COMPETITION IN NUTMEG MANNIKINS (*LONCHURA PUNCTULATA*)

Table 2.1: The effects of increasing group size with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions on feeding rate and food-handling scan duration. Interactions between type of companions and group sizes for each behavioural variable are also presented. 64

CHAPITRE III

GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKIN: BETWEEN-INDIVIDUAL BEHAVIOURAL DIFFERENCES BUT SIMILAR PLASTICITY

Table 3.1: Comparisons of general linear models (with group size and replicate as fixed effects) with different random factors for feeding rate and food-handling scan duration based on log-likelihood ratio tests: 1) comparison of a model including the identity of the focal individual (ID) as a random effect and one where ID was excluded (difference in individual behavioural responses) and 2) comparison of a model with an interaction between group size and ID as a random effect with a model with only ID as a random effect (inter-individual variation in plasticity). Significant differences between models are in bold. 84

RÉSUMÉ

De nombreuses espèces animales vivent et s'alimentent en groupe, une situation qui requière que les animaux adoptent des réponses comportementales spécifiques à cette condition sociale. Les travaux effectués lors de mes études doctorales se sont principalement intéressés à explorer les effets que peuvent avoir le nombre de compagnons ainsi que leurs comportements et décisions sur les réponses comportementales des individus appartenant à une espèce sociale d'Estrildidés, le capucin damier (*Lonchura punctulata*). Une diminution de la vigilance individuelle combinée à une augmentation de la vitesse d'alimentation est généralement rapportée lorsque la taille du groupe augmente. L'augmentation des taux d'alimentation est communément expliquée par les bénéfices en sécurité d'être en groupe : le temps épargné en vigilance étant réalloué dans l'alimentation. Cependant, ceci peut également être expliqué par l'augmentation de la compétition pour les ressources. Il demeure difficile de distinguer entre les différentes fonctions des réponses comportementales induites par une augmentation de la taille du groupe à cause de la difficulté de modifier le comportement des compagnons sans modifier la taille du groupe. Nous avons développé une technique basée sur l'utilisation de repasses d'images vidéos afin de pouvoir contrôler précisément les comportements de vigilance et d'approvisionnement des compagnons. Le premier chapitre présente la première validation de la technique de repasses d'images vidéos dans un contexte d'alimentation sociale chez le capucin damier. Des oiseaux focaux ont été testés dans un dispositif expérimental leur permettant de s'alimenter face à des compagnons ou face à des séquences vidéos de conspécifiques engagés dans l'alimentation. Nos résultats suggèrent que les capucins damiers expriment bien des réponses comportementales en accord avec l'effet de la taille du groupe. Nos résultats montrent également que les individus focaux expriment des patrons de vigilance et d'alimentation similaires lorsqu'ils s'alimentent dans des groupes composés de compagnons réels ou simulés. Il est donc possible de conclure que la technique de repasses d'images vidéos est appropriée pour explorer l'approvisionnement social chez des espèces aviaires.

Dans le second chapitre, nous avons testé l'origine de cette augmentation chez les capucins damiers. En utilisant des repasses vidéos, nous avons modifié la taille des groupes et les comportements des compagnons. Nos résultats indiquent que l'augmentation des taux d'alimentation n'apparaît que si les compagnons s'alimentent. Des compagnons ne s'alimentant pas n'induisent ni une diminution de la vigilance individuelle ni l'augmentation des taux d'alimentation.

Une augmentation du niveau de compétition induit une diminution de la vigilance des individus focaux. Nos résultats indiquent que l'effet de la taille du groupe chez les capucins damiers semble donc être induit par les coûts imposés par la compétition pour les ressources.

Le troisième chapitre est dédié à l'étude des différences interindividuelles lors de l'ajustement comportemental face à une augmentation de la taille du groupe. Dans un premier temps, il a été montré que, malgré des différences interindividuelles constantes entre les individus suggérant une forte constance comportementale, les capucins damiers expriment des patrons similaires de vigilance et d'alimentation en réponse à un changement de la taille du groupe. Dans un deuxième temps, nous avons comparé la force de la plasticité comportementale face à celle de la constance comportementale. Nos résultats suggèrent qu'une forte plasticité comportementale semble être favorisée dans un contexte d'approvisionnement social, car elle devient le prix à payer pour répondre adéquatement à des changements de pression de compétition pour la ressource lorsque le nombre de compétiteurs change.

L'information sociale, que des individus obtiennent en observant les décisions de leurs congénères, peut parfois entrer en conflit avec leur information personnelle. Dans le quatrième chapitre, nous avons exploré les coûts éventuels de l'utilisation d'information sociale dans un contexte d'approvisionnement social chez le capucin damier. Il est admis que d'outrepasser son information personnelle et copier les décisions des autres peut être optimal; les individus pouvant alors se retrouver engagés dans des cascades d'information. Si ces cascades impliquent souvent les bonnes décisions, elles peuvent entraîner le groupe à adopter des comportements incorrects. Nous avons examiné comment les capucins damiers utilisent préférentiellement soit l'information sociale soit leur information personnelle dans des situations où les deux types d'informations sont en accord ou se contredisent et en fonction de la force de l'information sociale. Nos résultats montrent que les capucins damiers outrepassent une information personnelle dont la fiabilité est élevée lorsque de l'information sociale suffisamment persuasive est présentée. Si ces phénomènes de cascades ont été décrits chez des humains, notre étude constitue la première évidence empirique montrant que les premiers événements d'une cascade d'information peuvent apparaître chez des animaux qui s'alimentent en groupe.

En conclusion, nous avons montré que chez une espèce d'oiseaux s'alimentant en groupe, les individus vont moduler leurs comportements en fonction, non seulement du nombre et des comportements des autres membres du groupe, mais également de leurs décisions et de la force de l'information sociale.

Mots clés: Capucin damier, *Lonchura punctulata*, effet de la taille du groupe, approvisionnement social, information sociale, compétition par exploitation, repasse d'images vidéo, plasticité comportementale, constance comportementale.

INTRODUCTION

Cette introduction est divisée en six parties. Dans une première partie, pour introduire la vie en groupe chez les animaux, je traiterai des bénéfices et des avantages que procure le grégarisme dans le monde animal. Je présenterai, dans une deuxième partie, les coûts pouvant émaner de la vie en groupe, et plus spécifiquement ceux lorsque les animaux se regroupent pour s'alimenter. Par la suite, dans une troisième partie, j'aborderai l'effet de la taille du groupe. Pour ce faire, une revue de littérature exhaustive rassemblant les travaux tant empiriques que théoriques explorant les réponses comportementales induites par des changements de la taille du groupe sera présentée. Cette partie se conclura par la présentation des grandes interrogations entourant les mécanismes de l'effet de la taille du groupe. La quatrième partie traitera de l'utilisation d'information sociale chez les animaux. Cette partie sera, tout d'abord, constituée d'une revue de la littérature concernant l'utilisation de l'information sociale dans différents contextes, tels que l'approvisionnement social, le choix de partenaires sexuels ou encore le choix du site de reproduction. Par la suite, les avantages ainsi que les coûts éventuels liés à l'utilisation de l'information sociale seront présentés. Les phénomènes de cascades d'information seront présentés dans cette sous-section. Je conclurai cette partie en présentant les grandes questions entourant l'utilisation de l'information sociale et notamment celle à savoir dans quelles circonstances les animaux sociaux se rallient à ce type d'information plutôt qu'à leur information personnelle. La cinquième partie de cette introduction servira à décrire l'espèce modèle de cette thèse, le capucin damier (*Lonchura punctulata*) (Linnaeus, 1758). La sixième partie de cette introduction sera dédiée à la présentation

de l'utilisation de la technique de repasses d'images vidéos en écologie comportementale. Dans une revue de littérature des travaux qui ont employé cette technique, je présenterai les avantages ainsi que les limites de cet outil. J'introduirai, par la suite, la possibilité d'utiliser les repasses d'images vidéo dans un contexte d'approvisionnement social. Finalement, j'introduirai les quatre chapitres présentés dans cette thèse de doctorat.

Dans le règne animal, de nombreuses espèces vivent et s'alimentent en groupe (Krebs et Davies, 1987; Krause et Ruxton, 2002). Ces agrégations peuvent prendre des formes aussi variées que des troupes de buffles d'Afrique (*Syncerus caffer*), des hardes de caribous (*Rangifer tarandus*), les immenses colonies de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*), des volées migratrices d'oies des neiges (*Chen caerulescens*), des bancs de harengs (*Clupea harengus*), des sociétés de termites à cou jaune (*Kaloterms flavicollis*), des regroupements de parasites ou des agrégats d'organismes unicellulaires. Les animaux peuvent se rassembler de manière fortuite autour d'une ressource alimentaire, d'un point d'eau temporaire, ou lors des périodes de reproduction, ou au contraire de manière plus durable comme les grandes colonies de sternes arctiques (*Sterna paradisaea*) ou d'éléphants de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*). Le grégarisme, tant par sa diversité de forme que par son existence dans de nombreux taxons, a fasciné tant les amoureux de l'observation des animaux que les chercheurs en comportement animal; soulevant une multitude d'interrogations concernant les raisons de ces agrégations et comment la stratégie de vivre en groupe a pu être maintenue par la sélection naturelle.

Les mécanismes impliqués dans l'évolution et le maintien du grégarisme au sein du règne animal ainsi que les facteurs écologiques qui les influencent sont des thèmes qui ont été largement abordés dans la vaste littérature scientifique tentant d'expliquer l'existence de la vie en groupe. Si les premiers balbutiements de l'étude du grégarisme ont été réalisés à partir de simples comparaisons inter-espèces,

l'adoption d'une approche à la fois mécanistique et fonctionnelle permet désormais d'aborder des questions fondamentales concernant la vie en groupe chez les animaux. L'approche fonctionnelle, généralement préconisée, est basée sur la considération des bénéfices et des coûts en termes d'aptitude phénotypique d'une stratégie (Danchin, Giraldeau et Cézilly, 2005).

Les avantages du grégarisme ainsi que son aspect évolutif sont des points d'intérêt centraux en écologie comportementale (Krebs et Davis, 1987; Krause et Ruxton, 2002). Vivre en groupe procure des avantages en termes de protection contre les prédateurs, de recherche de ressources alimentaire et de partenaires sexuels et d'économie des dépenses énergétiques. Les animaux vont, par conséquent, se regrouper afin d'augmenter leur aptitude phénotypique. Cependant, le grégarisme impose également de nombreux coûts en termes d'aptitude comme la compétition entre les membres du groupe pour les ressources alimentaires, le kleptoparasitisme alimentaire, l'agression entre congénères, le fait que des grandes agrégations soient plus facilement repérées par les prédateurs ou encore le plus grand risque de transmission de pathogènes entre les membres d'un groupe (voir Krause et Ruxton, 2002).

1.1 Les bénéfices du grégarisme

La prédation est souvent considérée comme une des principales forces évolutives impliquées dans l'apparition du grégarisme (Endler, 1991). Les bénéfices en sécurité que procure la vie en groupe sont désormais bien documentés. Le risque de prédation joue un rôle important sur les décisions que les animaux vont prendre concernant où et quoi manger, avec qui s'accoupler, où se reproduire ou encore sur le niveau général d'activité à adopter (Lima et Dill, 1990). Les animaux tentant de maximiser leurs gains énergétiques ou d'avoir accès à des partenaires sexuels sont souvent plus exposés aux prédateurs et il est alors attendu que leurs décisions comportementales

soient ainsi affectées par le risque de prédation. Il a été montré que les animaux peuvent ajuster leurs décisions comportementales en fonction du niveau du risque de prédation (Lima, 1998). Un individu peut, par son effort individuel de vigilance, détecter l'approche d'un prédateur; augmentant alors ses chances de survie. Cependant, le temps passé à scruter les alentours ne pourra être investi dans des activités alternatives visant à augmenter l'aptitude phénotypique comme l'alimentation ou pour prodiguer des soins parentaux aux jeunes. Par exemple, des espèces d'oiseaux granivores, recherchant et picorant des graines au sol avec la tête orientée vers le bas, vont devoir interrompre leur activité d'alimentation et relever leur tête dans le but de scruter les alentours à la recherche d'une éventuelle menace. L'activité de vigilance est généralement considérée comme étant simultanément incompatible avec l'alimentation pour les espèces animales qui cherchent et s'alimentent dans une position de tête orientée vers le bas (Elgar, 1989). Toutefois, cette incompatibilité stricte a été récemment critiquée (Fernandez-Juricic, Erichsen et Kacelnik, 2004; Fernandez-Juricic, Smith et Kacelnik, 2005). En effet, Steven Lima et Peter Bednekoff (1999) ont montré, en utilisant une approche expérimentale ingénieuse, que les juncos ardoisés (*Junco hyemalis*) pouvaient néanmoins détecter l'approche d'un modèle de prédateur même lorsqu'ils avaient la tête baissée. Toutefois, leur efficacité de détection était alors moindre que dans une position tête-haute (Lima et Bednekoff, 1999).

En 1973, Ronald Pulliam émit l'hypothèse selon laquelle les individus obtenaient des bénéfices à se regrouper du fait que l'effort de vigilance des compagnons augmentait la probabilité de détecter un prédateur bien avant une attaque. Dans son approche mathématique publiée dans la revue *Journal of Theoretical Biology*, il montra qu'une probabilité accrue de détecter un prédateur permet aux membres d'un groupe de diminuer leur effort individuel de vigilance. De ce fait, les animaux vivant en groupe peuvent réduire leur vigilance anti-prédateur sans toutefois altérer leur sécurité (Elgar et Catterall, 1981). Cet effet souvent défini

comme « l'effet de détection », « l'effet des yeux multiples » ou encore « la détection collective » montre que plus le nombre d'individus dans un groupe, et donc « le nombre d'yeux », est grand plus les chances de détecter une menace augmente (l'hypothèse des yeux multiples : Lima, 1990). Cependant, si la détection devient plus efficace, l'effort individuel de vigilance, quant à lui, diminue. Ceci permettant, par la suite, aux membres du groupe d'épargner dans leur effort de vigilance tout en jouissant du même niveau de protection que s'ils avaient été seuls. À ce jour, les modèles théoriques explorant la détection collective sont généralement construits autour de deux suppositions distinctes: que les individus scrutent leur environnement de manière aléatoire et qu'une fois une menace détectée par au moins un individu, les autres membres du groupe seront informés, et ce sans ambiguïté, de l'imminence de l'attaque et pourront s'enfuir sans être capturés (Pulliam, 1973; Dehn, 1990; Lima, 1990; McNamara et Houston, 1992). L'idée générale de détection collective est basée sur le partage de l'information concernant l'imminence d'une attaque lorsqu'au moins un individu en est alerté. Ceci implique un transfert quasi-parfait de l'information. En 1981, Treherne et Foster présentèrent « l'effet Trafalgar » (faisant référence à la bataille navale qui eut lieu au début du 19^{ème} siècle au large du cap de Trafalgar opposant la flotte anglaise à la coalition franco-espagnole) où l'efficacité de la détection collective repose sur la vitesse de transmission de l'information, concernant une attaque, au reste du groupe avant que l'attaque ne se produise. Les membres du groupe n'ayant pas directement détecté le prédateur pourront être néanmoins informés de l'imminence de l'attaque s'ils observent le comportement des membres alertés (ceci même en l'absence de signaux d'alarmes sonores ou chimiques). Cependant, ce principe est désormais débattu (Martin et Rieucou, *en révision*). Un tel transfert quasi-parfait de l'information est peu probable en conditions naturelles, car il est sous l'influence de caractéristiques intrinsèques du groupe comme la position et la distance entre les membres (Lima et Zollner, 1996; Proctor, Broom et Ruxton, 2003; Fernandez-Juricic, Siller et Kacelnik, 2004), la nature de la menace (prédateur embusqué ou poursuivant ses proies), la qualité des

signaux d'alarmes (Lima, 1995; Beauchamp et Ruxton, 2007) et les particularités du milieu (Abrahams et Kattenfeld, 1997). Dans une expérience explorant les limites de la détection collective chez une espèce de Cyprinidés (*Pimephales promelas*), Abrahams et Kattenfeld (1997) ont montré que la turbidité de l'eau altérait la transmission, au sein du groupe, de l'information concernant la présence d'une perche jaune (*Perca flavescens*) dans le bassin expérimental. Les individus n'ayant pas personnellement détecté le prédateur, ne pourront alors observer les comportements d'alarme de leur compagnons, et ne bénéficieront pas de la protection issue de la détection collective. Des travaux théoriques sur le sujet ont montré que l'efficacité de ce transfert d'information, et donc la probabilité d'obtenir socialement l'information concernant l'imminence d'une attaque, peut affecter la probabilité de survie des individus ce qui influencera l'investissement dans leur effort individuel de vigilance (Martin et Rieucou, *en révision*). Dans le scénario où la détection collective ne serait que peu efficace, les membres d'un groupe ne pourront se rallier qu'à leur effort individuel de vigilance pour détecter un prédateur.

À cet effet de détection peut s'ajouter celui de la dilution numérique du risque de prédation. Les animaux gagnent également à se regrouper car ceci diminue les chances d'être la victime d'une attaque. Cet effet de dilution (Hamilton, 1971) résulte que dans un groupe de n individus, la probabilité qu'un individu soit capturé et tué par un prédateur solitaire est de $1/n$. Par conséquent, plus la taille du groupe augmente plus l'effet de dilution augmentera la sécurité des membres d'un groupe (Dehn, 1990). Les modèles explorant l'effet de dilution se basent généralement sur la supposition que tous les individus encourent tous le même risque de prédation (Dehn, 1990; Roberts, 1996). Treves (2000) émet plusieurs critiques à l'égard de cette supposition. Certains individus, au sein d'un groupe, peuvent être plus vulnérables que d'autres à la prédation comme les juvéniles, les blessés ou les plus âgés. De même, la localisation spatiale des individus dans un groupe influence leur probabilité d'être capturés lors d'une attaque. Les animaux se tenant à la périphérie du groupe

encourent plus de risques que ceux localisés au centre; la présence des compagnons jouera alors le rôle de « barrière » contre un prédateur (Hamilton, 1971; Weatherhead, 1983). Cette idée fût présentée, en 1971, par le Britannique William Hamilton dans un article intitulé *The Geometry of the Selfish Herd* qui devint par la suite classique. Dans cet article, Hamilton montra analytiquement qu'un individu au centre d'un groupe bénéficiera de la vulnérabilité des individus autour de lui car un prédateur sera plus susceptible de les capturer en premier. Par la suite, plusieurs travaux théoriques ont essayé de combiner l'effet de détection à celui de dilution afin d'explorer leur contribution relative dans les niveaux de sécurité que procurent la vie en groupe (Bertram, 1980; Treherne et Foster, 1981; Pulliam, Pyke et Caraco, 1982; Dehn, 1990; McNamara et Houston, 1992; Rieucou et Martin, 2008). Dehn (1990) a montré que des modèles combinant les deux effets expliquent plus précisément les patrons de vigilance observés lorsque la taille de groupes de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) changeait. Dans le même article, Dehn suggère que la contribution de l'effet de dilution en termes de sécurité (i.e. probabilité de survie des individus) devient plus importante lorsque la taille du groupe augmente. La détection joue, quant à elle, un rôle bien plus important dans la sécurité lorsque des individus se trouvent dans des groupes de petites tailles.

Une fois l'attaque amorcée, les proies ont encore recours à d'autres mécanismes de défense : comme l'effet de confusion (Treherne et Foster, 1981) ou la défense collective. Le nombre de cibles potentielles au sein d'un groupe peut réduire l'efficacité d'un prédateur. Ce dernier aura d'autant plus de difficultés à porter son attention sur une proie afin de la capturer lorsque celle-ci et les autres membres du groupe s'enfuient dans des directions opposées. Les animaux peuvent également se défendre en groupe. Une telle défense collective peut prendre la forme de houspillage contre des prédateurs chez les carouges à épauettes (*Agelaius phoeniceus*) (Picman, Leonard et Horn, 1998) ou encore chez les cassiques cul-jaunes (*Cacicus cela*) (Robinson, 1985). Il a été également montré que les lycaons (*Lycaon pictus*) peuvent

repousser collectivement des hyènes tachetées (*Crocuta crocuta*) essayant de chaparder une proie qu'ils venaient de tuer (Fanshawe et FitzGibbon, 1973).

I.2 L'effet de la taille du groupe

Lorsqu'ils s'alimentent en groupe, cette situation requière que les animaux adoptent des réponses comportementales spécifiques (Giraldeau et Caro, 2000). Une réponse comportementale fréquemment reportée dans la littérature est une diminution de l'effort individuel de vigilance associée à une augmentation de la vitesse d'alimentation lorsque la taille du groupe augmente. Cet effet est communément appelé « l'effet de la taille du groupe » (Lima, 1995). Cette diminution de la vigilance induite par une augmentation de la taille du groupe a été mis en évidence chez des oiseaux (oie rieuse (*Anser albifrons*) Lazarus, 1978; autruche d'Afrique (*Struthio camelus*) Bertram, 1980; juncos ardoisé (*Junco hyemalis*) Goldman, 1980; ibis blanc (*Eudocimus albus*) Petit et Blidstein, 1987) et chez des mammifères (kangourou géant (*Macropus giganteus*) Heathcote, 1987; cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) Lagory, 1986; pronghorn (*Antilocapra americana*) Lipetz et Bekoff, 1982; gazelle de Thompson (*Gazella thomsoni*) FitzGibbon, 1989; mouflons (*Ovis canadensis*) Berger, 1978; capucin olive (*Cebus olivaceus*) de Ruitter, 1986; macaque rhésus (*Macaca mulatta*) Leighton-Shapiro, 1986; tamarin labié (*Saguinus labiatus*) Caine et Marras, 1988). Si les exemples de cet effet sont nombreux tant lors d'observation en milieu naturel que lors de manipulations expérimentales de la taille du groupe, les raisons de la diminution de la vigilance individuelle et de l'accroissement des taux d'alimentation sont encore, à ce jour, controversées (Beauchamp et Livoreil, 1997, Beauchamp, 2003; mais voir Lima, Zollner et Bednekoff, 1999; Bednekoff, 2003). Deux hypothèses fonctionnelles ont été avancées afin d'expliquer l'apparition de l'effet de la taille du groupe. La première est basée sur les bénéfices en sécurité que procure la vie en groupe. En présence de compagnons, un animal pourra réduire son effort individuel de vigilance anti-prédateur, profitant du pouvoir de détection du

groupe, et réinvestir le temps épargné en vigilance dans l'alimentation. La seconde hypothèse, et la plus controversée (Lima, Zollner et Bednekoff, 1999; Bednekoff, 2003), est fondée sur l'effet de la compétition pour la ressource s'opérant entre les membres d'un groupe. S'il apparaît bénéfique de se regrouper afin d'augmenter la protection, s'approvisionner en groupe entraîne également une compétition pour l'accès à la ressource lorsque celle-ci est limitée. En effet, lorsque la taille du groupe augmente, le nombre de compétiteurs augmente lui aussi. Les membres d'un groupe devront augmenter leur taux d'approvisionnement lorsqu'ils s'alimentent avec des compétiteurs afin de s'assurer d'une plus grande part de la ressource lorsque la quantité de cette dernière est limitée (Clark et Mangel, 1986). Cette compétition par exploitation entraînera une augmentation du taux d'approvisionnement aux dépens du temps alloué à la vigilance anti-prédateur (Beauchamp, 2003). Bien que les réponses comportementales induites par l'accroissement de la taille du groupe ont été souvent rapportées, peu d'études se sont consacrées à déterminer si la compétition pour la ressource ou les bénéfices en sécurité sont responsables de l'apparition de l'effet de la taille du groupe. En 1999, Lima, Zollner et Bednekoff ont mis en avant des similarités entre les patrons de vigilance indépendants de l'alimentation et ceux lorsque les juncos ardoisés manipulaient des graines pour en retirer les coquilles avant de les ingérer. Ils en concluaient que la compétition pour la ressource ne pouvait expliquer l'apparition de l'effet de la taille du groupe observé chez cette espèce. Cependant, cette étude rapportait également une réduction de la vigilance concomitante avec l'alimentation lors de l'accroissement de la taille du groupe; une réponse comportementale compatible avec l'hypothèse de la compétition pour la ressource. L'incapacité à clairement identifier les mécanismes ou la fonction des réponses comportementales induites par l'augmentation de la taille du groupe dans un contexte d'approvisionnement sociale réside dans la difficulté à manipuler expérimentalement l'efficacité alimentaire des compagnons indépendamment de la taille du groupe, et ce sans modifier la perception du risque de prédation lorsque les animaux sont dans des groupes de tailles différentes. Afin de pouvoir distinguer entre

ces deux explications fonctionnelles, il devient alors nécessaire de développer des techniques expérimentales permettant de manipuler l'habileté compétitive des membres du groupe sans changer la taille du groupe.

Dans une récente méta-analyse sur l'effet de la taille du groupe observé chez plusieurs espèces aviaires, Beauchamp (2008) rapporta une grande variation dans la magnitude des réponses comportementales induites par une augmentation de la taille du groupe, tant au niveau interspécifique qu'au sein d'une même espèce. Si des différences interspécifiques dans les forces des réponses comportementales peuvent être attendues du fait de différences majeures dans l'écologie et la physiologie des espèces étudiées, expliquer les différences observées entre des individus d'une même espèce peut se révéler moins intuitif. Au sein d'une même espèce, voire au sein d'un même groupe, les individus peuvent différer au niveau de leur effort de vigilance ou encore dans leur efficacité alimentaire. Plusieurs études, décelant cette variation interindividuelle, ont montré qu'elle pouvait être expliquée par des différences au niveau du sexe (FitzGibbon, 1990; Lung et Childress, 2007; Pays et Jarman, 2008), des stratégies biodémographiques (statut reproducteur : Rieucau et Martin, 2008), ou encore des types de personnalités entre les membres d'un groupe (Quinn et Cresswell, 2005). Face aux changements de taille d'un groupe, les animaux se doivent de moduler leurs réponses comportementales pour bénéficier de la protection du groupe ou pour répondre adéquatement à l'augmentation de la compétition pour la ressource. Ceci implique que les individus puissent adopter les niveaux optimaux de vigilance et de vitesse d'alimentation requis pour une taille de groupe donnée. Il est généralement admis que les animaux sont capables d'ajuster leurs comportements, dans une situation donnée, à un niveau minimisant le rapport coûts/bénéfices en termes d'aptitude phénotypique (Krebs et Davies, 1987). Par l'action de pressions évolutives ne sélectionnant que les individus les mieux adaptés aux conditions de leur milieu, des caractères optimaux uniques pour chaque condition devraient être sélectionnés. La théorie de l'optimalité prédit que les caractères phénotypiques (comme les

comportements) possèdent une valeur optimale dans une situation donnée. De plus, cette valeur peut changer en fonction des caractéristiques du milieu (DeWitt, Sih et Wilson, 1998). Les modèles théoriques d'optimalité prédisent que les individus au sein d'une population devraient se comporter de façon adaptée; ce qui signifie que leurs phénotypes comportementaux devraient converger en moyenne vers un caractère optimal commun à l'ensemble de la population. Les pressions de sélection exercent une force érosive sur les variations génétiques (et phénotypiques) des traits présents dans une population et du fait d'une action à long terme, la valeur moyenne d'un trait devrait se rapprocher de l'optimum. L'expression adaptée d'un trait comportemental dans une condition particulière ne sera optimale que si elle permet de maximiser l'aptitude phénotypique. Dans un environnement hétérogène, des individus optimaux devraient pouvoir ajuster leurs comportements au niveau de la réponse optimale d'une situation donnée. Cet ajustement comportemental, ou plasticité comportementale (i.e. la possibilité qu'un génotype puisse exprimer différents phénotypes comportementaux en réponse à l'environnement), est généralement présenté comme étant immédiat, illimité et réversible (Sih, Bell et Johnson, 2004). Cette plasticité est couramment considérée comme étant la principale cause adaptative des variations comportementales au sein de populations (Dall, Houston et McNamara, 2004). Les différences interindividuelles ne sont généralement vues uniquement comme des variations aléatoires non-adaptatives autour de la valeur moyenne des comportements exprimés au sein de la population, ce « bruit » n'étant pas considéré comme un éventuel produit de la sélection naturelle (Wilson, 1998). Cependant, il est fréquent que des individus au sein d'une même population ne montrent pas toute l'étendue de la plasticité attendue et diffèrent dans leurs comportements, et ce même lorsqu'ils sont confrontés aux mêmes situations environnementales ou expérimentales (Clark et Ehlinger 1987). Si un individu exprime une réponse proche de l'optimum dans une condition du milieu, il n'est pas inévitable qu'il exprimera une réponse éloignée de l'optimum une fois soumis à une autre condition du milieu. DeWitt, Sih et Wilson (1998) ont présenté l'idée que

l'expression d'une plasticité comportementale nécessitait le développement, ainsi que le maintien, de structures tant cognitives que sensorielles pouvant se révéler coûteux. D'après Sih, Bell et Johnson (2004), les coûts associés à la plasticité comportementale peuvent être évités si les individus n'expriment qu'une partie limitée de cette plasticité. Il a été montré que la constance comportementale peut être sélectionnée si une plasticité limitée suffisait à répondre de manière approximativement convenable aux changements des conditions du milieu car ceci éviterait les coûts liés à l'expression de toute l'étendue de la plasticité comportementale (Sih, Bell et Johnson, 2004). Cette plasticité limitée a le pouvoir d'engendrer des différences comportementales constantes entre les individus d'une même population. Une telle constance comportementale est définie comme la tendance des individus à adopter des valeurs comportementales stables par rapport à celles exprimées par les autres individus de la population (Bell, Hankison et Laskowsk, 2009). S'il apparaît que la constance comportementale puisse être adaptée, les individus peuvent néanmoins exprimer une plasticité comportementale, et ce, tout en conservant des réponses comportementales stables par rapport aux autres membres de la population. En d'autres termes, des individus montrant une forte plasticité comportementale peuvent être également constants dans leurs réponses comportementales (Johnson et Sih, 2007). En 2008, Mark Briffa, Simon Rundle et Adam Fryer ont mis en évidence, chez des pagures solitaires (*Pagurus bernhardus*), l'existence d'une forte constance dans les réponses anti-prédateurs et ce, même si les animaux ajustaient leurs réponses en fonction du risque de prédation, montrant de ce fait l'évidence de réponses comportementales plastiques. Dans un contexte d'alimentation sociale, il devient alors intéressant d'explorer l'existence d'éventuelles différences interindividuelles dans les réponses plastiques induites par une augmentation de la taille du groupe. Si l'apparition de l'effet de la taille du groupe requière que les animaux puissent ajuster leurs comportements de vigilance et d'alimentation au nombre de compagnons avec lesquels ils s'alimentent, la présence

de différences interindividuelles dans leur ajustement n'a jamais été, à ce jour, explorée.

I.3 Utilisation de l'information sociale chez les animaux

Les animaux doivent acquérir de l'information concernant l'environnement dans lequel ils évoluent afin d'ajuster leurs comportements et ainsi maximiser leur aptitude phénotypique (Galef et Giraldeau, 2001; Danchin *et al.*, 2004). Qu'il s'agisse d'évaluer la qualité d'une ressource alimentaire, de choisir avec quels partenaires s'accoupler ou encore dans quels sites nicher, les individus vont devoir obtenir des renseignements afin de limiter les conséquences de la prise de décisions en présence d'incertitude (Valone et Templeton, 2002). La qualité des décisions comportementales dépendra, en majeure partie, de la justesse de l'information que les animaux utiliseront (Stephens, 1989). Le type d'information qui leur est accessible, est lui dépendant de leur écologie. En effet, les individus solitaires peuvent obtenir de l'information grâce à leur investigation du milieu en interagissant directement avec celui-ci (Valone, 1991). Ce type d'acquisition d'information, s'effectuant par « essais et erreurs », peut se révéler coûteux en terme de temps et d'énergie (Clark et Mangel, 1984; Galef et Giraldeau, 2001) et parfois risqué si l'objet à évaluer est toxique ou dangereux (comme lors de l'inspection d'un prédateur). Les animaux solitaires ne disposeront que de l'information personnellement acquise pour évaluer l'environnement et, afin de prendre des décisions optimales, ils devront augmenter l'effort individuel de collecte d'information. Prendre des décisions à partir d'une information incomplète, non actualisée ou imprécise du milieu entraînera des erreurs d'estimation diminuant de ce fait la profitabilité de ces décisions (Stephens et Krebs, 1986).

Les animaux vivant en groupe peuvent, quant à eux, obtenir de l'information en observant les comportements et les décisions de leurs congénères. Les individus

sociaux ont à leur disposition de l'information fournie, par inadvertance, par les autres membres du groupe lors de leurs actions ou de leurs prises de décisions (Information sociale: Danchin *et al.*, 2004). L'observation des activités des congénères permet d'obtenir de l'information plus rapidement et sans avoir à s'engager dans des investigations coûteuses de l'environnement (Giraldeau, Caraco et Valone, 1994; Giraldeau, 1997; Galef et Giraldeau, 2001). L'évaluation d'un environnement fluctuant est généralement coûteuse, de ce fait l'acquisition d'information en observant le comportement des autres membres du groupe, ou information sociale, permet d'obtenir une estimation de l'environnement plus rapidement et à faibles coûts (Boulinier et Danchin, 1997; Valone et Templeton, 2002). Un individu peut également collecter de l'information à partir du succès de l'investigation par essais et erreurs de leurs congénères. L'information issue des performances de conspécifiques, révélant ainsi la qualité d'une ressource, est définie comme étant de l'information publique (Danchin *et al.*, 2004). Les individus peuvent coupler le résultat de leur propre investigation à l'usage d'information sociale afin d'augmenter leur efficacité décisionnelle (Valone, 1989; Valone et Templeton, 2002), ce qui permet d'augmenter la qualité de l'estimation. Il est donc possible pour des animaux sociaux d'améliorer considérablement leur estimation de l'environnement tout en diminuant les coûts d'investigation.

Les exemples d'utilisation d'information sociale dans des contextes d'approvisionnement social, de choix de partenaires sexuels ou de sites de reproduction sont nombreux et répandus à travers les différents taxons (Galef et White, 2000; Galef et Giraldeau, 2001; Doligez *et al.*, 2004).

Dans un contexte d'alimentation, l'observation de compagnons exploitant une ressource alimentaire peut informer sur la localisation de la nourriture. Galef (1982) a montré que des rats noirs (*Rattus rattus*) naïfs se rapprochaient plus rapidement d'une nouvelle source de nourriture lorsqu'ils observaient un autre individu déjà présent

dans la parcelle. D'autres exemples de facilitation de localisation ont été mis en évidence chez des passérimorphes comme la mésange charbonnière (*Parus major*) (Krebs, MacRoberts et Cullen, 1972), le roselin familier (*Carpodacus mexicanus*) (Avery, 1994; Avery, 1996), le travailleur à bec rouge (*Quelea quelea*) (de Groot, 1980), chez les épinoches à neuf épines (*Pungitius pungitius*) (Coolen *et al.*, 2005) et chez des jeunes primates (King, 1991). La gerbille de Mongolie (*Meriones unguiculatus*) utilise l'haleine de conspécifiques venant de s'alimenter comme indice de la qualité d'une nouvelle source alimentaire (Galef *et al.*, 1998). Ce comportement a été également rapporté chez le rat noir (Galef et Stein, 1985) et chez la souris épineuse (*Acomys cahirinus*) (McFadyen-Ketchum et Porter, 1989).

Les animaux peuvent se rallier également à l'information sociale pour se renseigner sur la qualité d'une ressource ainsi que sur celle à éviter. Mason, Artzet Reidinger (1984) ont montré que des carouges à épaulette qui ont observé des compagnons ingérer auparavant des aliments d'une certaine couleur vont par la suite préférer d'autres aliments s'ils sont de la même couleur. L'observation de l'état de santé de conspécifiques ayant ingéré une nouvelle source de nourriture peut aussi informer sur la qualité de cet aliment. Ceci a été, notamment, mis en évidence chez les moineaux domestiques (*Passer domesticus*) (Fryday et Greig-Smith, 1994) et chez les rats noirs (Galef, 1986).

Les animaux naïfs peuvent utiliser l'information sociale pour apprendre à manipuler et avoir accès à de nouvelles sources de nourriture via l'observation des performances de congénères. Des études ont rapporté de tels comportements d'apprentissage social chez des chimpanzés (*Pan troglodytes*) (Whiten *et al.*, 1999), chez des rats noirs (Terkel, 1994) et chez des hamsters dorés (*Mesocricetus auratus*) (Previde et Poli, 1996).

Dans un contexte de choix de partenaire sexuel, les animaux peuvent utiliser et imiter les choix de conspécifiques pour déterminer avec qui s'accoupler. En 1992, Dugatkin a montré que les préférences de femelles guppies (*Poecilia reticulata*) pour des mâles qu'elles avaient vus accompagnés au préalable par d'autres femelles. Copier les préférences pour un type de mâles devrait être une stratégie avantageuse lorsque l'acquisition d'information personnelle concernant la qualité d'un mâle se révèle coûteux, peut induire des erreurs, où dans le cas de jeunes femelles n'ayant que très peu d'indices personnels sur lesquels baser leurs décisions (Nordell et Valone, 1998). Les résultats d'une expérience chez une espèce monogame, le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), indiquent que les femelles acquièrent des préférences pour des mâles qu'elles ont vus s'accoupler avec d'autres femelles (Swaddle *et al.*, 2005). Par ailleurs, ces préférences semblent généralisables; des mâles observés portant des bagues aux pattes de la même couleur que celles observées sur les mâles initialement préférés seront à leur tour choisis par des femelles. Swaddle et ses collaborateurs (2005) en déduisent que l'utilisation d'information sociale peut jouer un rôle important dans l'évolution des choix de partenaires sexuels. Lors d'une expérience avec des cailles du Japon (*Coturnix japonica*), Galef et White (2000) ont montré un changement significatif de choix si les femelles voyaient un mâle initialement non préféré s'accoupler avec d'autres femelles. Des résultats similaires ont été rapportés chez le molly voile (*Poecilia latipinna*) (Witte et Noltemeier, 2002) ainsi que chez le guppy (Godin, Herdman et Dugatkin, 2005).

Le choix du site de reproduction est primordial et l'évaluation de la qualité de ces habitats peut se révéler difficile ainsi qu'énergétiquement coûteuse. Afin de prendre des décisions optimales, les animaux se doivent d'obtenir de l'information précise concernant la qualité de ces sites de reproduction (Cody, 1985). Déterminer la qualité d'un habitat peut s'effectuer à partir du succès des reproductions antérieures (Serrano, Tella et Forero, 2001). Cependant, la présence de conspécifiques dans un

habitat peut également renseigner sur la qualité du site (Stamps, 1988; Reed et Dobson, 1993). Les animaux pourront renforcer leur niveau de certitude concernant cette qualité s'ils peuvent juger la performance reproductive de conspécifiques dans ce site. Dans ce cas précis, les animaux auront accès à de l'information publique. L'utilisation de l'information publique dans l'évaluation d'un site de reproduction a été mise en évidence chez les gobe-mouches à colliers (*Ficedula albicollis*) (Doligez, Danchin et Clobert, 2002). Les individus de cette espèce utilisent les choix des autres membres de la colonie pour déterminer le lieu de nidification. L'information publique peut se révéler très utile dans un contexte de choix d'habitat lorsque les individus ne peuvent utiliser le succès de leurs reproductions antérieures pour déterminer la qualité d'un site, comme dans le cas d'un premier évènement de reproduction (Boulinier et Danchin, 1997).

I.4 Dans quelles circonstances les animaux utilisent-ils l'information sociale?

Si de nombreux exemples d'utilisation d'information sociale ont été décrits dans la littérature scientifique, certaines espèces ne se rallient pas à cette source d'information. Ce fait a récemment interpellé les chercheurs en écologie comportementale, les menant à explorer les circonstances dans lesquelles les animaux sont enclins à utiliser l'information sociale. La française Isabelle Coolen et ses collaborateurs de l'université Saint Andrews en Écosse ont montré que si les épinoches à neuf épines utilisent de l'information sociale dans un contexte d'alimentation sociale, une espèce phylogénétiquement très proche, l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), ne se ralliait jamais à ce type d'information (Coolen *et al.*, 2003, 2005). Ils expliquent que cet usage différentiel est induit par des coûts d'apprentissage individuel différents entre les deux espèces. En effet, l'épinoche à neuf épines est plus vulnérable à la prédation que l'épinoche à trois épines. Cette dernière possède un corps plus robuste et la présence de ses trois épines dorsales plus épaisses rebutent les prédateurs. En étant plus vulnérables à la prédation, obtenir de

l'information par essais-erreurs devient plus coûteux et risqué pour les épinoches à neuf épines. Cette espèce utilise l'information obtenue par observation des comportements de leurs congénères, se ralliant donc à une stratégie « copier lorsqu'apprendre par soi-même est coûteux ». Il apparaît donc que les coûts d'acquisition de l'information personnelle peuvent influencer la propension des individus à utiliser l'information sociale. La qualité de l'information personnelle peut également influencer son utilisation. En 2004, Ifke van Bergen, Isabelle Coolen et Kevin Laland ont expérimentalement modifié la qualité de l'information concernant la richesse de deux parcelles de nourriture que des épinoches à neuf épines pouvaient soit personnellement soit socialement obtenir. Lorsque l'information personnelle s'avérait peu fiable, les poissons utilisaient significativement plus l'information sociale, basant leurs décisions alimentaires, à savoir dans quelle parcelle s'alimenter, sur celles de leurs compagnons. Cependant, lorsque les individus avaient accès à de l'information personnelle fiable, pouvant alors discriminer précisément entre la qualité des parcelles, leur usage de l'information sociale diminuait et ce, même si les deux types d'information entraient en conflit. Lorsque l'accès à de l'information personnelle fiable peut se faire à bas coûts, les individus devraient tendre à ignorer les décisions prises par le reste du groupe, évitant alors d'éventuelles erreurs liées à l'utilisation d'information sociale imprécise (Templeton et Giraldeau, 1996). Lorsque des guppies étaient préalablement entraînés à reconnaître la qualité de deux mangeoires, ils ignoraient toute information sociale provenant de l'observation de compagnons engagés dans l'alimentation, même si celle-ci entraînait en conflit avec leur information personnelle, tant que cela n'imposait aucun coût; comme le fait de perdre le contact visuel avec le reste du groupe (Kendall, Coolen et Laland, 2004).

L'approche éthologique de l'étude de l'utilisation de l'information sociale offre la possibilité d'intégrer les questions concernant la fonction, les mécanismes, le développement et l'évolution des comportements impliqués dans l'acquisition d'information. Ces quatre grandes questions qui régissent l'approche éthologique de

l'étude du comportement ont été décrites par le néerlandais Niko Tinbergen dans un article, publié en 1963, qui posa les jalons de cette discipline. Si beaucoup d'efforts ont été investis afin d'identifier les fonctions de l'usage d'information sociale, les mécanismes contrôlant son acquisition ainsi que les processus de prises de décisions restent, à ce jour, peu connus (Miklosi, 1999). Il est important de se questionner sur la manière dont les animaux acquièrent, via le comportement des congénères, et utilisent l'information pour adopter à leur tour des comportements adaptés aux conditions du milieu (Bekoff, 1996). Un autre point d'intérêt est de déterminer quels types d'indices sociaux les individus vont utiliser pour prendre des décisions. Par conséquent, la question de causalité immédiate formulée par Tinbergen se rapporte ici aux mécanismes proximaux qui contrôlent les comportements sociaux. La compréhension des mécanismes impliqués dans l'usage d'information sociale peut alors motiver l'étude d'autres aspects des comportements sociaux comme l'approvisionnement en groupe ou la vigilance anti-prédateur.

Les animaux sociaux semblent donc pouvoir tirer des bénéfices de l'utilisation de l'information sociale. Une seule étude, à ce jour, a rapporté l'utilisation de ce type d'information chez une espèce solitaire (Clark, 2007). Si cela semble contradictoire à prime abord, des animaux solitaires peuvent également utiliser des indices, laissés par inadvertance par d'autres individus, pour évaluer la qualité de parcelles alimentaires. Le crotale des bois (*Crotalus horridus*), un reptile solitaire, ne s'alimente qu'occasionnellement (moins d'une fois par semaine; Clark, 2006) de petits mammifères dont la répartition est localisée en parcelles, qu'il chasse à l'affût. Clark (2007) a montré que cette espèce de crotale utilise les indices chimiques laissés par des conspécifiques qui ont capturé une proie auparavant pour choisir un prochain site d'embuscade.

S'il est généralement admis que les animaux sociaux, ainsi que certains animaux solitaires, ont accès à de l'information personnellement ou socialement

acquise leur permettant d'augmenter leur certitude concernant où s'alimenter, avec qui et où se reproduire, il existe néanmoins des situations où les individus vont devoir choisir à quel type d'information se rallier pour prendre de telles décisions. En effet, l'acquisition d'information personnelle et sociale sont deux processus incompatibles simultanément du fait de limites physiques (*e.g.* sensorielle) et cognitives : l'attention limitée (Dukas, 1998). Le système nerveux central est incapable d'intégrer les deux types d'information simultanément (Dukas, 1998; Fernandez-Juricic, Erichsen et Kacelnik, 2004). De plus, si les deux types d'information deviennent contradictoires, les animaux devront déterminer auquel se rallier. De tels conflits entre l'information personnelle et sociale peuvent provoquer des phénomènes où les individus vont tendre à négliger l'information qu'ils ont personnellement collectée à la faveur de l'information sociale. Ceci peut entraîner des phénomènes portant le nom de cascades d'information (Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1992). Les cascades d'information apparaîtront lorsqu'il devient optimal pour des individus de suivre les décisions de leurs compagnons et d'ignorer leurs propres indices (*i.e.* tout renseignement disponible concernant l'état de l'environnement). De tels phénomènes sont susceptibles d'apparaître lorsque l'observation de compagnons, dans le but d'acquérir de l'information au sein d'un groupe, ne permet d'avoir accès qu'aux décisions comportementales mais non aux indices qui ont mené à ces décisions (Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1998; Giraldeau, Valone et Templeton, 2002).

Nous pouvons illustrer la formation d'une cascade d'information avec l'exemple suivant (modifié de Giraldeau, Valone et Templeton, 2002). Un individu appartenant à une espèce aviaire sociale se pose dans une parcelle contenant une source de nourriture. Il commence l'exploitation de celle-ci et en détermine, à partir de son évaluation directe (indice personnel), sa bonne qualité (nourriture énergétiquement valable ou non toxique). Il décide alors de continuer son exploitation. Nous considérons que la probabilité que les indices obtenus par cet individu lors de l'évaluation et de l'acceptation de la source de nourriture reflètent

avec justesse la bonne qualité de la parcelle, soit supérieure à 0.5. Il s'agit alors d'une probabilité de justesse de l'information personnellement acquise lors de l'évaluation de la parcelle. Un deuxième oiseau se pose dans cette parcelle et commence lui aussi à l'exploiter. Il détermine également que cette source de nourriture est de bonne qualité. Fort de son information personnelle, il peut parfaire son évaluation par l'observation de son prédécesseur et ainsi accroître son assurance que l'aliment est de bonne qualité. Il peut fonder sa décision sur une plus grande certitude que son prédécesseur. Considérons maintenant le scénario où un troisième oiseau se pose sur la parcelle et évalue la parcelle comme n'étant pas de bonne qualité. La présence dans la parcelle des deux premiers oiseaux lui indique cependant le contraire. Dans ce cas précis, l'information personnellement acquise par cet individu entrera en conflit avec l'information sociale. La décision optimale sera, pour cet individu, de faire usage de l'information la plus certaine; dans ce cas d'outrepasser ses propres indices et de se conformer aux décisions de ses congénères. Il devient plus valable pour cet individu d'utiliser l'information sociale plutôt que de l'ignorer, car la probabilité que les deux premiers oiseaux aient pris des décisions correctes concernant la valeur de la parcelle est plus élevée que celle fondée uniquement sur sa propre évaluation (Giraldeau, Valone et Templeton, 2002). Cet individu sera susceptible d'être le premier maillon d'une cascade d'information qui se formera dès qu'il deviendra optimal pour chacun des autres individus d'imiter les actions de ses prédécesseurs et d'ignorer leurs propres indices, même si ces indices s'opposent à l'information socialement acquise. À partir de ce moment, tous les individus suivants, s'ils prennent des décisions rationnelles, choisiront d'aller exploiter la même parcelle sans tenir compte de leur information personnellement acquise. Il en résulte que dès qu'une cascade se forme, aucune accumulation d'information s'effectuera, car tous les individus copient les actions de leurs prédécesseurs, et ne vont plus utiliser leur information personnelle car la décision optimale n'en dépendra plus (Anderson et Holt, 1997). Toutes les décisions suivantes vont dépendre, dans ce cas précis, des actions des deux premiers

individus et de la force de l'indice (observation des premiers oiseaux en train de s'alimenter).

À la vue de cet exemple hypothétique, il apparaît que les cascades sont extrêmement sensibles aux premières séquences décisionnelles. Dans la séquence précédente, les deux premiers oiseaux ont décidé d'exploiter la même parcelle, mais si l'indice du deuxième oiseau lui indiquait que la parcelle n'était pas de bonne qualité, il aurait dû choisir entre son information personnelle et celle qu'il aurait inférée à partir de la décision du premier individu. Comme les deux types d'information ont le même poids décisionnel, ce choix sera réalisé de manière aléatoire; à l'image d'un lancer d'une pièce de monnaie. Par conséquent, cet oiseau pourra prendre la décision d'exploiter la parcelle même si ses indices ne vont pas dans ce sens. Le troisième oiseau sera lui aussi amené à suivre les décisions des deux congénères précédents et de s'alimenter dans la parcelle, et il en sera de même pour les individus suivants provoquant alors une cascade basée sur des décisions erronées.

Les animaux devraient préférer l'utilisation des indices plutôt que des actions pour décider de suivre ou non leurs congénères. Cependant, si l'accès aux indices leur est impossible, ils devraient copier les actions de leurs prédécesseurs (Giraldeau, Valone et Templeton, 2002 ; Coolen *et al.*, 2005).

L'usage d'information sociale semble donc être une stratégie qui, dans certains cas, peut se révéler coûteuse. Lorsque l'information sociale et personnelle ne peuvent être acquises simultanément du fait de limitations cognitives et sensorielles (attention limitée: Dukas, 1998) ou lorsque les deux types d'information sont en conflit (Laland et Williams, 1998; Van Berger, Coolen et Laland, 2004); les animaux devront choisir à quel type d'information se rallier. Ceci pouvant induire des situations où les individus outrepasseront leur information personnelle au profit de l'information sociale, se conformant donc aux décisions de leurs compagnons.

Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992) expliquent l'apparition de phénomènes de cascades d'information par l'application stricte de la règle de Bayes. Les individus peuvent combiner une information *a priori* concernant l'état de leur environnement à une information dite *a posteriori* ou information courante dans le but d'obtenir une estimation de la valeur d'un objet ou d'une décision à la suite de leur échantillonnage (Danchin, Giraldeau et Cézilly, 2005). L'information courante peut être inférée à partir de l'observation des décisions prises par les compagnons (Anderson et Holt, 1997) alors que l'information *a priori*, ou préalable, est obtenue lors d'interactions directes avec l'environnement. Un animal s'alimentant dans une parcelle peut utiliser l'issue de ses expériences antérieures pour actualiser et ainsi, augmenter la justesse de l'évaluation de l'environnement (Clark et Mangel, 1984; Valone et Brown, 1989; Ellison, 2004). Dans la plupart des modèles économiques traitant de cascades d'information, les agents appliquent les règles de probabilités conditionnelles en accord avec le théorème de Bayes pour prendre des décisions basées soit sur leur information personnelle ou sur l'information sociale (Noth et Weber, 2003). L'actualisation de l'information, suivant la règle de Bayes, en observant les décisions des prédécesseurs peut déclencher des cascades d'information (Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1998; Noth et Weber, 2003; Welch, 1992). D'après Anderson et Holt (1997), il est rationnel pour un individu, dans une situation où l'information personnelle est incomplète, de suivre les décisions des prédécesseurs et ainsi, d'ignorer ses propres indices. L'apprentissage rationnel par observation est communément défini comme les décisions prises à partir d'inférences rationnelles bayésiennes lors de l'observation de comportements ou des résultats de comportements de prédécesseurs (Hirshleifer et Teoh, 2003). À ce jour, la plupart des études portant sur l'utilisation d'information sociale ont fait varier la qualité, la justesse ainsi que les coûts d'acquisition de l'information personnelle mais ne se sont pas intéressées à savoir si la force de l'information sociale peut influencer la propension des individus sociaux à se rallier aux décisions de leurs compagnons.

Il est important de s'interroger sur la valeur adaptative de l'utilisation de l'information sociale lorsque des contraintes comme les cascades d'information sont susceptibles de se former. Si les exemples de cascades d'information sont nombreux chez les humains, particulièrement en économie de marché, en finance et en marketing, expliquant également les mouvements de panique au sein de foules, ces phénomènes n'ont jamais été testés empiriquement chez des modèles non-humains. Giraldeau, Valone et Templeton (2002) ainsi que Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992) suggèrent que de telles séquences d'imitation de comportements peuvent se former lors du refus ou de l'acceptation de nouvelle source de nourriture, lors d'envols de fuite chez des espèces aviaires, lors du choix de site de nidification, ou encore lors des prises de décisions concernant les partenaires sexuels. Donc, la profitabilité de l'utilisation de l'information sociale se révèle être un aspect primordial dans la compréhension des mécanismes évolutifs du gréganisme.

Les phénomènes de cascades d'information sont susceptibles de se former plus rapidement lorsque l'acquisition d'information personnelle est coûteuse (Anderson et Holt, 1997). Les modèles économiques prédisent que la décision rationnelle serait, alors, de suivre les actions des prédécesseurs dès que des coûts à l'obtention d'information personnelle sont imposés.

Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992) ont également mis en évidence la fragilité de ces cascades d'information. Lorsqu'une cascade se forme, elle devient sensible à toute nouvelle information (Banerjee, 1992); ce qui peut entraîner sa dislocation. L'apparition au sein du groupe d'un individu mieux informé ou qui décide de suivre son indice privé pourra entraîner une rupture de la cascade. En 2003, Noth et Weber ont présenté l'effet « entrepreneur » montrant que les cascades sont fragiles à la présence d'individus se ralliant majoritairement à leur information personnelle. Cet effet de "sur-confiance" de la part de certains individus peut

entraîner le bris d'une cascade. L'accès à une nouvelle information concernant la prise de décision des prédécesseurs peut permettre de prévenir la formation de cascade (Coolen *et al.*, 2005). Coolen et ses collaborateurs (2005) ont suggéré que l'accès à l'information publique limiterait l'apparition de tels phénomènes.

I.5 L'espèce modèle: le capucin damier

Le capucin damier apparaît être une espèce appropriée dans l'investigation de l'effet de la taille du groupe ainsi que lors de l'exploration de l'utilisation de l'information sociale dans un contexte d'approvisionnement social. Cette espèce appartenant à la famille des Estrildidés (Ordre: Passériformes) a une aire de répartition couvrant le subcontinent Indien, la partie sud de la Chine et le corridor Sud-est de l'Asie. Cette espèce a été également introduite en Australie au début des années 1930 où on la rencontre principalement sur la côte Est. Ces petits passériformes (10 à 12 cm de longueur), pesant aux alentours de 14 grammes (Wu, 2001), ne présentent pas de différences morphologiques entre les sexes. Les capucins damiers sont grégaires, vivant et cherchant leur nourriture en groupes dont la taille peut varier de quelques individus à des centaines. Leur habitat naturel est constitué de milieux ouverts, tels que des rizières, des prairies ou des parcelles cultivées, ou semi-ouverts comme la lisière de forêts. Principalement granivores, ces passériformes vont se poser sur les tiges de graminées pour atteindre les graines ou encore, ils vont rechercher celles tombées au sol (Goodwin, 1982). Cette espèce peu agressive ne montre pas de dominance stable pour l'accès aux ressources alimentaires, ce qui en fait un modèle adéquat pour l'étude des comportements d'approvisionnement sociaux (Immelmann, 1982). Le capucin damier a été utilisé comme espèce modèle dans de nombreuses expériences sur le jeu producteur-chapardeur (Giraldeau, Soos et Beauchamp, 1994; Beauchamp et Giraldeau, 1997; Coolen et Giraldeau, 2003; Wu et Giraldeau, 2005) ainsi que lors d'une étude explorant l'effet de la taille du groupe (Beauchamp et Livoreil, 1997).

I.6 La technique de repasse d'images vidéos

L'étude des comportements sociaux a longtemps consisté à observer des interactions naturelles entre plusieurs individus (Tinbergen, 1960; Drent et Swierstra, 1977). Si de telles observations ont permis d'accroître les connaissances concernant la communication visuelle, les interactions agonistiques, l'approvisionnement social, le choix des partenaires sexuels, l'intérêt croissant de la part des scientifiques pour en déterminer les mécanismes ainsi que les fonctions les a poussés à manipuler expérimentalement les différents signaux pouvant être impliqués lors de ces interactions sociales. L'exploration de ces mécanismes nécessite que les expérimentateurs puissent contrôler adéquatement ces signaux et, de ce fait l'information qui est transmise entre un individu émetteur et un ou plusieurs receveurs. Dans une expérience devenue classique, Andersson (1982) montra que chez l'euplecte à longue queue (*Euplectes progne*), les femelles choisissaient des mâles en fonction de la longueur de leur queue. Le mâle euplecte possède une queue pouvant mesurer plus de 50 cm. Andersson manipula la longueur des queues des mâles en coupant environ deux tiers de la longueur ou en collant un postiche de 25 cm. Le succès reproducteur, mesuré en nombre de nids actifs dans le territoire d'un mâle, des mâles dotés d'un postiche était alors significativement plus grand que celui de mâles à qui la queue avait été coupée ou de mâles contrôles. Une expérience similaire a été conduite chez le guppy montrant que des mâles dont la longueur de la nageoire caudale en forme d'éventail avait été chirurgicalement réduite étaient délaissés par les femelles par rapport à des mâles ayant des nageoires caudales plus longues (Bischoff, Gould et Rubenstein, 1985). De nombreuses expériences chez différentes espèces ont été conduites en manipulant des caractères morphologiques de conspécifiques en les réduisant (amputation chirurgicale) ou au contraire, en les exagérant (chez le plati (*X. maculatus*) Basolo et Delaney, 2001; chez le porte-épée (*Xiphophorus helleri*) Basolo, 1990; chez l'anole brun (*Anolis sagrei*) Tokarz, Patterson et McMann, 2003). La nature invasive de ces procédures a poussé les

scientifiques à développer des méthodes moins intrusives dont en outre, l'utilisation de stimuli artificiels. Pour se révéler efficace, cette technique requière que ces stimuli artificiels conservent des caractéristiques clés afin de déclencher des réponses comportementales naturelles. Depuis les premiers temps de l'éthologie, des leurres ont été utilisés pour mettre en évidence l'existence de stimuli clés qui agissent comme déclencheurs de comportements (Noble, 1934 ; Lorenz, 1937; Tinbergen et Perdeck, 1951). En 1951, Niko Tinbergen a montré que même des leurres grossiers pouvaient déclencher des comportements agressifs chez des épinoches mâles. Il suffisait seulement que le leurre soit rouge, indépendamment de sa forme ou de sa taille. En 1943, Lack a utilisé un leurre composé de touffes de plumes rouges qui déclenchait des réponses agressives de la part de mâles rouges-gorges (*Erithacus rubicula*) territoriaux, alors qu'un mâle empaillé démuné de son plumage rouge sur le poitrail ne déclenchait aucune réponse. Par conséquent, même si les stimuli artificiels utilisés lors d'études sur des interactions sociales ne présentent pas toute la complexité des stimuli naturels, la présence de caractéristiques clés peut permettre de déclencher des réponses naturelles. Par la suite, différentes méthodes ont été développées pour simuler la présence de compagnons ou de prédateurs parmi lesquelles l'utilisation d'images fixes (Dawkins, 1996; Watanabe, Yamashita et Wakita, 1993), de miroirs (lors d'expériences chez les chimpanzé commun (*Pan troglodytes*) (Gallup et Capper, 1970), le pigeon biset (*Columba livia*) (Cohen et Looney, 1973), le paddy de Java (*Paddy oryzivora*) (Watanabe, 2002) ou encore l'épinoche à trois épines (Milinski, Külling et Kettler, 1990); des repasses auditives (Marler, 1973; McGregor *et al.*, 1992), des robots dans des contextes de reconnaissance intraspécifique (Göth et Evans, 2004), d'alimentation sociale (Fernandez-Juricic *et al.*, 2006), de choix de partenaires sexuels (Patricelli *et al.*, 2002), des repasses d'images vidéos (Macedonia, 1993; Blumstein et Daniel, 2004; Bird et Emery, 2008) ou des animations vidéo générées par ordinateur (Rosenthal, 2000; Peters et Evans, 2007; Woo et Rieucou, 2008).

La technique de repasse d'images vidéos a été utilisée dans de multiples contextes parmi lesquels la sélection de partenaires sexuels (Clark et Uetz, 1993; Rosenthal, Evans et Miller, 1996; Adret, 1997; Ikebuchi et Okanoya, 1999; Witte et Klink, 2005; Hebets, Cuasay et Rivlin, 2006), les comportements de parades nuptiales (Reby *et al.*, 2005), les interactions proies-prédateurs (Evans et Marler, 1991; Evans, Macedonia et Marler, 1993; Leavesley et Magrath, 2005), la reconnaissance de conspécifiques (Mottley et Heyes, 2003; Bird et Emery, 2008) ou encore les interactions agonistiques intraspécifiques (Rowland, 1995; McKinnon et McPhail, 1996). L'efficacité de cette technique à simuler des stimuli naturels a été démontrée dans de nombreux taxons (Invertébrés: Clark et Uetz, 1993; McClintock et Uetz, 1996; Reptiles: Clark, Macedonia et Rosenthal, 1997; Ord *et al.*, 2002; Poissons: McDonald, Reimchen et Hawryshyn, 1995; Bolyard et Rowland, 1996; Rosenthal, Evans et Miller, 1996; Oiseaux: Evans, Macedonia et Marler, 1993; Dittrich et Lea, 1993; Adret, 1997; Mammifères: Plimpton, Swartz et Rosenblum, 1981; Herzog et Hopf, 1986). Si cette approche expérimentale semble particulièrement efficace dans de nombreuses situations, elle demeure encore à être validée dans des situations où des groupes d'animaux doivent être simulés telles que lors de situations d'approvisionnement social.

L'essor de la technologie digitale a entraîné un regain d'intérêt de la part des chercheurs en comportement animal pour la technique de repasse vidéo. Cette technique permet de contrôler précisément les signaux visuels présentés aux individus testés. L'accès à de l'appareillage numérique performant (logiciels de capture, de retouche, de montage et de diffusion de vidéos), désormais disponible, permet de manipuler et de réorganiser les séquences vidéo dans le but de diffuser les stimuli souhaités (Rosenthal, 2000). Il devient alors possible de créer artificiellement des stimuli dynamiques comme des patrons de comportements (Rosenthal, Evans et Miller, 1996; Clark, Macedonia et Rosenthal, 1997; Ord *et al.*, 2002). Cette approche comporte de nombreux avantages comme la possibilité de contrôler précisément le

répertoire comportemental à diffuser ainsi que la répétitivité des signaux (D'Eath, 1998; Rosenthal, 2000). De plus, cette technique permet de s'assurer que tous les individus focaux testés lors d'une étude expérimentale pourront être soumis exactement aux mêmes stimuli.

Plusieurs auteurs ont identifié certaines limitations de l'outil vidéo (D'Eath, 1998; Fleishman et Endler, 2000; Cuthill *et al.*, 2000; Oliveira *et al.*, 2000). Une des principales critiques vient du fait que l'équipement généralement utilisé, tel que les moniteurs de télévision ou les écrans d'ordinateur, est spécifiquement ajusté pour stimuler le système visuel humain. Ce dernier diffère grandement de celui de certaines espèces animales et en particulier, de celui des espèces aviaires (Adret, 1997; D'Eath, 1998; Cuthill *et al.*, 2000).

Les oiseaux diurnes ont une vision des couleurs très développée (Cuthill *et al.*, 2000). Contrairement aux humains possédant trois types de cônes, les oiseaux sont pourvus de quatre types de cônes: sensibles aux courtes, moyennes et longues longueurs d'ondes, sensibles aux violets/ultraviolets et une classe de cônes doubles. Les oiseaux diurnes ont donc une vision tétrachromatique avec des pics de sensibilité à des longueurs d'ondes spécifiques allant des ultraviolets jusqu'aux infrarouges (de 320 nm à 700 nm) (Vorobyev *et al.*, 1998). La classe de doubles cônes représente la majeure partie des photorécepteurs au sein de la rétine des espèces aviaires diurnes (plus de 50% chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*) et joue un rôle lors de la détection des mouvements. Les cônes simples vont, quant à eux, permettre une vision accrue des couleurs (Vorobyev *et al.*, 1998). Les oiseaux diurnes vont pouvoir percevoir de courtes longueurs d'ondes dont les fréquences sont comprises entre 300 et 400 nm. Les passériformes ont des pigments dont la sensibilité maximale est de 370 nm pouvant de ce fait percevoir les ultraviolets (Chen et Goldsmith, 1986). Les écrans, même LCD, ne peuvent restituer ces courtes longueurs d'ondes. Il est donc impossible de conserver les standards de perception de couleurs de l'œil humain pour

les restituer aux espèces aviaires étudiées. Les images présentées devront demeurer assez informatives sans que des stimuli basés sur des éléments colorés (comme la couleur du plumage de congénères ou encore celle de différentes sources de nourriture) soient nécessaires.

Les oiseaux sont plus sensibles à la distorsion de l'image diffusée à travers des écrans de télévision ou d'ordinateur. Ces deux types d'écrans sont réglés pour l'œil humain dont la fréquence de fusion du vacillement est comprise entre 60 et 100 Hz. Ceci permettant une impression réaliste du mouvement. Cependant, la fréquence de fusion du vacillement des espèces aviaires est comprise entre 105 et 140 Hz (Maddocks, Church et Cuthill, 2001). Si une image paraît stable pour l'œil humain, les oiseaux pourront quant à eux percevoir un fort vacillement. Ce dernier peut se révéler distrayant voire aversif pour les oiseaux lors des expérimentations (Fleishman et Endler, 2000). Pour résoudre ce problème, l'utilisation d'écrans à cristaux liquides (LCD) est recommandée afin de limiter l'effet de distorsion à l'instar des écrans à tubes cathodiques classiques (D'Eath, 1998; Mottley et Heyes, 2003).

L'utilisation de séquences vidéo implique aussi que les informations transmises ne puissent être que bidimensionnelles (Oliveira *et al.*, 2000). Aucune indication de profondeur n'est possible (Zeil, 2000). Les animaux n'auront aucune indication sur la taille relative des autres individus sur l'écran. Un individu dont la taille à l'écran est plus petite sera perçu par des observateurs comme ayant une plus petite taille absolue (Oliveira *et al.*, 2000). De ce fait les images d'animaux diffusées via l'écran devront respecter les tailles réelles.

La lumière incidente peut influencer la perception des informations transmises par la vidéo (Rosenthal, 1999). Les séquences servant de stimuli devront être réalisées avec la même lumière incidente. De même, lors des tests expérimentaux, la diffusion devra se faire avec une illumination identique et se rapprochant le plus

possible de la lumière naturelle (Endler, 1993).

Le chapitre **I** de ce mémoire sera dédié à la validation de la technique de repasse d'images vidéos dans un contexte d'approvisionnement social chez le capucin damier. Les réponses comportementales induites par une augmentation de la taille du groupe seront suivies chez cette espèce sociale d'Estrildidés. Des oiseaux focaux seront testés dans un dispositif expérimental leur permettant de s'alimenter face à des compagnons ou face à des séquences vidéo de conspécifiques engagés dans l'exploitation d'une parcelle alimentaire. Des patrons de vigilance et d'alimentation similaires lorsque les oiseaux focaux s'alimentent dans des groupes composés de compagnons réels ou simulés suggèreraient que la technique de repasse d'images vidéos permet de simuler des groupes de conspécifiques et que cet outil est approprié pour explorer l'approvisionnement social chez des espèces aviaires.

Dans le chapitre **II**, je testerai si les réponses comportementales induites par une augmentation de la taille du groupe sont un produit des bénéfices en sécurité que procure le groupe ou de la compétition pour les ressources alimentaires. Pour ce faire, des oiseaux focaux seront introduits individuellement dans un dispositif expérimental leur permettant d'observer des séquences vidéo de groupes de conspécifiques s'alimentant dans une parcelle alimentaire. En utilisant un logiciel d'édition de vidéos, des séquences préalablement enregistrées seront modifiées de manière à ce que les compagnons apparaissent toujours vigilants (n'étant jamais engagés dans l'exploitation de la parcelle) ou toujours engagés dans l'alimentation sans jamais être vigilants (augmentant de ce fait la perception de la pression de compétition pour la ressource). Si l'effet de la taille du groupe apparaît indépendamment de l'activité des compagnons, l'effet sera attribuable aux bénéfices en sécurité; cependant s'il nécessite que les compagnons soient vus en train d'exploiter la parcelle, ceci suggèrera que les réponses comportementales sont un produit de la compétition pour la ressource.

Dans le chapitre **III**, j'explorerai les différences interindividuelles lors de l'ajustement comportemental face à une augmentation de la taille du groupe. Dans un premier temps, en employant une approche statistique basée sur l'utilisation de modèles linéaires mixtes, je déterminerai si les individus adoptent ou non des patrons similaires de vigilance et d'alimentation en réponse à un changement de la taille du groupe. Dans un deuxième temps, j'examinerai la force de la plasticité comportementale face à celle de la constance comportementale en utilisant une approche statistique basée sur une comparaison quantitative de la taille des estimés des deux mécanismes. L'effet de la taille du groupe requière que les individus puissent ajuster de manière plastique leurs comportements de vigilance et d'alimentation; cependant, des différences stables de réponses comportementales entre les individus peuvent apparaître. Des différences individuelles dans leur niveau d'ajustement suggèreraient que les individus n'expriment pas tous les mêmes niveaux de plasticité.

Le chapitre **IV** explorera les coûts éventuels de l'utilisation d'information sociale dans un contexte d'approvisionnement social chez le capucin damier. Dans ce chapitre, j'examinerai comment les individus de cette espèce utilisent préférentiellement soit l'information sociale soit leur information personnelle dans des situations où les deux types d'informations sont en accord ou se contredisent et en fonction de la qualité de leur information personnelle et de la force de l'information sociale.

CHAPITRE I

VIDEO PLAYBACK AND SOCIAL FORAGING: SIMULATED COMPANIONS

PRODUCE THE GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKINS

Guillaume Rieucan and Luc-Alain Giraldeau

Article published in *Animal Behaviour* (2009) Volume 78: 961-966.

Ce chapitre est présenté sous la forme de l'article coécrit avec mon directeur de thèse, le professeur Luc-Alain Giraldeau, accepté pour publication dans le journal *Animal Behaviour* le 2 juin 2009. L'idée originale de cette expérience a été développée conjointement par Guillaume Rieucan et Luc-Alain Giraldeau. L'élaboration du design expérimental, les expérimentations et observations comportementales, la prise des données et leurs analyses, la présentation des données sous forme de figures et tableaux ont été réalisées par Guillaume Rieucan. La rédaction de l'article ainsi que la recherche bibliographique ont été menées principalement par Guillaume Rieucan. Le professeur Luc-Alain Giraldeau a contribué à la rédaction ainsi qu'à la révision de l'article présenté dans cette thèse de doctorat.

ABSTRACT

The use of video playbacks may provide a promising technique for the study of social behaviour because it allows experimenters to present a diverse set of behavioural patterns while precisely controlling what the observer experiences. However, in order to validate this technique for social foraging contexts, we must first show that video playbacks can effectively simulate foraging in the presence of foraging groups. A well-documented behavioural response of group living animals to an increase of group size is a decline of individual level of vigilance coupled with an increased foraging rate: the so-called group size effect. We investigated this in captive nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) by noting the vigilance and foraging behaviour of focal birds exposed to different numbers of either real or video simulated companions. Similar patterns of changes in scanning and foraging were observed with changes in both real and simulated group sizes; the birds increased their feeding rate and decreased the time devoted to scanning. The video playback technique therefore provides an effective and appropriate technique for investigating social foraging questions.

1.1 Introduction

A large number of animals forage in groups, a condition that requires foraging responses that are specific to these social circumstances (Giraldeau and Caraco, 2000). A well-documented behavioural response to an increase of foraging group size is a decline in scanning accompanied by an increase in foraging rate: the so-called group size effect. The function of these behavioural responses has been the focus of a number of studies (Lima and Dill, 1990; Lima, 1998). Generally, the reduction in vigilance is thought to be an adaptive response to an increasing number of conspecifics within the group, which provide multiple eyes and hence increased detection power despite individual reduction in vigilance effort (Pulliam, 1973; Lima, 1990, 1995). The increased foraging rate is thought to follow passively, as individuals reallocate the time saved on anti-predatory vigilance towards foraging behaviour (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). However, in some cases, the increased foraging rate may also be attributed to competition. Increasing group size may impose an adaptive increase in feeding rate in order to allow individuals to maximise their share of the resource (Beauchamp and Livoreil, 1997, Beauchamp, 2003). A key to unravelling the adaptive function of each response of the group size effect may lie in an investigation of the cues the animals use to adjust their behaviours. However, experimental manipulation of these cues may prove challenging and often involves the use of simulated companions.

Ethologists have long championed the use of simulated companions by conducting experiments over the years using dummies (Noble, 1934; Tinbergen and Perdeck, 1950), mirrors (Gallup and Capper, 1970; Cohen and Looney, 1973), audio playback (McGregor et al., 1992), animated robots (Fernandez-Juricic *et al.*, 2006), video playback of real animals (D'Eath, 1998; Hebets, 2005; Bird and Emery, 2008) and digitally created computer animations (Rosenthal, 2000; Peters and Evans, 2007).

The main goal of all these methods has been to ensure strict experimental control of the stimuli presented to focal animals. The use of video playbacks appears to provide a particularly promising technique for the study of social behaviour and social foraging in particular because it allows experimenters to present a large range of behavioural patterns while controlling precisely what the observer gets to see or experience in terms of resource competition.

A number of reviews of the video playback technique's increasing use in behavioural studies have pointed out the importance of taking into account a number of technical points (D'Eath, 1998; Fleishman et al., 1998; Oliviera et al., 2000) such as the use of TFT liquid crystal display (LCD) screens instead of common cathode screens to accommodate the higher critical flicker fusion frequency of some avian species (for example diurnal birds species have a flicker fusion frequency in the 105-140 Hz range). Other points that must also be considered are brightness (Fleishman and Endler, 2000), size (Zeil, 2000) and motion of the broadcasted elements (Fleishman and Endler., 2000; Peters, Clifford and Evans, 2002; Woo and Rieucan, 2008), as well as colour perception (Fleishman and Endler, 2000) and depth (Cuthill et al., 2000).

Video images have been demonstrated to induce natural behavioural responses in many taxa, however most studies have been done in contexts of mate choice (Clark and Uetz 1993; McDonald, Reimchen and Hawryshyn, 1995; Rosenthal, Evans and Miller, 1996; Adret, 1997; Ikebuchi and Okanoya, 1999; Witte and Klink, 2005; Hebets, Cuasay et Rivlin, 2006), intraspecific aggression (Rowland, 1995; McKinnon and McPhail 1996) or recognition of predators (Evans and Marler 1991; Evans, Macedonia et Marler, 1993) and conspecifics (Mottley and Heyes, 2003; Bird and Emery, 2008). The validity of the video playback approach in social foraging studies remains uncertain, especially because of the problems posed by broadcasting realistic images of groups. Few studies have questioned the recognition

of simulated groups and fewer still have reported conclusive results (McQuoid and Galef, 1993; McQuoid and Galef 1994).

In social foraging it will often be the case that video playbacks will need to involve the presentation of groups of several individuals. It seems important, therefore, if this technique is to be useful in addressing social foraging questions, that we establish first that the technique can effectively simulate the presence of foraging groups. For this reason, we compared the effect of changing group sizes on the foraging responses of focal nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) when the group is either made up of real companions or of an equivalent video playback of these companions. Similar patterns of response in vigilance and foraging observed in both conditions would indicate that the video playback approach is valid as an experimental tool for investigating social foraging questions and especially the functional interpretation of the group size effect.

1.2 Methods

1.2.1 Study animals

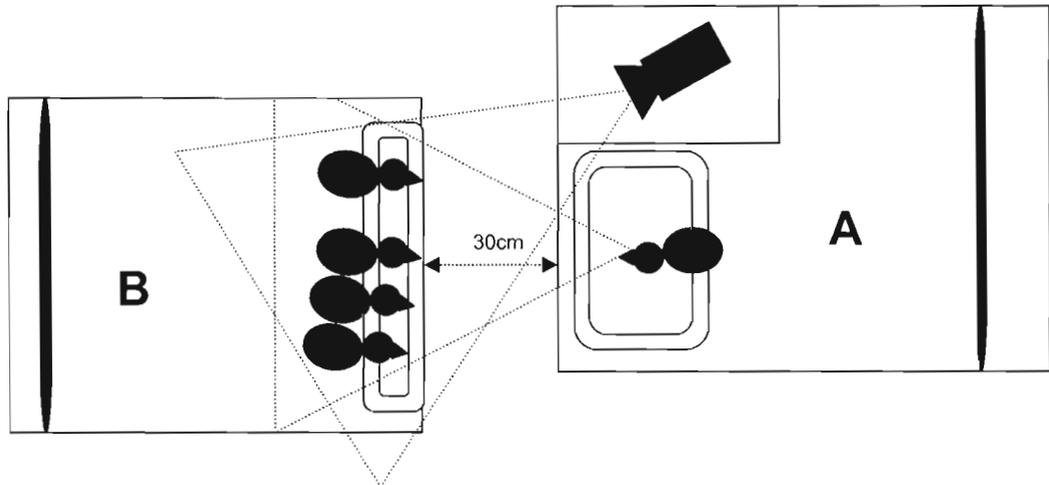
We used 23, two-year old wild-caught commercially obtained adult nutmeg mannikins that we individually identified from coloured leg bands. These social birds search for and feed on seeds on the ground, show little aggression over food and have no stable priority of access to food hierarchy (Giraldeau, Hogan and Clinchy, 1990). All experimental birds were kept in cages located in the animal care facilities, at room temperature and under a 12-h day/night lighting regime with *ab libitum* seeds and water.

1.2.2 Apparatus

The experimental apparatus consisted of two boxes A and B (18 x 13 x 15 cm), placed 30 cm from each other, inside an observation room (Fig. 1.1a). Each box was equipped with a perch, a drinking trough and a feeder containing a large quantity of mixed millet seeds. One of each box's long sides was transparent to allow the observer (GR) to see inside and one of each box's short sides was also transparent allowing the birds in one box to see into the other. The top of each box was covered with plastic wire mesh. For the video playback condition, box B was replaced by a 41 cm TFT LCD monitor (Sony DSM-m61: resolution max: 1280 dots x 1024 lines, operating frequency 48-85 Hz, resolution > 600 lines) placed in front of the transparent side of box A 30 cm away (Fig. 1.1b) and connected to a computer outside the observation room. The birds' behaviour was videotaped using a digital mini DV camera (Canon Optura 30) that shot the trials from outside the observation room through a one-way mirror. To create the video sequences for the video playback experiment, a digital mini DV camera (Panasonic PV-GS320, shutter speed of 1/250s, aperture of F 1.8, optical resolution 540 lines, recording at 29.97 frames per second, NTSC video standard) was placed in box A beside the feeder and hidden under a cardboard cover. We adjusted the camera focal length to ensure that the companion birds on the feeder appeared life-sized in the video sequences. The camera was connected to a computer outside the observation room. It recorded the feeding behaviour of companions from a focal bird's level but from a slight angle given it was not directly in front of the box but slightly to the side. Birds closer to the lens appeared slightly larger than ones located at the opposite side of the feeder. The cardboard cover was never removed either during the training session or during the real companions condition. Our design required that some of the focal birds experienced the real companions condition first so that we could shoot the video sequences to be used in the video playback condition. After recording the companions' foraging, we attempted to reduce the effect of the slight angle of the

camera relative to the feeder by using Windows Movie Maker for Vista (Microsoft Corporation.) to correct the angle of vision. However we only succeeded in creating a mirror image of the actual video sequence which simply reversed the angle of the shot. We then used these mirror images and a video editing software (Pinnacle Studio 9, Avid Technology Inc, Mountain View, California, USA) to create four 6 min silent video sequences for each group size. Although the experimental apparatus allowed the transmission of acoustic cues from one box to the other, the video playback condition was conducted without audio.

a)



b)

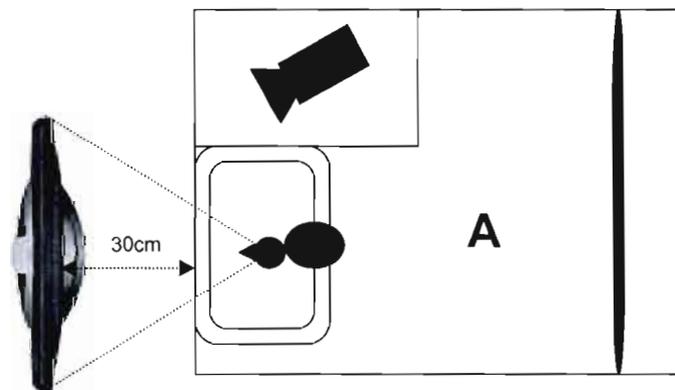


Figure 1.1: Apparatus for a) the real companions condition and b) the simulated companions condition. For the simulated companions condition, the box B was replaced by a 41 cm TFT LCD monitor placed in front of the transparent side of the box A.

1.2.3 Training and experimental trials

Six nutmeg mannikins were randomly chosen (here and thereafter using random number tables) from the colony to be used as experimental subjects and were housed together in a cage for 6 d before the trials. The other birds, housed in similar conditions, were used as companions to constitute groups of different sizes. Both focal and companion birds were food-deprived before each trial, for 14 h (overnight + 2 h after lights on) between trial days and for 90 min between consecutive trials.

To get the birds accustomed to feeding in the apparatus, each focal bird was placed in box A four times per d for 2 consecutive d and had access to the feeder. Companion birds were trained following the same procedure in box B where they had access to a feeder containing a mix of millet seeds. To get accustomed to feeding next to the monitor each bird was placed in box A four times per d for 2 consecutive d at 90 min intervals, for 15 min during which time it could eat from a feeder placed next to a video monitor playing a video sequence of a feeder without companions. A bird was considered trained when upon entering the apparatus it obtained its first seed within the first 30 s.

A trial started when the focal individual landed on the feeder and ended when it left it or stopped foraging for 30 consecutive s and a trial never exceeded 6 min. Each focal bird was observed twice for each group size (alone, with 1, 3, and 5 companions) and for each companion type (real or simulated). The experimental condition was randomly chosen before introducing a focal bird into the apparatus.

For the real companion condition, the combination of birds making up each group size was randomly selected immediately before introducing the birds into the apparatus. For the simulated companions condition, we used multiple randomly

chosen exemplars of each group size during experimental trials to avoid pseudoreplication (McGregor, 2000).

The experimenter noted foraging and scanning behaviour from playbacks of the video recordings of the trials using Observer 5.0 (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). We distinguished between vigilant and non-vigilant behaviour according to the birds' head vertical orientation. When an imaginary line projected from a bird's eyes through its nares was parallel to the horizon, the bird was considered vigilant. A bird was considered to be foraging when its head was oriented down into the feeder as well as when it was manipulating a seed while holding its head in an upward position.

Granivorous birds can visually scan their surrounding environment while manipulating seeds. When food manipulation can be done in an upright posture handling is not exclusively a foraging activity; it often allows animals either to scan for predators or attend to social cues in order to gain social information. For this reason, we focused on the part of the vigilance that is concomitant with food handling: the food-handling scan (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). A food-handling scan starts when a bird's head is held upright while its mandibles are husking a seed and ends once the seed is swallowed. The feeding rate is defined as the number of seeds eaten/min spent foraging. The mean food-handling scan duration is the mean of all focal birds' mean scan durations while manipulating a seed averaged over the trial's duration. Scanning rate is the number of scans/min spent foraging.

1.2.4 Statistical analysis

We used repeated-measures ANOVA to examine the effect of real and simulated group size on feeding rate, mean food-handling scan duration and scanning rate.

Focal birds experienced each combination of the three fixed within-subject factors treatments: real or simulated companions, group sizes (0, 1, 3 and 5 companions) and replicates (two for each treatment and group size). Sphericity was tested for conditions with more than two factors using the Mauchly test. In cases where the sphericity assumption was violated, we used adjusted p values with the Huynh and Feldt correction. We investigated the potential interactions between the two treatments and group size for each behavioural variable. All analyses were conducted with SPSS 10 (SPSS Inc. Chicago, IL, USA) and all the results are expressed as a mean ± 1 standard error.

1.3 Results

We found that feeding rates increased in both companion conditions with increasing group size, consistent with the group size effect hypothesis. Feeding rates did not significantly differ between the two companion conditions ($F_{1,5} = 0.67$; $p = 0.45$) (Fig. 1.2). The absence of significant interaction between the type (real or simulated) and the number of companions ($F_{3,15} = 2.76$; $p = 0.11$) (table 1.1) indicates that focal birds modified their feeding rate in the same way for both types of companions when group size increased. An increase of the number of companions either real or simulated induced an increase of the feeding rate of focal birds.

Also consistent with the group size effect hypothesis, food-handling scan durations decreased when group size increased. The companion type did not significantly affect food-handling scan durations ($F_{1,5} = 0.15$; $p = 0.71$) (Fig. 1.3). Moreover, the interaction between companion type and group size was non-significant ($F_{3,15} = 0.35$; $p = 0.78$) (table 1.1) indicating that scanning while handling was affected in the same way by group size in both treatments. When the number of companions of either type increased, focal birds lowered their food-handling scan durations.

Scanning rates did not significantly differ between the two companion types ($F_{1,5}=1.15$; $p=0.33$) (Fig. 1.4). Also, the interaction between the type and the number of companions was not significant ($F_{3,15}=0.47$; $p=0.71$) (table 1.1). When group size increased either with real or simulated companions, focal nutmeg mannikins increased their scanning rates.

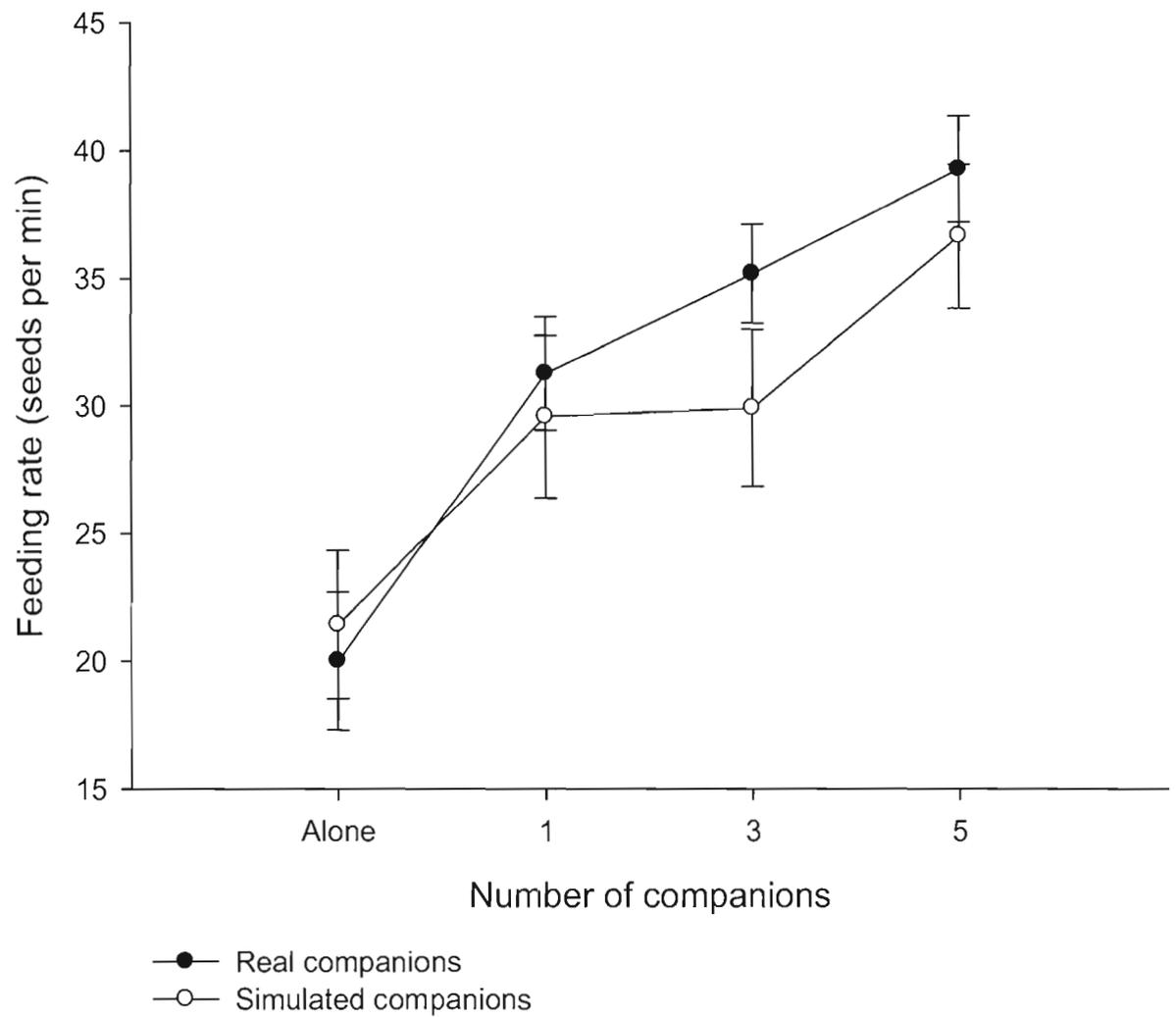


Figure 1.2: Variation of feeding rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

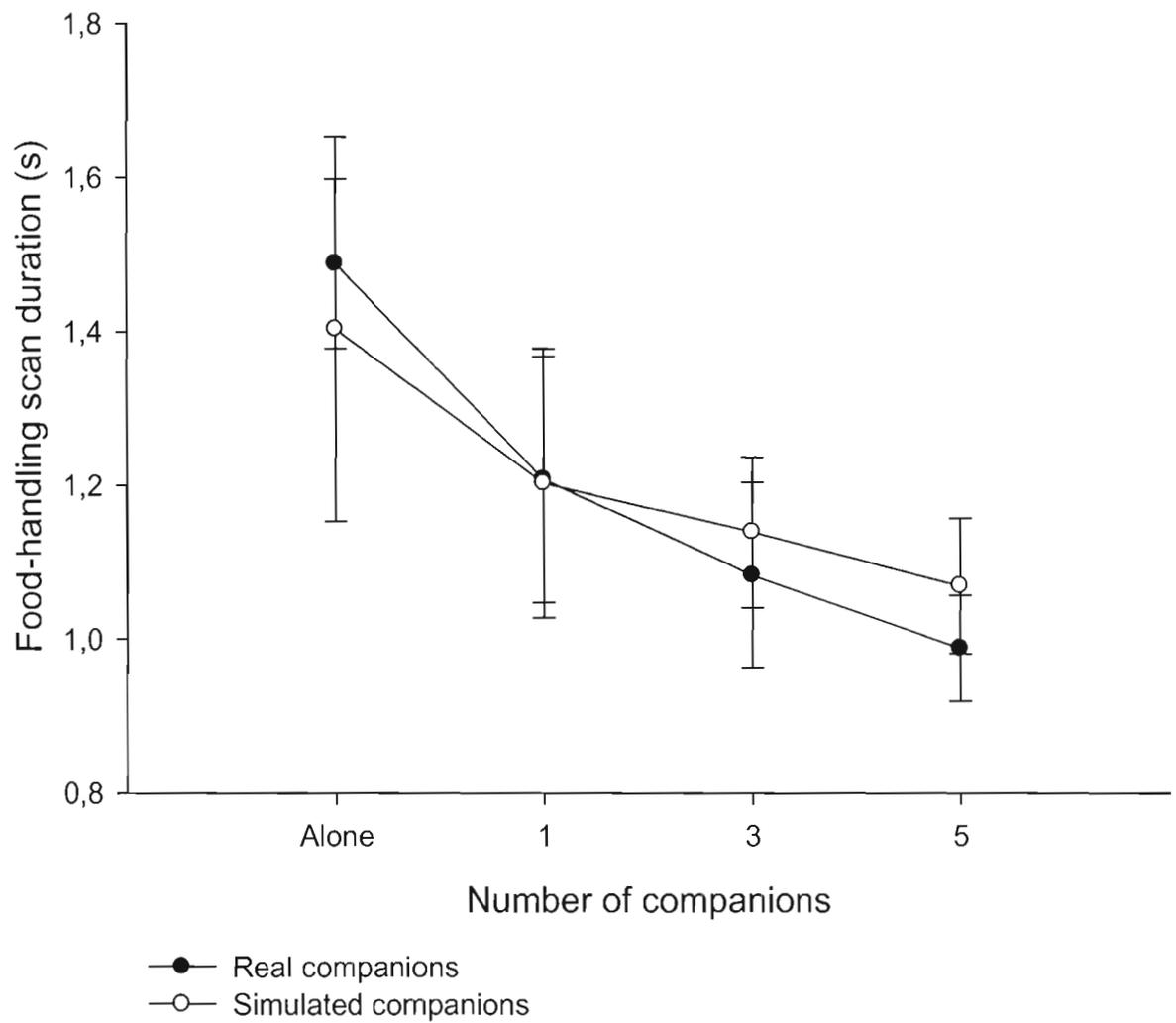


Figure 1.3: Variation of food-handling scan duration of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

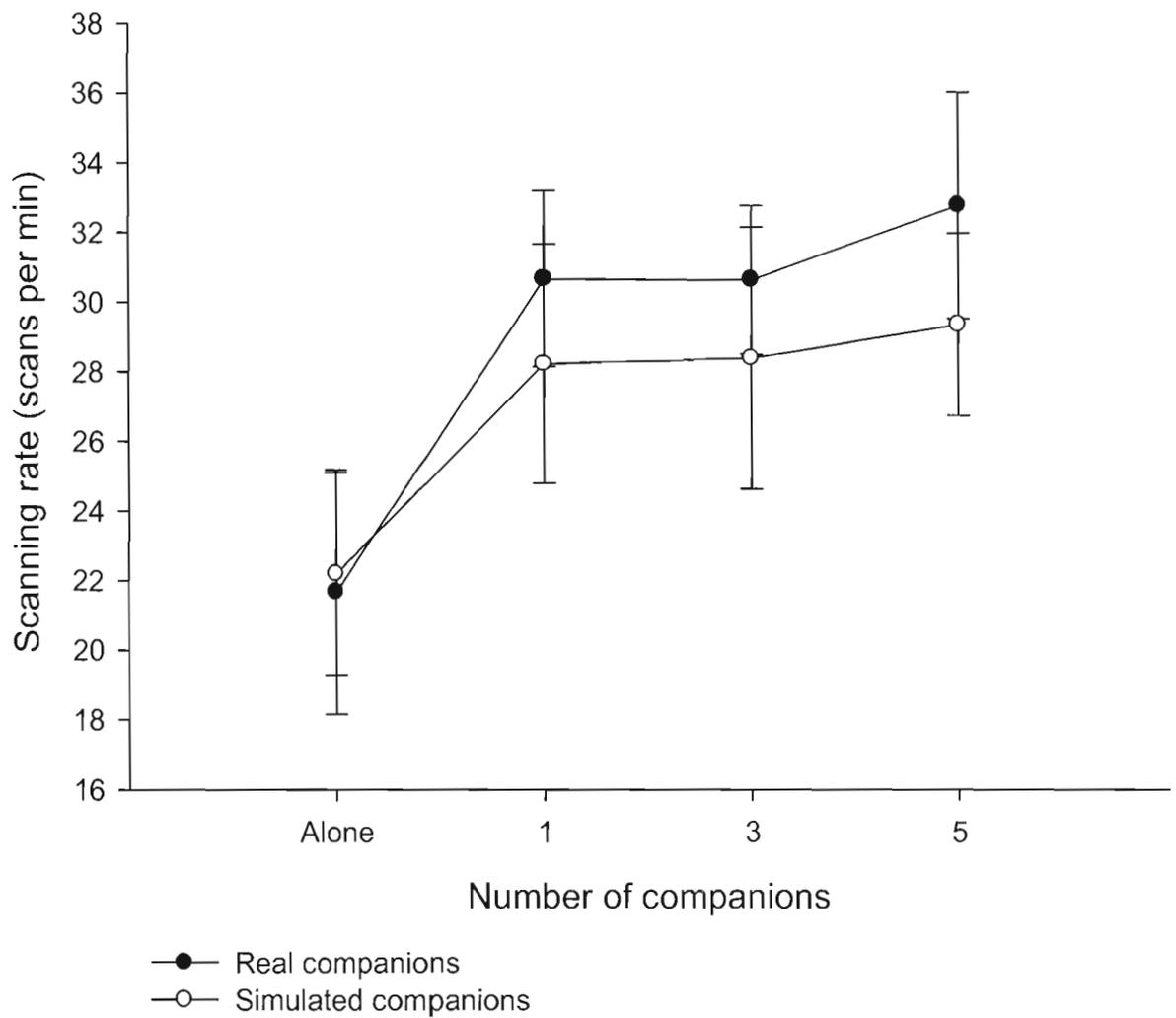


Figure 1.4: Variation of scanning rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size with real companions (black circles) and simulated companions (white circles). All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

	Feeding rate			Food-handling scan duration			Scanning rate		
	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Real vs. Simulated companions</i>				7					
Treatment	1	0.67	.45	1	0.15	.71	1	1.15	.33
Group size	3	28.91	.0001	3	4.81	.01	3	7.02	.008
Replicate	1	1.15	.33	1	0.11	.75	1	0.56	.48
Treatment x number of companions	3	2.76	.11	3	0.35	.78	3	0.47	.71

Table 1.1: The effects of increasing group size with real or simulated companions on feeding rate, food-handling scan duration and scanning rate. Interactions between treatments (type of companions) and group sizes for each behavioural variable are also presented.

1.4 Discussion

Nutmeg mannikins responded in the same way to an increase of group size with either real and simulated companions suggesting that the video playback technique can provide an effective means of investigating social foraging problems. Birds exhibited the classic behavioural responses in terms of vigilance and foraging to changes in group size, irrespective of whether companions were real or simulated. For both types of companions, birds had shorter food-handling scan durations and increased their feeding rate. Our results provide evidence that nutmeg mannikins exhibit the group size effect common to many other species. However, detailed analysis of the behavioural responses to group size raises some questions about the functional interpretation of the effect.

We found that food-handling scan durations were shorter as group size increased. This result is consistent with a number of previous studies arguing that predation danger decreases with increasing group size (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). However, scanning rate increased with group size and nutmeg mannikins used shorter and more frequent scans as group size increased. This pattern cannot be derived simply from a hypothesis of reduced predation hazard with increasing group size.

Granivorous birds can scan and feed simultaneously. Indeed, an important component of the scanning observed in our nutmeg mannikins was made up of food-handling time. Food-handling is not necessarily exclusive of vigilance used either to detect predators or collect social information. Shorter food-handling scan durations with increasing group size have been previously reported in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). In an experiment involving the use of an unlimited food supply, Lima, Zollner and Bednekoff (1999) report similar

declines of food-handling scan durations and scan durations, independent of foraging with group size, suggesting that competition is not the main driving force of the group size effect on vigilance. Ascertaining the anti-predatory, competitive and social information components of the response to an increase of group size will require the kind of detailed analysis that video playback techniques can provide by presenting, for instance, video-edited companions that are either never vigilant or always vigilant (Rieucou and Giraldeau, 2009). Video playback can be useful in order to control precisely the intensity of competition independently of group size by avoiding possible differences in competitive abilities or hunger state among companions. We believe, therefore, that the video playback technique offers a convenient way of unravelling the anti-predatory and competitive components of the group size effect.

Previous video playback studies have addressed whether video images are adequate to elicit natural behavioural responses. Here we go further by comparing the behavioural responses towards real and simulated companions in a foraging context. Ascertaining the efficiency of the video playback approach requires that we take into account some technical considerations, such as the lack of depth information that possibly reduced the value of the video image as a signal of increasing levels of competition, the absence of audio information in our experiment and the fact that simulated companions do not affect the quantity of resources available.

Due to the two-dimensionality of video images, depth cues cannot be transmitted directly by video sequences and for videos involving several animals on screen differences in space would be transmitted as animals of different absolute sizes. We adopted a number of measures to mitigate the effect of a two-dimensional image that could have been less effective than the three-dimensional foraging group provided by the real condition. For instance the apparatus constrained both the simulated and real groups into the same visual plane by preventing individuals from foraging all around the feeder. Instead, companions stood aligned behind the feeder in

front of the video camera. In both cases, therefore, all birds were at similar distances from the focal bird and so their images had the same size.

Our video playback treatment was silent. As such it could have prevented important acoustic cues from the simulated companions, cues that were present for the real companion condition. The lack of differences between the two types of companion conditions suggests that acoustic cues were not required to elicit the behavioural responses linked with an increase of group size. Moreover, Bird and Emery (2008) recently showed that silent video sequences were sufficient to trigger individual recognition in rooks (*Corvus frugilegus*). Thus, silent video sequences appear to be sufficient to simulate group foraging.

One issue that can be singled-out with the use of video playback is that simulated companions have zero effect on the amount of food available to the focal individual. Simulated competition has been successfully used in social foraging studies (McQuoid and Galef 1993; Grand and Dill, 1999) showing that the direct presence, within a food patch, of competitors that actually affect the quantity of resources available is not required to trigger the behavioural responses associated with competition. We are confident, therefore, that video sequences of foraging conspecifics are appropriate to simulate foraging competitors and we believe that the video playback technique could be a convenient tool to further investigate questions related to social foraging.

The video playback technique is becoming an increasingly common and powerful technique in behavioural studies. We demonstrate, here, that it provides a reliable means of investigating social foraging questions. In particular, this technique can be promising for studies addressing other social foraging decisions such as the distribution of competitors over several patches (ideal free distribution theory: Fretwell, 1972; Milinski and Parker, 1991), the concurrent patch exploitation between

foragers (patch residence game: Beauchamp and Giraldeau, 1997), or when individuals join the food discoveries of others (producer-scrounger game: Barnard and Sibly, 1981; Giraldeau and Caraco, 2000).

PRÉAMBULE

Dans le chapitre précédent, nous avons montré, tout d'abord, que les capucins damiers exprimaient l'effet classique de la taille du groupe et ensuite, que la technique de repasse vidéo est un outil approprié pour tester des questions d'approvisionnement social chez une espèce aviaire grégaire. Dans le chapitre suivant, nous utiliserons cet outil pour explorer l'effet de la taille du groupe chez le capucin damier. En particulier, nous essaierons de déterminer si les changements comportementaux sont déclenchés par les bénéfices en sécurité de la vie en groupe ou par les coûts émanant de la compétition pour la ressource.

Ce chapitre est présenté sous la forme de l'article coécrit avec mon directeur de thèse, le professeur Luc-Alain Giraldeau, publié dans le journal *Behavioral Ecology*.

L'idée originale de cette expérience a été développée conjointement par Guillaume Rieucan et Luc-Alain Giraldeau. L'élaboration du design expérimental, la création des séquences d'images vidéos utilisées lors de l'expérience, les expérimentations et observations comportementales, la prise des données et leurs analyses, la présentation des données sous forme de figures et tableaux ont été réalisées par Guillaume Rieucan.

La rédaction de l'article ainsi que la recherche bibliographique ont été menées principalement par Guillaume Rieucan. Le professeur Luc-Alain Giraldeau a contribué à la rédaction ainsi qu'à la révision de l'article présenté dans cette thèse de doctorat.

CHAPITRE II

GROUP SIZE EFFECT CAUSED BY FOOD COMPETITION IN NUTMEG

MANNIKINS (*LONCHURA PUNCTULATA*)

Guillaume Rieucan and Luc-Alain Giraldeau

Article published in Behavioral Ecology (2009) Volume 20: 421-425.

ABSTRACT

When foraging group sizes increase, animals generally decrease the time devoted to anti-predator detection and increase their foraging rate; the commonly reported group size effect. The increased foraging rate is thought to follow from increased safety from predators because as group size increases more eyes are available to detect predators and the risk of being a predator's victim is diluted. This increased safety then allows higher feeding rates because individuals can reallocate time spent in vigilance to foraging. However, increased foraging rates can also be due to increased competition for resources as the number of companions increases. We tested whether increased feeding rates are the product of competition or anti-predation when group size increases in nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*). We used edited video playbacks to change group size and type of competitor: vigilant only, feeding only and controls. We found that the increased feeding rate associated with an increased group size only resulted when the companions were feeding. Video playbacks of non-foraging companions neither decreased an individual's use of vigilance while handling food nor did it release the full increase of feeding rate. Focal birds lowered their scanning time while feeding as the frequency of pecking by simulated non-vigilant companions increased. We conclude that the group size effect reported in nutmeg mannikins is not a product of safety benefits of group living but may also arise from the costs imposed by competition for resources.

2.1 Introduction

When avian and mammalian foraging group size increases, individuals decrease the time devoted to anti-predator detection and increase their foraging rate: the group size effect (Elgar, 1989; Lima, 1995; Roberts, 1996; Lima, Zollner et Bednekoff, 1999). The increased foraging rate is thought to follow from increased safety from predators because as group size increases, more eyes are available to detect an approaching predator sooner and the risk of being the predator's victim is diluted (Pulliam, 1973; Elgar and Catterall, 1981; Lima, 1990; Lima and Dill, 1990; Lima, 1995; Lima, Zollner et Bednekoff, 1999). This increased safety then allows higher feeding rates because individuals can reallocate time spent in vigilance to foraging (Lima, Zollner et Bednekoff, 1999).

Increased foraging rates, however, can also be the consequence of increased scramble competition for resources as the number of competitors increases (Clark and Mangel, 1986; Beauchamp and Livoreil, 1997; Beauchamp, 2003; Randler, 2005). In groups, the size of the share an individual obtains of a common resource is directly related to its exploitation speed. The group, therefore, should induce an exploitation arms race in which each individual attempts to out-eat the others. Increased feeding speed may be achieved at the expense of anti-predator vigilance and perhaps even optimal food handling speed (Clark and Mangel, 1986; Grand and Dill, 1999; Beauchamp and Ruxton 2003). Although the competition hypothesis is entirely consistent with the group size effect, its role remains controversial (Lima, Zollner et Bednekoff, 1999; Bednekoff, 2003).

The question of whether competition or predation is responsible for increased feeding rates within groups has been approached by studying how scanning and food handling change with group size in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) (Lima, Zollner et Bednekoff, 1999). They found similar patterns between vigilance scanning that is

concomitant with food handling and vigilance scanning that is independent of foraging. They argue that the similarity of the patterns for both types of scans is consistent with an anti-predatory explanation for increased feeding rates. However, they also report a reduction of food-handling time as group size increases, a reduction that is also compatible with increased competition. So the question remains whether increased feeding rates are the product of competition or anti-predation.

One way to resolve the question would be to have a subject feed with companions that are either never vigilant and just feed, or instead are always vigilant and never feed. If the subject increases its feeding rate irrespective of whether companions feed or not, then the increase is likely the consequence of anti-predatory benefits. However, if it only increases its feeding rate when companions are feeding, then the effect is likely attributable to competition in which case we also expect that scans associated with food-handling will be shorter. We use this logic to test the group size effect in nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*), a granivorous estrildid finch from south-east Asia that feeds in groups with little aggression (Giraldeau, Hogan and Clinchy, 1990). We used edited video playbacks to change group size and type of companions: vigilant only, feeding only and controls.

2.2 Methods

2.2.1 Study animals

Twenty-three two-year old adult nutmeg mannikins were purchased from a commercial supplier (L'oisellerie de l'Estrie, Thetford Mines, Québec, Canada) and individually identified with a unique combination of coloured leg bands. Outside experimental periods all birds were kept in the animal care facilities of the Université

du Québec à Montréal, in cages with ad libitum access to millet seeds and water under a 12 h photoperiod.

2.2.2 Apparatus

The experimental apparatus consisted of a box covered with plastic wire mesh with a perch and a drinking trough located in an observation room. One of its long sides was transparent to allow the experimenter to see inside. One of its short sides was also transparent allowing the birds to see a TFT LCD computer monitor (Sony DSM-m61: resolution max: 1280 dots x 1024 lines, operating frequency 48-85 Hz, horizontal blanking superior to 2.5 μ s and vertical blanking superior to 450 μ s) that broadcast video sequences from a computer located outside the observation room.

2.2.3 Creating the virtual group foragers

We randomly chose (here and thereafter using random number tables) six nutmeg mannikins from the colony to produce the video sequences to be used during the experimental playbacks. First, using a remote controlled miniDV digital camera (Canon Optura 30) set on a tripod, we recorded the behaviour of birds through a peephole in an opaque curtain. Each bird was introduced into the experimental box alone and allowed to feed ad libitum for 10 min, four times a d from a feeder containing mixed millet seeds. We repeated this familiarization for three consecutive d for each bird. To insure that all group members in a video playback were life-size, we used a feeder that only allowed birds to feed side-by-side facing the camera lens.

We taped feeding groups four times per day at 90 min intervals. The birds were food deprived for 14 h (overnight + 2 h) as well as during the intervals between

recording periods in the same day. After the last recording of the day the birds were offered an ad libitum supply of mixed millet seeds until lights off. We recorded scenes using all group sizes from 0-6 individuals. The identity of birds that made up each group size was randomly selected just before the birds were introduced into the aviary.

Once sequences for all group sizes were recorded they were edited using Pinnacle Studio 9 software (Avid Technology Inc, Mountain View, California, USA) to create three companion types: non-vigilant foragers, vigilant non-foragers, and control unedited foragers. We distinguished between vigilant and non-vigilant behaviour on the basis of the bird's head orientation based on a line projected from its eyes through its nares. The birds were deemed vigilant when the line pointed above the horizon, and non-vigilant when it pointed below (Fig. 2.1). For vigilant non-foragers we edited-out images when a bird's head pointed into the feeder followed by head-up with seed handling. Inversely, to create non-vigilant foragers we removed all images where a bird's head pointed up so that the birds appear never to raise their head and so the frequency of their pecking movements increased. We created four, 6 min video sequences for each group size and each of the three companion types. The choice of the playback to be used for a given focal bird was random in order to control for pseudoreplication (McGregor, 2000).

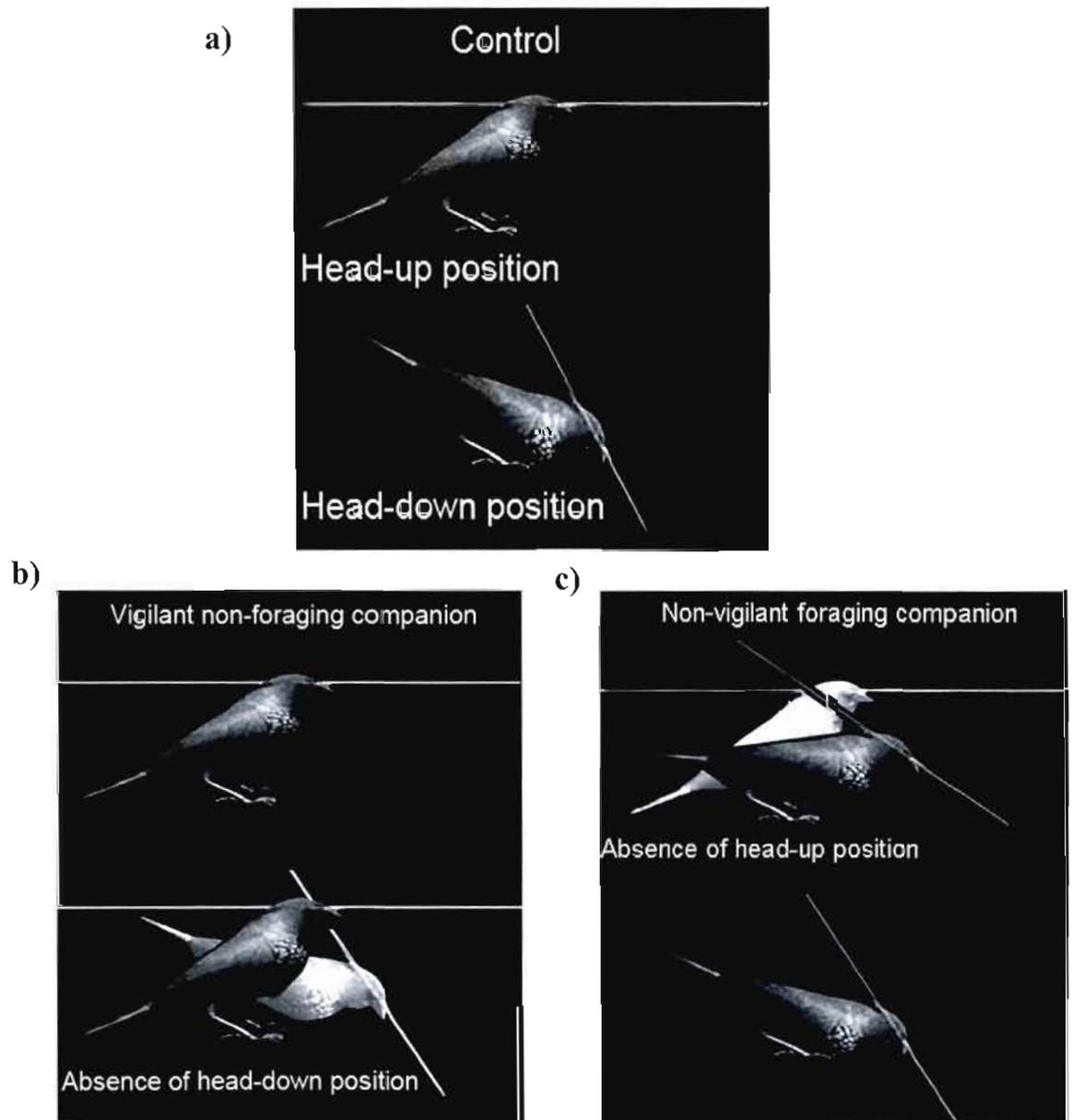


Figure 2.1: Representation of the three types of companions: a) controls, b) vigilant non- foraging and c) non-vigilant foraging companions.

2.2.3 Training and experimental trials

Six of the 17 colony birds were randomly chosen as experimental subjects. They were caged together for 6 d before the start of the experiment. All the birds were food-deprived for 14 h (overnight + 2 h after lights on) and during the intervals between successive trials in the same day. A trial started when a focal bird is introduced into the apparatus that provided ad libitum access to mixed millet seeds. The lighting conditions, the feeder and the seed mixture were identical to those used in the video playbacks.

To allow the birds to get used to feeding next to the TFT LCD screen, each was placed in the experimental box four times per d, at 90 min intervals, for 15 min during which it had access to the feeder placed next to the screen playing a sequence of a feeder with no companions. After five consecutive d, the same procedure continued but the screen played a feeder with a randomly chosen number of companions. The bird was considered trained once it obtained a seed within the first 30 s of its introduction into the apparatus. A trial started when the focal individual landed on the feeder and ended when it left it or stopped foraging for 30 consecutive seconds. Each focal bird was observed twice for each group size (alone, with 1, 2, 3, 4, 5 and 6 companions) and for each companion type (control, vigilant non-foragers and non-vigilant foragers).

We analyzed the focal birds' foraging and scanning behaviour from videotaped recordings of the trials. A bird was considered to be foraging when its head was oriented down into the feeder or while it was handling a seed with its head pointing up. The feeding rate is the number of seeds eaten/min spent foraging. Scanning events while handling seeds were recorded. A food-handling scan occurred when the bird kept the head up while handling a seed and ended when the seed was

swallowed. The mean food-handling scan duration was the mean of all focal birds' mean food-handling scan durations averaged over the whole trial.

2.2.3 Statistical analysis

Focal birds experienced each combination of the three fixed within-subject factors: companion type (control, vigilant non-foragers and non-vigilant foragers), group sizes (0-6 companions), and replicates (two for each companion type and group size). We used repeated-measures ANOVA to examine the effects of group size and playback condition on food-handling scan duration and feeding rate. We carried out Mauchly tests to control for sphericity in conditions with more than two factors. In cases where the sphericity assumption was violated, p values were adjusted using the Huynh and Feldt correction. We investigated the potential interactions between treatments and group sizes for each behavioural variable. To identify differences between group sizes we used Tukey's *post hoc* tests. All analyses were conducted with SPSS 10 (SPSS Inc. Chicago, IL, USA) for Windows and thereafter all results are expressed as a mean and its standard error.

2.3 Results

There was a significant interaction between companion type and group size on the duration of food-handling scans ($F_{12,60}=17.32$; $p < 0.01$) (Table 2.1). There were no significant differences in food-handling scan duration when birds fed with vigilant non-foragers (comparing 1 to 6 companions: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.07$) but mean food-handling scans were shorter when birds fed with controls (comparing 1 to 6 companions: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.001$) (Fig. 2.2). We also found that birds lowered the duration of their food-handling scans for each group size of non-vigilant

foragers compared to controls, even though the linear monotonic decrease found with normal companions was no longer observed (comparing 1 to 6 companions: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.38$).

There was also an interaction between the effects of companion type and group size on feeding rate ($F_{12,60}=7.36$; $p < 0.01$). Compared to when they foraged alone the birds significantly increased their feeding rate when they foraged with 6 birds, irrespective of the companion type (control: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.026$; vigilant non-foragers: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.029$; and non-vigilant foragers: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.019$) (Fig. 2.3). Once a bird was with a companion, with the exception of when it was with 2 companions, group size did not influence its feeding rate with vigilant non-foraging companions. Indeed feeding rates for birds with 2 vigilant non-foraging companions slightly differed consistently from all group sizes (group size 3 vs. group size 4: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.044$; group size 3 vs. group size 5: $p=0.005$; group size 3 vs. group size 6: $p=0.03$, group size 3 vs. group size 7: $p=0.041$). However, the number of seeds eaten per minute did not differ significantly when birds foraged with 1 compared to 3 (Tukey's *post hoc* tests: $p=0.67$), to 4 ($p=0.78$), to 5 ($p=0.32$) and to 6 vigilant non-foragers ($p=0.11$). An increased feeding rate with group size was only found when companions fed (foraging with 1 compared to 6 controls: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.003$). In addition, non-vigilant foragers induced a rapid increase of feeding when focal birds were in company of at least one individual but they maintained a stable high feeding rate when group size increased (comparing 1 to 6 companions: Tukey's *post hoc* tests: $p=0.39$). Focal birds fed more rapidly with small groups made up of non-vigilant foragers compared to control or groups of vigilant non-foragers. When group size increased beyond 3 birds, feeding rates tended to be similar with the non-vigilant foragers and the controls.

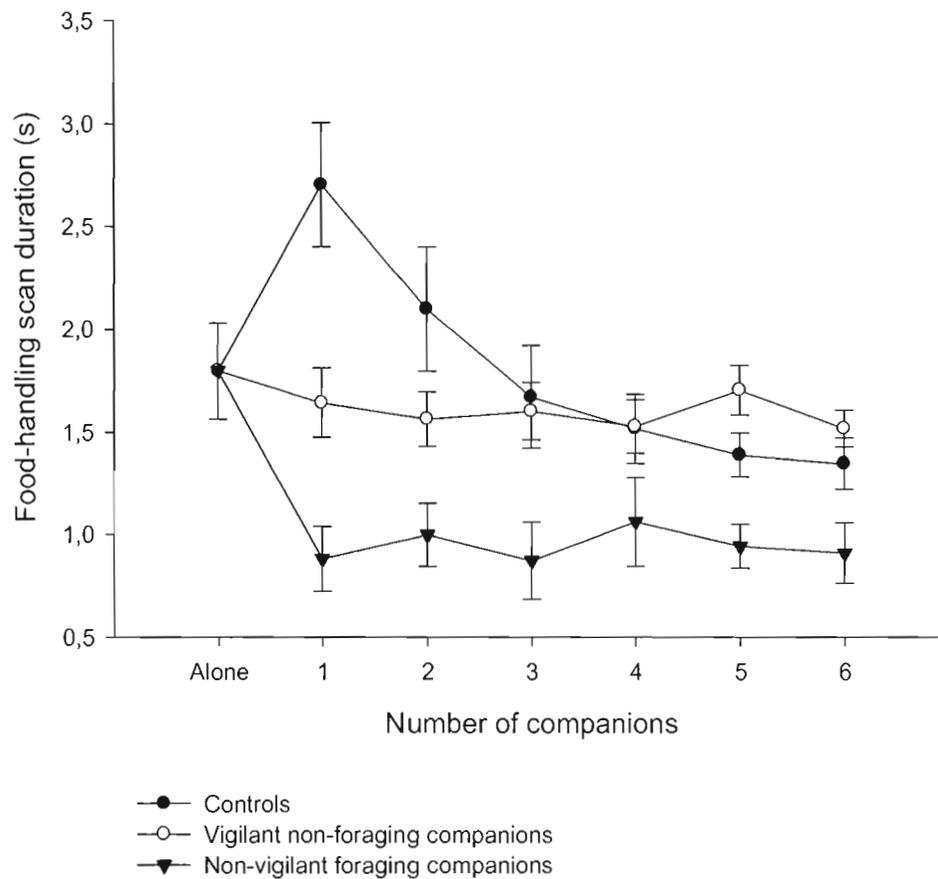


Figure 2.2: Variation of food-handling scan duration of focal nutmeg mannikins when group size increased with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions. All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

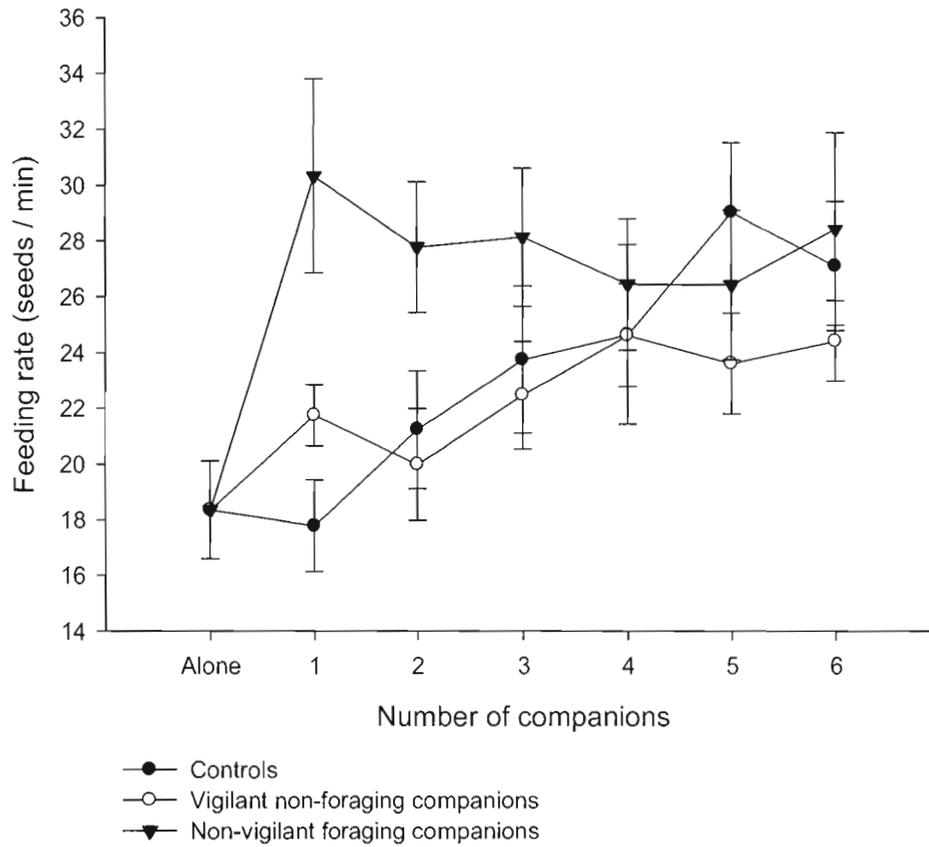


Figure 2.3: Variation of feeding rate of focal nutmeg mannikins when group size increased with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions. All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

	Feeding rate			Food-handling scan duration		
	DF	F	<i>p</i>	DF	F	<i>p</i>
Companion type	2	8.96	<.01	2	21.94	<.01
Group size	6	13.1	<.01	6	4.37	.03
Replicates	1	1.04	.35	1	5.49	.06
Companion type x group size	12	7.36	<.01	12	17.32	<.01
Companion type x replicates	2	.93	.42	2	.02	.98
Group size x replicates	6	3.36	.01	6	.72	.47
Companion type x group size x replicates	12	2.03	.06	12	1.39	.29

Table 2.1: The effects of increasing group size with controls, vigilant non-foraging and non-vigilant foraging companions on feeding rate and food-handling scan duration. Interactions between type of companions and group sizes for each behavioral variable are also presented.

2.4 Discussion

We found that nutmeg mannikins, like in most cases of reported group size effects, showed an increased feeding rate as group size became larger. However, our experiment provides evidence in support of the increased competition hypothesis because the group size effect only occurs when the virtual companions are engaged in some feeding, either in the control or the feeding only conditions and not when companions are just vigilant. Moreover, the birds reduced their food-handling scanning time as the pecking frequency of simulated non-vigilant companions increased. We discuss possible biases introduced by the use of video playbacks and then address the implications of the result for studies of group foraging.

2.4.1 Potential biases of video playback

A number of earlier studies have established video playback as an efficient means of eliciting natural behavioural responses in birds and many other animal taxa (reptiles: Clark, Macedonia and Rosenthal, 1997; Ord *et al.*, 2002; fishes: McDonald, Reimchen and Hawryshyn, 1995; Bolyard and Rowland, 1996; Rosenthal, Evans and Miller, 1996; birds: Evans, Macedonia and Marler, 1993; Dittrich and Lea, 1993; Adret, 1997; mammals: Plimpton, Swartz and Rosenblum, 1981). However, in the case of playbacks meant to simulate groups of foraging individuals two issues can be singled-out as perhaps introducing some problem: 1) depth cues normally associated with a group cannot be transmitted directly due to the two-dimensionality of video images and so spatial position corresponds to animals of different absolute sizes; and 2) the video images of the competitors are not affecting or interacting with the food resource being exploited. We discuss both issues in turn.

The problem of depth perception and companions of different absolute sizes was addressed by our use, when taping the video playback sequences, of a linear feeding dish that forced companions to stand aligned on one of the feeder's side facing the video camera. In this way all birds were at similar distances from the focal subject and so their images had similar absolute sizes. It is possible, nonetheless, that the two-dimensional representation of our linear foraging group still provided less effective releasers of the group size effect than a three-dimensional group of real foragers. We feel this is unlikely because the detailed responses of our subjects were reminiscent of responses reported when birds feed within real groups. For instance, Beauchamp and Livoreil (1997) report that nutmeg mannikins feeding in larger group reduce their handling time, a reduction associated with a decline vigilance time. Our video playbacks elicited the same behavioural responses. We are confident therefore that the results we obtained are not an artifact of the video playback techniques used to simulate group foraging.

It could be argued that video companions are not appropriate simulations for foraging competitors because they do not actually have an effect on the focal bird's share of the resource. Some previous work where competition was simulated reported that the change in feeding rate does not necessarily require the presence of competitors within the food patch reducing the density of food available (McQuoid and Galef, 1993; Grand and Dill, 1999; Gauvin and Giraldeau, 2004). We found a similar pattern; even in an un-limited food system and without any diminishing returns of the resource, the simulated presence of competitors induced the behavioural responses associated with an increasing group size. Thus, we feel that the focal individual's perception of competition did not rely on its ability to interact with the competitor increasing our confidence that the video playback technique is particularly reliable in addressing foraging competition questions.

2.4.2 Implications for studies of group foraging

Several factors have prevented earlier studies from providing an unambiguous understanding of the mechanisms driving the increased feeding rates observed with increasing group size. Among these is the difficulty of directly manipulating the efficiency of competitors within natural groups without also changing group size. As suggested by several authors, competitive influences on the behavioural responses induced by changes in group size can be difficult to demonstrate due to the confounding effect of changes in predation risk (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999; Beauchamp, 2003; Bednekoff, 2003). Here we present a way to address this question empirically by controlling competition intensity independently of group size. We show that edited video playback techniques provide a convenient way of ascertaining the anti-predatory and competitive components of the response to changing group size by avoiding confounding effects of different competitive abilities or hunger states among non-focal group members.

The decline of individual vigilance with increasing group size has usually been explained in terms of a lower need for animals to obtain information about predation (McNamara and Houston, 1992; Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). Our results do not support such an interpretation because if this were the case, vigilance would have declined with increasing numbers of vigilant non-foraging companions. The pattern we observed cannot be derived simply from hypotheses of reduced predation hazards with increasing group size. The results of our experiment indicate that the group size effect is not inevitably a product of safety benefits of group living but may also arise from the costs imposed by competition for resources.

It could be argued that our results can be explained by social facilitation. Social facilitation is generally defined as the increased probability of performing a class of behaviours in the presence of a conspecific performing the same class of

behaviour already in the observer's repertoire (Addessi and Visalberghi, 2001). It predicts that an individual will be induced into being more likely to use the same class of behaviour when exposed to a conspecific using that class of behaviour. We do not think that social facilitation could account completely for our results on two counts. First, the facilitating effect of companions on feeding rate does not always require that the companion be feeding. When the birds were exposed to vigilant non-foraging companions they reacted like when they were exposed to controls that both fed and were vigilant. A strict application of social facilitation cannot explain why non-foraging bird had the same effect as a foraging companion on an individual's feeding rate. Second, if social facilitation caused increased vigilance its effect was not consistent. For instance, if social facilitation was responsible for the increased vigilance when individuals were exposed to vigilant companions (Fig. 2.3), it remains a puzzle why it did not induce an increase in vigilance when individuals went from being alone to being exposed to increasing numbers of vigilant non-foraging companions (Fig. 2.2). For these reasons, we are confident that social facilitation cannot be invoked as an effective alternative explanation for our results.

A surprising result was certainly the presence of a significant interaction between group size and replicates on feeding rates given that no such interaction between group size and replicates was found for food-handling scan durations (table 2.1). The most likely explanation for this is that feeding rate increases over successive expositions to videos of a given group size, perhaps due to some familiarisation. Given that during training we exposed individuals to a random selection of group sizes to allow the birds to familiarise themselves with feeding next to a video playback it is possible that some birds had previous experience with some group sizes but not others and that this differed among birds.

In our study, we found that focal birds spent more time scanning when in small groups. Scanning may also serve to acquire foraging information from

competitors; individuals monitoring competitors may be able to adjust their behaviour to the behaviour of companions. When foraging with only one companion in the control group, focal birds decreased their feeding rate and increased their food-handling scan duration suggestive of a self-imposed cost: foraging costs independent of resource availability but triggered by behavioural interference with companions (Vásquez and Kacelnik, 2000). Evidence of such behavioural interference has been previously reported in socially foraging species such as starlings (*Sturnus vulgaris*) and nutmeg mannikins (Vásquez and Kacelnik, 2000; Gauvin and Giraldeau, 2004). These self-imposed costs are generally thought to represent a cost of maintaining cohesion within a group among foragers (Valone, 1993).

Our results provide experimental evidence that the commonly reported group size effect can be the result of competitive pressure rather than release from predation pressure. It now remains to be seen whether the intensity of interference competition or even the occurrence of food scrounging strategies will affect the intensity group size effect?

PRÉAMBULE

Dans le chapitre précédent, nous avons démontré que l'effet de la taille du groupe était attribuable à la compétition pour la ressource. Dans le chapitre suivant, nous explorerons la présence de différences interindividuelles dans l'expression de cet effet au sein de groupes de capucins damiers.

Ce chapitre prend la forme d'un article, actuellement en révision dans le journal *Behavioral Ecology*, soumis le 6 octobre 2009, coécrit avec la docteure Julie Morand-Ferron et le professeur Luc-Alain Giraldeau.

L'idée originale de cette expérience a été développée par Guillaume Rieucou. L'élaboration du design expérimental, les expérimentations et observations comportementales, la prise des données et leurs analyses, la présentation des données sous forme de figures et tableaux ont été réalisées par Guillaume Rieucou. La rédaction de l'article ainsi que la recherche bibliographique ont été menées principalement par Guillaume Rieucou. La docteure Julie Morand-Ferron et le professeur Luc-Alain Giraldeau ont contribué à la rédaction ainsi qu'à la révision de l'article présenté dans cette thèse de doctorat.

CHAPITRE III

GROUP SIZE EFFECT IN NUTMEG MANNIKIN: BETWEEN-INDIVIDUAL BEHAVIOURAL DIFFERENCES BUT SIMILAR PLASTICITY

Guillaume Rieucou, Julie Morand-Ferron and Luc-Alain Giraldeau

Article in review in Behavioral Ecology

ABSTRACT

When group size increases, animals from a wide range of taxa reduce vigilance and increase feeding rate; the so-called group size effect. This effect requires that group members display plastic behavioural responses both in terms of vigilance and foraging to obtain the security benefit from grouping and/or to cope with feeding competition. Most studies on group size effects have reported mean group changes in behaviour. However, individuals' adjustment of behaviour and thus their individual contribution to the overall group-level plasticity remains unexplored. Using wild-caught nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*), small estrildid finches known to exhibit the group size effect, we investigated individual differences in baseline levels and in plasticity of vigilance and feeding behaviour. We experimentally manipulated the number of companions foraging with focal birds and noted how they individually adjusted their vigilance and foraging behaviour when group size varied. We found that individuals differed consistently in their vigilance level and foraging rate, but not in their ability to adjust to experimental variation in group size. Effect sizes for individual consistency in behaviour were as large as those for group-level plasticity. Our results reveal high, albeit not maximal, levels of plasticity in both vigilance and feeding behaviour for all individuals in this social foraging context.

3.1 Introduction

A well documented response of gregarious animals to an increased foraging group size is a decline of individual level of vigilance coupled with an increased foraging rate: the group size effect (Lima, 1995, Lima, Zollner and Bednekoff, 1999). This group size effect can be explained by the increased safety occurring in larger groups due to a better efficiency of predator detection (the “many eyes hypothesis”: Lima, 1995) and by the numerical dilution of risk provided by the nearby presence of other group members (Pulliam, 1973; Caro, 2005). This increased safety allows group-living animals to reallocate time saved in vigilance to alternative fitness enhancing activities like foraging, thereby explaining the higher foraging rates commonly reported in large groups. An alternative explanation for the group size effect is that increasing group size increases competition and so individuals respond by increasing their foraging rates at the expense of vigilance and optimal food handling time (Beauchamp, 2003; Rieucau and Giraldeau, 2009). Whatever the explanation, the group size effect has been described for many species (e.g. Elgar, 1989; Roberts, 1996; Lima, Zollner and Bednekoff, 1999; but see Robinette and Ha, 2001; Barbosa, 2002).

The group size effect requires that individuals display plastic behavioural responses both in terms of vigilance and foraging speed to changes in group size. Such plastic responses might imply costs for the development and maintenance of required cognitive and sensory structures for plasticity, and in gathering information for decision-making (DeWitt, Sih and Wilson, 1998). Behavioural consistency (i.e. the tendency for different individuals to rank consistently relative to others) can be favoured whenever limited individual plasticity is sufficient to cope with environmental changes, thereby minimising the costs of behavioural plasticity (Sih,

Bell and Johnson, 2004). In species exhibiting the group size effect, these costs seem to be a price worth paying to reap the benefits of reduced predation risk (e.g. by increasing vigilance when group size is small) and reduce losses to competitors (e.g. by foraging more intensely when the number of competitor increases). However, while an individual may modulate its behavioural decisions to cope with different situations, it might still show a consistent level of behavioural responses relative to the responses of other individuals (Johnson and Sih, 2007). Because most studies on the group size effect have focussed on mean group changes in behaviour, it is unknown whether (1) individuals differ consistently in their investment in anti-predatory vigilance and/or foraging behaviour; and (2) whether all individuals display equally plastic responses to changes in group size. To complete the examination of the mean plastic response exhibited by groups of foragers it will thus require an investigation of the contribution of individual group members to the overall level of vigilance and to the overall group-level plasticity.

In a recent meta-analysis of the group size effect in birds, Beauchamp (2008) reported considerable variability in the magnitude of the group size effect, either among or within species. Reports of differential investment in anti-predatory vigilance and feeding behaviour depending on sex (Fitzgibbon, 1990; Lung and Childress, 2007; Pays and Jarman, 2008), life-history (Rieucou and Martin, 2008), or personality type (Quinn and Cresswell, 2005) of individuals suggest that individual differences might underlie some of the unexplained within-species variation in the magnitude of the group size effect. From what is currently known on the group size effect, we can thus expect both consistent individual differences and group-level plasticity in response to variation in group size. While previous studies in other biological contexts have reported such a pattern of consistency and plasticity (e.g. Beauchamp, 2001), it has proven difficult to compare the strength of these two mechanisms. Recently, Briffa, Rundle and Fryer (2008) presented a novel statistical

framework allowing such a comparison, and reported strong consistency but weak plasticity in anti-predatory behaviour of solitary hermit crabs (*Pagurus bernhardus*).

In this study, we investigated how captive nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*), small estrildid finches from south-east Asia, individually adjust their vigilance and foraging behaviour when group size increased. These social granivorous birds usually search for seeds on the ground and show little aggression when feeding in groups (Giraldeau, Hogan and Clinchy, 1990). The group size effect has been previously reported in this species: on average, focal birds increased their foraging rates and lowered their scans in response to an increasing group size (Rieucan and Giraldeau, 2009). Here, we examined: 1) whether focal nutmeg mannikins adopted consistent levels of vigilance and feeding rate and 2) whether or not individuals exhibited similar plasticity in their response to group size. After assessing plasticity and consistency in our experimental birds, we compared the strength of these effects following Briffa, Rundle and Fryer (2008)'s method.

3.2 Methods

We analysed data collected from 23 wild-caught two-year old unsexed adult nutmeg mannikins purchased from a commercial supplier. All birds were caged in groups of four in the Université du Québec à Montréal animal care facilities, at room temperature and under a 12-h day/night lighting regime with *ab libitum* mix of millet seeds and water. All the birds were experimentally naive before this study.

3.2.1 Apparatus

The experimental apparatus consisted of two boxes, A and B (18 x 13 x 15 cm), placed 30 cm from each other, equipped with a perch, a drinking trough and a feeder. Each box had a transparent long side in order to see the birds inside and a short

transparent side that allowed the birds inside the box to see birds in the adjacent box. The behaviour of a focal bird in box A was recorded by a digital mini DV camera (Canon Optura 30) from behind a one-way mirror.

Six birds were randomly chosen (here and thereafter using random tables) and used as experimental subjects. These focal birds were housed together in a cage for 6 d before the beginning of the trials. The rest of the birds were housed in similar conditions and were used to form companion groups. Both focal and companion birds were food-deprived overnight plus 2 h after the lights have turned on for a total deprivation period of 14 h before the first trial of a d and then for 2 h between consecutive trials within a day. This allowed us to insure that all focal and companion birds were in a similar hunger state.

Focal birds were first allowed to get used to experimental conditions by placing each bird alone in box A four times a d for two consecutive days. The box had a feeder filled with the bird's usual mix of millet seeds. The bird was considered trained when it started eating within 30 s upon being introduced into the box. We allowed companion birds to get used to experimental conditions in box B using the same procedure. The location of the two feeders constrained birds to land on the side facing the other box. Consequently, each focal bird foraged at the same distance from companions which stood aligned on one side of the feeder.

A trial consisted of a foraging session lasting a maximum of 6 min which started once the focal bird landed on the feeder and ended when it either left or stopped foraging for 30 consecutive seconds. Each focal bird randomly experienced each group size of 0, 1, 3, and 5 companions twice. The identity of companions forming the foraging group was randomly chosen before each trial.

We quantified foraging and scanning behaviour using Observer 5.0 (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands) from video recordings of the trials. We calculated the feeding rate of focal birds as the number of seeds eaten per minute during a foraging session. To distinguish between vigilant and non-vigilant behaviour, we used the birds' head orientation in the vertical plane. As granivorous birds can visually scan their environment while handling seeds in a head-up posture, we used the part of the vigilance that is related to food handling: the food-handling scan (Lima, Zollner and Bednekoff, 1999; Fernandez-Juricic, Erichsen et Kacelnik, 2004). A bird was considered vigilant while handling a seed in a head-up posture until the seed was swallowed (Fig. 3.1). We calculated the mean food-handling scan duration of a focal bird as the mean duration of all its food-handling scans during a trial.

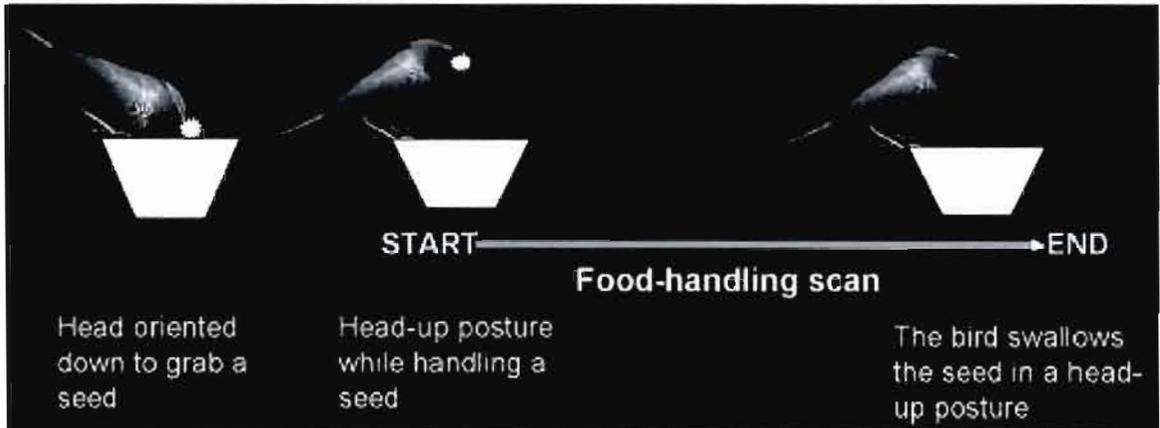


Figure 3.1: A food-handling scan is defined by the part of the vigilance that is related to food handling. A bird is considered vigilant while handling a seed in a head-up posture until the seed was swallowed.

3.2.2 Statistical analysis

We conducted repeated measures ANOVAs using SPSS 10 (SPSS Inc. Chicago, IL, USA) to examine the effect of group size on focal birds' feeding rates and food-handling scan durations. We controlled for sphericity for conditions with more than two factors using a Mauchly test. If the sphericity assumption was violated, we used adjusted p values after a Huynh and Feldt correction.

To investigate whether focal birds differed in their behavioural responses to variations in group size (thereby exploring differences in individuals' intercepts), we compared two general linear models both containing group size and replicate as fixed effects but one with the identity of the focal individual as a random effect and one where the random effect was excluded. Repeatability estimates (i.e. the fraction of behavioural variation that is due to differences between individuals: Bell, Hankison and Laskowsk, 2009) were calculated from the model including identity of the focal individual as a random effect using the ratio of the variance component related to the random effect (V_i) on the sum of the V_i and the residual variance (V_r) (Pinheiro and Bates, 2000; Bell, Hankison and Laskowsk, 2009). We conducted models comparison analyses using the `lme` function from the `nlme` package in R 2.3.1 (R Development Core Team 2006) that allows comparing models where one does not include a random effect.

To test for inter-individual variation in plasticity of behavioural responses when group size varied (i.e. individual slopes), we compared a model with an interaction between group size and focal birds' identity as a random effect with a model containing only the focal birds' identity as a random effect. This model comparison was performed with the `lmer` function in R 2.3.1 (from the `lme4` package).

We investigated the effect of adding one random effect to a model with a log-likelihood ratio test (Pinheiro and Bates, 2000). This test compares the difference multiplied by 2 of log-likelihood of the model with the largest number of random effects (model 1) with the log-likelihood of the model including the smallest number of random effects (model 2):

$$\text{Log-likelihood ratio test} = 2 [\text{log-likelihood of model 1} - \text{log-likelihood of model 2}].$$

Finally, we compared the strength of plasticity and consistency based on a quantitative comparison of the effect size estimates for individual consistency and behavioural plasticity when group size increased (see Briffa, Rundle and Fryer, 2008). The effect size estimate for behavioural plasticity, η_p^2 and the F-ratio associated with this analysis were obtained from our repeated measures ANOVA. On the other hand, the effect size estimate for individual consistency was obtained from a non-parametric test of concordance giving the Kendall's coefficient of concordance, W , and its associated χ^2 statistic. These analyses were conducted in SPSS 10.

3.3 Results

3.3.1 Average effects induced by an increased group size

Focal birds showed the commonly reported group size effect (Fig. 3.2). When group size increased, birds increased their feeding rates ($F_{3,15}=37.47$; $p<0.001$) while they reduced their food-handling scan durations ($F_{3,15}=13.44$; $p<0.001$). Neither replicate (feeding: $F_{1,5}=1.87$; $p=0.23$; vigilance: $F_{1,5}=0.79$; $p=0.41$) nor the interaction between group size and replicate were significant (feeding: $F_{3,15}=2.10$; $p=0.14$; vigilance: $F_{3,15}=1.58$; $p=0.23$).

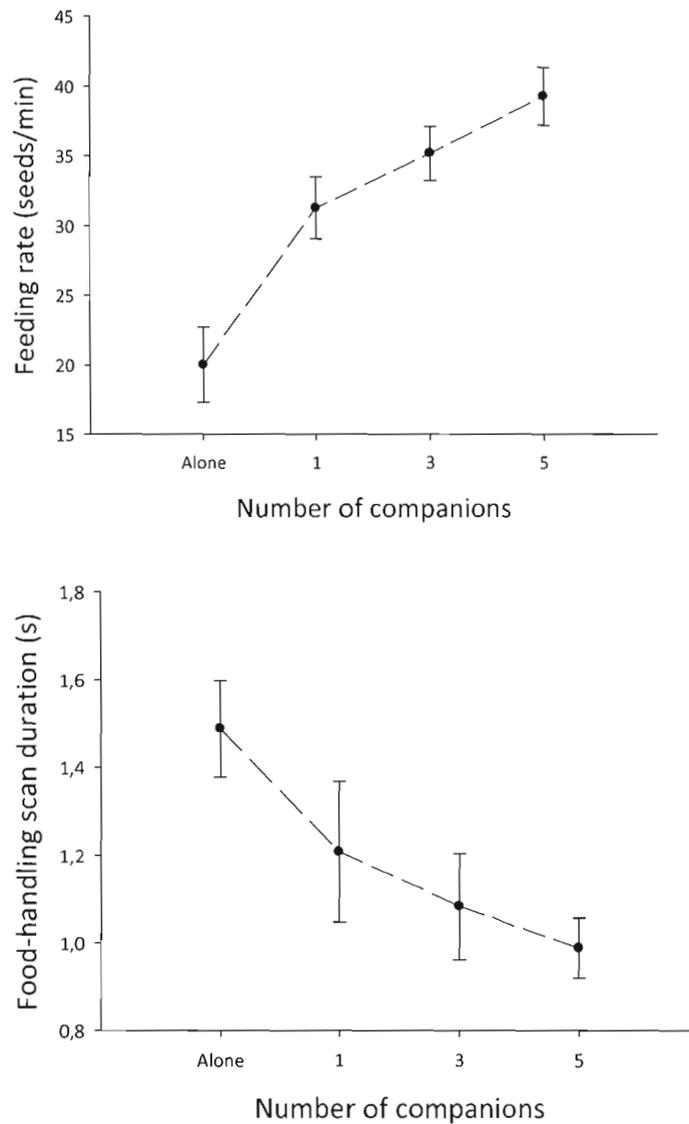


Figure 3.2: Variation of food-handling scan duration and feeding rate of focal nutmeg mannikins as a function of group size. All the results are expressed as a mean and its associated standard error.

3.3.2 Individual responses to an increased group size

The addition of identity of focal birds as a random effect in the model significantly improved its fit compared to a model excluding identity as a random effect for both feeding rates and food-handling scan durations (table 3.1). Together with the repeatability estimates for feeding rates (0.44) and food-handling scan durations (0.59), our results suggest that focal birds expressed a high level of individual consistency for both vigilance and foraging behaviour (Fig. 3.3).

Including an interaction between the identity of focal birds and group size as a random effect in the model did not improve the fit compared to a model including only the identity of birds as a random effect for feeding rates, and neither for food-handling scan durations (table 3.1). All focal birds therefore adjusted their feeding rates and scans in a similar way when group size was experimentally manipulated (Fig. 3.3).

3.3.3 Consistency versus plasticity

When group size increased, focal individuals were consistent in their feeding rates ($W= 0.795$, $p<0.0001$) and food-handling scan durations ($W= 0.500$, $p<0.004$). We conducted a repeated measures ANOVA first on the model containing an interaction between group size and replicate. Because this interaction was not significant we repeated our analysis on a simpler model containing only group size as the main effect. Effect size estimates for behavioural plasticity in feeding rates ($\eta_p^2=0.882$, F-ratio=37.47, $p<0.0001$) and food-handling scan durations ($\eta_p^2=0.729$, F-ratio=13.435, $p<0.0001$) did not differ greatly from effect size estimates for individual consistency

in behaviour (feeding rates: $W=0.795$ vs. $\eta_p^2=0.882$; vigilance: $W=0.500$ vs. $\eta_p^2=0.729$).

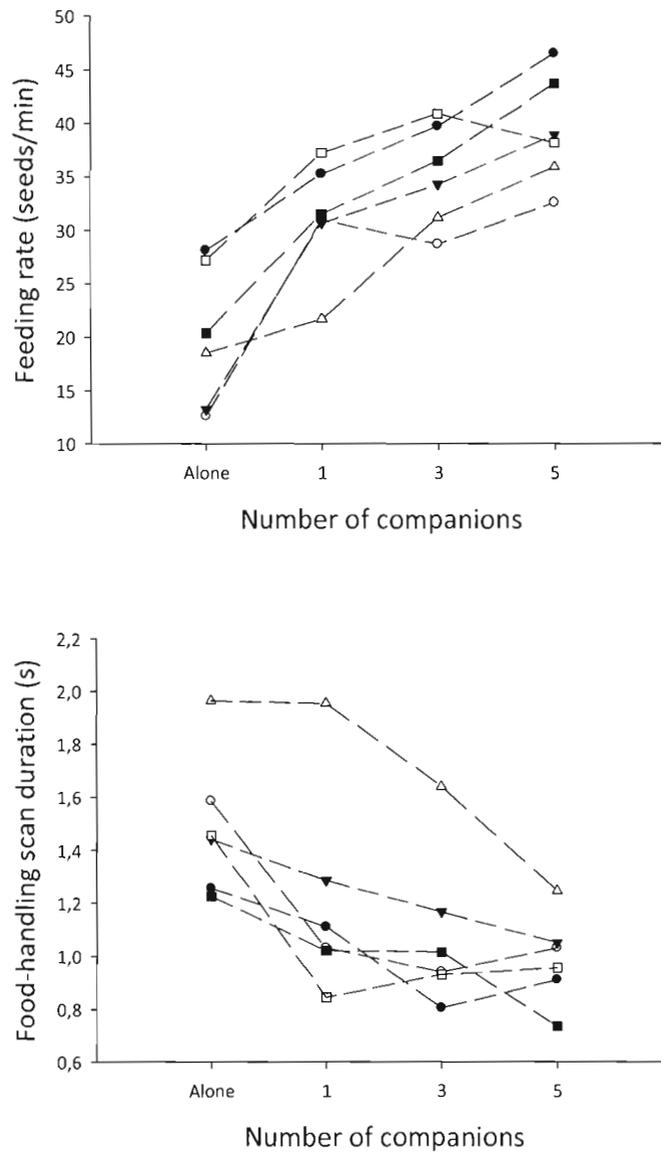


Figure 3.3: Individual variation of food-handling scan duration and feeding rate of each focal nutmeg mannikin as a function of group size. Each line represents an individual's response.

	Loglikelihood	DF	Model comparison	Loglikelihood Ratio Test	<i>p</i>
<i>Feeding rate</i>					
Model 1: without ID	-153.79	5			
Model 2: with ID	-146.87	6	model 2 vs model 1	13.84	<.0001
<i>Food-handling scan duration</i>					
Model 1: without ID	-20.38	5			
Model 2: with ID	-8.14	6	model 2 vs model 1	24.46	<.0001
	Loglikelihood	DF	Model comparison	Chisq	<i>p>Chisq</i>
<i>Feeding rate</i>					
Model 2: with ID	-150.37	6			
Model 3: with ID*Group size	-150.33	8	model 3 vs model 1	.0871	.95
<i>Food-handling scan duration</i>					
Model 2: with ID	.819	6			
Model 3: with ID*Group size	1.95	8	model 3 vs model 1	2.2615	.32

3.1: Comparisons of general linear models (with group size and replicate as fixed effects) with different random factors for feeding rate and food-handling scan duration based on log-likelihood ratio tests: 1) comparison of a model including the identity of the focal individual (ID) as a random effect and one where ID was excluded (difference in individual behavioural responses) and 2) comparison of a model with an interaction between group size and ID as a random effect with a model with only ID as a random effect (inter-individual variation in plasticity). Significant differences between models are in bold.

3.4 Discussion

Nutmeg mannikins exhibited consistent individual differences in their level of vigilance and foraging rate but despite these differences, all exhibited similar plasticity when group size changed. A comparison of the strength of plasticity and consistency in the feeding and vigilance responses to experimental manipulations of group size revealed no strong difference between those large effect sizes. This suggests that both plasticity and individual consistency were important in triggering the observed group size effect in these social birds.

Focal nutmeg mannikins consistently differed from each other in their feeding rate and food-handling scan duration. This conclusion stems from (1) significant differences in individual intercepts, (2) significant rank order consistency in behaviour, and (3) from the absence of a significant interaction between group size and replicate. Here, we did not investigate further the causes of these individual differences as our main interest was in the consequences of these individual differences, and in the balance between individual consistency and plasticity generating the observed group-level response. We discuss our results in relation to these two points below.

Inter-individual differences in vigilance and foraging point to group composition as an important feature influencing the costs and benefits of group-living (see also Dyer *et al.*, 2009). A possible consequence of individual differences in feeding and vigilance behaviour is that the overall probability of detecting an approaching predator and/or the overall level of food competition might be influenced not only by the number of companions in the group, but also by who these companions are and how they behave. Animals might thus need to monitor the vigilance state of their neighbours in order to adjust their own behaviour accordingly. There is evidence that some animals, including nutmeg mannikins (Rieucou and

Giraldeau, 2009) are indeed sensitive to the vigilance state of their neighbours (Fernandez-Juricic, Erichsen and Kacelnik, 2004; Beauchamp, 2009; but see Lima, 1995). Another possible consequence of these consistent differences is that individuals might decide which foraging group to join depending on the combination of individuals that are present in those groups; these possibilities remain to be explored empirically.

Feeding and vigilance behaviour were repeatable and consistent in our focal birds. This might imply limited individual behavioural plasticity despite an overall group-level adjustment, because individuals were not free to adopt all possible values for vigilance and foraging behaviour when group size varied (i.e. some individuals were consistently feeding at higher rates while others were consistently more vigilant than others) (Sih, Bell and Johnson, 2004; Martin and Réale, 2008). Group-living is thought to improve safety from predators while allowing animals to redirect effort saved from predator detection towards foraging. If individual consistency in behaviour results in an inability to adopt optimal vigilance and feeding patterns at all group sizes, then this consistency may prevent animals from gaining full advantages of grouping. For instance, when in large aggregations where risk dilution rather than early detection provides the main anti-predator protection (Dehn, 1990), high-vigilance individuals might not effectively reduce scanning effort and would therefore gain lower feeding benefits than low-vigilance or optimally plastic individuals. Conversely, at small group sizes, low-vigilance individuals would face higher predation risk than high-vigilance or optimally plastic individuals. It would thus be interesting to determine whether these limits on plasticity come at a feeding and/or safety cost, and if it is the case, to determine why individuals do not exhibit optimal plasticity.

Nutmeg mannikins exhibited similar levels of individual plasticity and all individuals were thus found to participate equally in the group size effect. Effect sizes

for group-level plasticity were found to be as strong as those for inter-individual consistency for both feeding rate and food-handling scan duration, suggesting that high, albeit not maximal, levels of plasticity in vigilance and feeding behaviour were favoured in this system. In an investigation of anti-predator responses of hermit crabs, Briffa, Rundle and Fryer (2008) found individual consistency in duration of startle responses to be much higher than plasticity across contexts. For social foragers, high levels of plasticity in the feeding/anti-predator vigilance trade-off might be favoured because while an individual spends time being vigilant the resource is being consumed by competitors. There is thus an additional cost to vigilance for social foragers that might not apply to solitary foragers for whom the costs of anti-predation behaviour only translate in loss of feeding time. Further examination of the elevation and slope of individual behavioural response to an environmental gradient (e.g. Nussey, Wilson and Brommer, 2007) combined with the method from Briffa, Rundle and Fryer (2008) would allow assessing ecological contexts where plasticity has evolved to be weaker, equally strong, or stronger than individual consistency.

Here, we demonstrated that despite strong and consistent inter-individual differences, nutmeg mannikins exhibited similar patterns of behavioural plasticity in the group size effect. The similar effect sizes for plasticity and consistency of individual vigilance and feeding behaviours suggest, therefore, that the cost of behavioural plasticity is a price worth paying to gain safety benefits of grouping and/or to respond adequately to increasing competition for the available resource when the number of competitors increases. We encourage researchers to further explore the trade-off between behavioural plasticity and individual consistency in other social contexts.

PRÉAMBULE

Dans les chapitres précédents, nous avons montré que les capucins damiers ajustaient leurs réponses comportementales en fonction, non seulement du nombre mais également des comportements de leurs compagnons. Dans ce chapitre, nous explorerons, en utilisant la technique de repasse d'images vidéos, comment les capucins damiers ajustent leur utilisation de l'information sociale et de l'information qu'ils ont personnellement acquise en fonction de la force de persuasion de l'information sociale et de la justesse de leur expérience personnelle.

Ce quatrième chapitre est présenté sous la forme de l'article scientifique publié dans le journal *Behavioral Ecology*. Cet article a été coécrit avec le professeur Luc-Alain Giraldeau. L'idée originale de cette expérience a été développée conjointement par Guillaume Rieucan et Luc-Alain Giraldeau. L'élaboration du design expérimental, la création des séquences d'images vidéos utilisées lors de l'expérience, les expérimentations et observations comportementales, la prise des données et leurs analyses, la présentation des données sous forme de figures et tableaux ont été réalisées par Guillaume Rieucan. La rédaction de l'article ainsi que la recherche bibliographique ont été menées principalement par Guillaume Rieucan. Le professeur Luc-Alain Giraldeau a contribué à la rédaction ainsi qu'à la révision de l'article présenté dans cette thèse de doctorat.

CHAPITRE IV

PERSUASIVE COMPANIONS CAN BE WRONG: THE USE OF MISLEADING SOCIAL INFORMATION IN NUTMEG MANNIKINS

Guillaume Rieucau and Luc-Alain Giraldeau

Article published in Behavioral Ecology (2009) Volume 20: 1217-1222.

ABSTRACT

Animals sample to collect information, which can be obtained personally or by tracking the behaviour of others: social information. While social information appears to be generally advantageous, it can also be detrimental and may even conflict with personal information. We tested the effect that the strength of social information, and ultimately its persuasiveness, can have on an animal's decision to use it or not by conducting an experiment using single nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) which were offered a foraging choice following observation of videos of feeding or non feeding conspecifics. The persuasiveness of social information was amplified by increasing the number and changing the behaviour of conspecifics that had previously been seen feeding at one of two feeders. In addition, we modulated the certainty of an individual's personal information. Some birds had prior experience of a marked feeder always containing easily accessible food while other birds experienced that this was only the case in half of the trials. Our results show that animals provided with sufficiently persuasive social information will tend to reduce the weight of even highly reliable personal information. This provides the first experimental evidence consistent with the propagation of informational cascades in non-human animals, invoked to explain market crashes in economics or panic rushes in human crowds.

4.1 Introduction

The quality or adaptiveness of an animal's behavioural decisions hinges on the accuracy of the information on which it is based (Stephens, 1989). The type of information available to individuals will depend to some extent on their ecology. For instance, solitary animals will generally be limited to acquiring information directly from the successes and failures of their own decisions, while social animals can short-circuit this sampling process by observing companions' decisions, using these as sources of social information concerning the value of different alternatives (Danchin *et al.*, 2004). Social animals may be able to combine both sources of information.

It is generally assumed that because both asocial and social information are available to social animals that they have access to more information when they must decide on a course of action. However, both sources of information may not be available concurrently and individuals may need to decide on which source to use. There are two situations in which individuals may need to choose which source of information to use. In one case, limited attention (Dukas, 1998; Fernandez-Juricic and Kacelnik, 2004) may make it difficult to obtain both types of information concurrently, forcing individuals to decide whether to collect personal or social information. In the other, the two sources of information may provide conflicting results such that animals must decide which to use or how best to combine them (Laland and Williams, 1998).

The ability of animals to modulate their use of social information adaptively has received growing attention (Kendal, Coolen and Laland, 2004; van Bergen, Coolen and Laland, 2004). The degree to which animals will rely preferentially on social information appears to depend on the ease with which social and personal information can be simultaneously collected and the difficulty of gathering accurate personal information from the sampling of their environment (Templeton and

Giraldeau, 1995). When sampling the environment directly becomes time- and energy-consuming, social information may provide the most efficient way to obtain detailed and reliable cues (Boulinier and Danchin, 1997; Valone and Templeton, 2002; Dall *et al.*, 2005). Yet, empirical evidence from both birds and fish shows that when individuals can obtain accurate personal information easily and at low cost, they ignore social information and base their decisions only on their personal knowledge (Templeton and Giraldeau, 1996; Templeton, 1998; Day *et al.*, 2001; van Bergen, Coolen and Laland, 2004).

Although numerous studies have explored the circumstances under which animals balance their use of social information against the quality of their personal information, to date no study has explored the possible effect that social information strength, and ultimately its persuasiveness, may have on an animal's decision to use it and possibly disregard its personal knowledge. The persuasiveness of social tutors is somewhat akin to quorum responses within groups that have recently been proposed as a possible mechanism to explain collective decision-making both in humans and non-humans. In this case, the propensity to exhibit a particular class of behaviours appears to be a function of the number of conspecifics performing it (Mallon, Pratt and Franks, 2001; Seeley and Visscher, 2004; Ward *et al.*, 2008). An individual therefore could be more willing to conform to a group's decision when it sees some threshold number of group mates adopting this decision.

The persuasiveness of information emanating from social tutors has also been addressed by economists such as Bikhchandani, Hirshleifer and Welch (1992). They have argued that under incomplete information optimal decision makers ought to make use of social information obtained by watching a sequence of others deciding before them. When animals do this, the information provided by a sequence of social tutors can induce herd-like phenomena, or "informational cascades", in which decisions are made in total disregard to the personal information at hand; individuals

“blindly” copy the decision they witnessed in a sequence of others (Bikhchandani, Hirshleifer and Welch, 1998). Although copying predecessors’ actions often leads to adoption of the correct decision, it is also prone to lead individuals into adopting incorrect decisions imposing fitness-related costs (Bikhchandani, Hirshleifer and Welch, 1998; Laland and Williams, 1998; Giraldeau, Valone and Templeton, 2002; Noth and Weber, 2003). Such cascades are expected to occur when the observation of companions is limited to their decisions rather than the cues on which these decisions were based (Bikhchandani, Hirshleifer and Welch, 1998; Giraldeau, Valone and Templeton, 2002).

Informational cascades have been argued to provide a coherent explanation for a number of large scale explosive copying events such as market crashes in economics, panic rushes in crowds as well as the accumulation of thousands of individuals at the same night roost, mate choice copying and flock alarm flights (Giraldeau, Valone and Templeton, 2002). However, if cascades really do explain such phenomena it would first be necessary to demonstrate that individuals can disregard their own personal information when sufficiently persuasive contradictory social information is offered. Here we show that nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*), highly social non-aggressive estrildid finches (Giraldeau, Hogan and Clinchy, 1990), can be induced to choose the wrong foraging patch when given sufficiently convincing and sometimes even contradictory social information.

4.2 Methods

4.2.1 Experimental subjects

We used 20 two-year old nutmeg mannikins, all experimentally naïve and selected randomly (here and thereafter using random number tables) from a colony of 35 birds purchased from a commercial supplier. All birds were individually identified by using

a unique combination of coloured leg bands. Birds were housed in groups of 4 in holding cages (38 x 53 x 30 cm; equipped with 3 perches, 3 feeders, 3 drinking trough, a cuttlebone and oyster shells) located in the Université du Québec à Montréal animal facilities and maintained on an *ad libitum* diet consisting of a mix of millet seeds. Water was always available, and lighting was set on a 12-h day/night cycle.

4.2.2 Recording videos of demonstrators

First, 12 birds were selected randomly from the 15 remaining birds of the colony to produce the video sequences to be played back during experimental trials. Birds were placed in a box (18 x 13 x 15 cm) made of three opaque and one transparent sides located in an observation room to record birds' foraging behaviour. The box was equipped with a feeder containing a mix of millet seeds. We recorded the video playbacks from the observation room using a remote controlled miniDV digital camera (Canon Optura 30) set on a tripod recording through a small peep hole in a black opaque curtain. To insure that videos presented life-size animals, we controlled for depth cues on the screen by videotaping a feeder that only allowed birds to feed side-by-side facing the camera lens so that they all stood aligned in the same plane behind the feeder in front of the video camera. Therefore, all birds were taped at similar distances from the lens so that their play-back image size was the same.

The birds were food deprived for 14 h (overnight + 2 h) as well as between two successive recording periods of the same day. We recorded the behaviour of feeding groups four times per d at 90 min intervals during 4 days. After the last recording of the day the birds were provided with an unlimited supply of mixed millet seeds until lights were turned off. We recorded video playbacks for all group sizes from 0-6 individuals. The identity of birds that made up each group size was selected

randomly just before the birds were introduced to the apparatus. We edited the video sequences of feeding and non-feeding groups of birds using Pinnacle Studio 9 software (Avid Technology Inc, Mountain View, California, USA). To control for pseudoreplication (McGregor, 2000), we created four 6 min video sequences exemplars of each group size that were shown randomly during the experimental trials.

4.2.3 Apparatus

The apparatus consisted of a 90 cm x 50 cm x 30 cm box built from corrugated plastic divided into compartment A (25 cm x 50 cm x 30 cm) and B (65 cm x 50 cm x 30 cm) (Fig. 4.1). The experimenter (GR) would allow the bird to move from compartment A to B by remotely raising a mesh partition between the compartments. A TFT LCD video screen (Sony DSM-m61: resolution max: 1280 dots x 1024 lines, operating frequency 48- 85 Hz, resolution > 600 lines) was used to play back video images of groups of birds. The video screen was placed just behind two feeders at the far side of compartment B. The video screen was positioned to play two video sequences simultaneously, one behind each food feeder. While they were in compartment A and until they landed on one feeder, focal birds could not see the contents of the two feeders. Exposure to social information ceased when the video playbacks were stopped, the partition was then lifted and the focal bird was able to access compartment B and choose to eat at one of the two feeders. The two feeders were separated by an opaque barrier to prevent a bird from visiting both feeders during a trial. One feeder contained a large quantity of mixed millet seeds (a very palatable food for nutmeg mannikins) and so provided rapid feeding. The other contained a deep layer of non-edible dry peas covering a thin layer of millet seeds and so provided a slow laborious feeding opportunity because the birds had to search through the peas to gain access to millet. The locations of the fast and slow feeders were chosen randomly just before we introduced a focal bird into the apparatus.

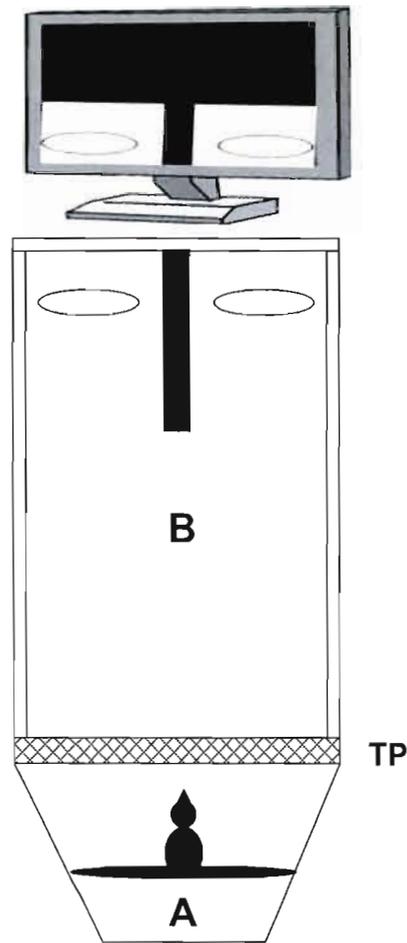


Figure 4.1: Schematic representation of the apparatus: each bird is individually introduced in the observation compartment A where it can observe the video sequences through the transparent partition (TP). Once in compartment A, the focal bird cannot see the content of the feeders in compartment B, and once let into compartment B by remote raising of the partition between compartments A and B, it can choose its feeder using the visual cue on one of the feeders with which it had previous experience or/and the social information that had been provided by a video-playback of companions behind one of the feeders.

4.2.4 Training and trial procedures

Focal birds were food deprived for 14 h (overnight + 2 h) as well as between two successive training and trial periods on the same day. Each focal bird was individually introduced to the experimental box four times a day at a 90 min interval during a 3 d period for a total of 12 trials per bird. We placed each bird in compartment A for 2 min before removing the mesh partition allowing them to access the feeders. Once the focal bird landed on one of the feeders, we considered the feeder as having been chosen. The bird was allowed to feed for 3 min before the experimenter gently removed it from the apparatus. During the training period only video sequences of feeders without companions were played back behind the feeders.

Ten birds were trained individually in a situation where the fast feeder was always cued by a green dot on its side; thus the dot was a strong predictor of the location of the fast feeder: the high personal information condition. Ten other birds were trained in a condition where the green dot was associated with the fast feeder in half the trials; thus the dot failed to predict the position of the fast feeder: the no personal information condition. After this training period, the birds were given the opportunity to choose their feeder following exposure to a video playback that provided them with social information at one of the two feeders. To do this we played a video sequence of companions behind one feeder while a fixed image of a feeder with no bird was played behind the other. The quality of the social information was varied in two ways. We assumed that persuasiveness of social tutors was determined both by their behaviour and their numbers. We assumed social information was more persuasive when the birds in the playback fed from the feeder rather than merely standing on the feeder without any feeding. We also assumed that the persuasiveness of the social information increased with the number of birds seen in the playback. The social information could either coincide or not with the location of the green dot. Before each trial, the experimenter determined randomly the location of the fast feeder, the location of the green dot, the location of the social information, whether

the companions would be seen feeding and the size of the simulated group of companions (1 to 3 companions for the no personal information condition and 1 to 6 for the high personal information condition). We used a repeated-measures design where each bird experienced each possible combination once (i.e. for each group size of feeding or non-feeding companions and social information coincides or not with the position of the green dot). Birds were tested four times a day at a 90 min interval during a 6 d period in the high personal information condition (for a total of 24 trials per bird) and during a 3 d period in the no personal information condition (for a total of 12 trials per bird). We noted the bird's choice and allowed it to feed for 3 min before we re-introduced the bird to its holding cage. Throughout training and experimental trials period, no focal birds moved from their first choice feeder to the other.

4.2.5 Statistical analysis

We performed logistic regressions to investigate how focal nutmeg mannikins balanced their use of personal and social information. We built generalized linear mixed models with binomial distribution of errors, using the function `lmer` (package `lme4`) in R. The binary response of relying or not on social information was modelled as a function of personal information (green dot predictive or not of the location of the fast feeder), the persuasiveness of social information (the number and behaviour of playback companions) and whether social information coincides or not with the position of the green dot. As we used a repeated-measures design, the birds' identity was included as a random effect in the generalized linear mixed models to control for the non-independence of errors resulting from the repeated measurements on the same birds. We first fitted a global model (i.e. the most complex model involving all interactions) and evaluated models using Akaike's information criterion (AIC) values (Akaike, 1974) in order to select for the minimal adequate best-fit model. After that,

data from only the high personal information and no personal information conditions were tested separately following the same model selection procedure.

4.3 Results

4.3.1 Personal information trials

After 7 trials, 80% of the birds trained in the high personal information condition chose the feeder bearing the green dot and so learned to rely on the dot to choose the best feeder. The proportion grew to 95% after 9 trials and remained at that level until the last trial. The proportion of birds choosing the feeder bearing the green dot in the no personal information condition never exceeded 50%, and so birds from this group did not and could not rely on the green dot to choose a feeder (Fig. 4.2).

4.3.2 Social information trials

The best-fit model ($N=20$, $DF=8$), for all data combined, retained the following predictors: the level of personal information ($z=-3.77$, $p<0.001$), the number ($z=3.77$, $p<0.001$) and behaviour ($z=0.42$, $p=0.67$) of companions, whether social information coincides or not with the position of the green dot ($z=-8.38$, $p<0.001$), and the two-way interactions between number and behaviour of companions ($z=-2.05$, $p=0.03$) and between personal information and whether social information coincides or not with the position of the green dot ($z=6.94$, $p<0.001$).

The predictors in the best-fit model for birds trained in the high personal information condition ($N=10$, $DF=5$, between-focal birds variance=0.041) were the number ($z=2.84$, $p=0.004$) and behaviour ($z=-1.65$, $p=0.09$) of playback companions and whether social information coincides or not with the position of the green dot ($z=-8.06$, $p<0.001$). We retained the predictive variable of playback companions'

behaviour (feeding or not), although it did not reach conventional levels of statistical significance; the effect of playback companions' behaviour on persuasiveness of social information appears weaker than the effect of companion number. However, when playback companions were observed to be feeding in the slow feeder, the number of birds that were observed to choose the slow feeder increased with increasing numbers of feeding playback companions (Fig. 4.3).

The best-fit model for birds trained in the no personal information condition ($N=10$, $DF=4$, between-focal birds variance=0.067) retained the number ($z= 2.05$, $p=0.04$) and behaviour ($z=-1.15$, $p=0.24$) of companions. In this case, however, whether social information coincides or not with the position of the green dot was not retained as a remaining predictor of the best-fit model. This is because in the no personal information condition the green dot provided no information and so the social information could never contradict the personal information. The persuasiveness of social information for birds with no personal information increased with the number of companions (interaction between number and activity of companions: $z= -2.47$, $p=0.01$) (Fig. 4.4).

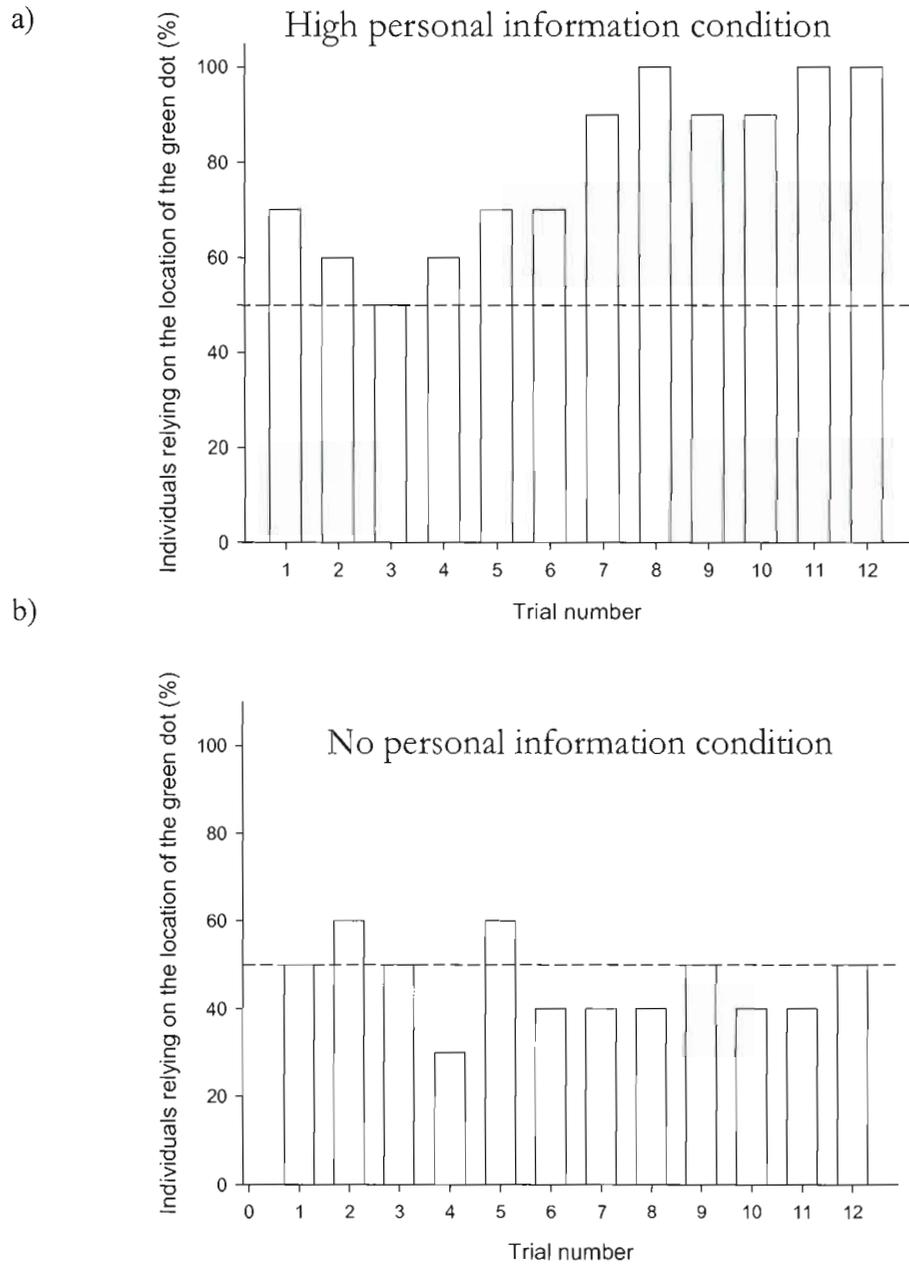


Figure 4.2: Proportion of focal birds relying on the green dot position to choose which feeder to exploit when previous training is such that the dot a) predicts the location of the fast feeder (N=10; high personal information condition), and b) fails to predict the location of the fast feeder (N=10; no personal information condition).

High personal information condition

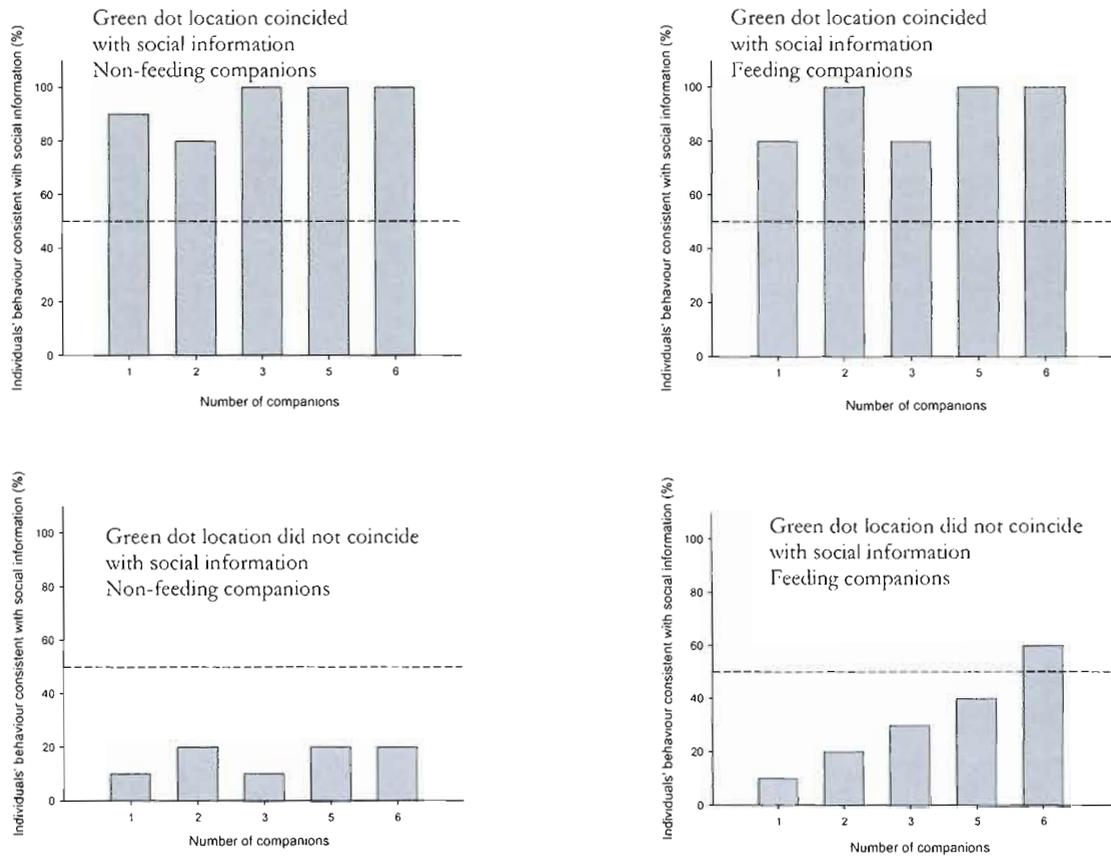


Figure 4.3: Proportion of focal birds (N=10) for which prior training was such that the green dot provided a strong predictor of the location of the fast feeder that relied on social information to choose their feeder, expressed according to the number and the behaviour of virtual companions and whether the social information coincided or not with the location of the green dot.

No personal information condition

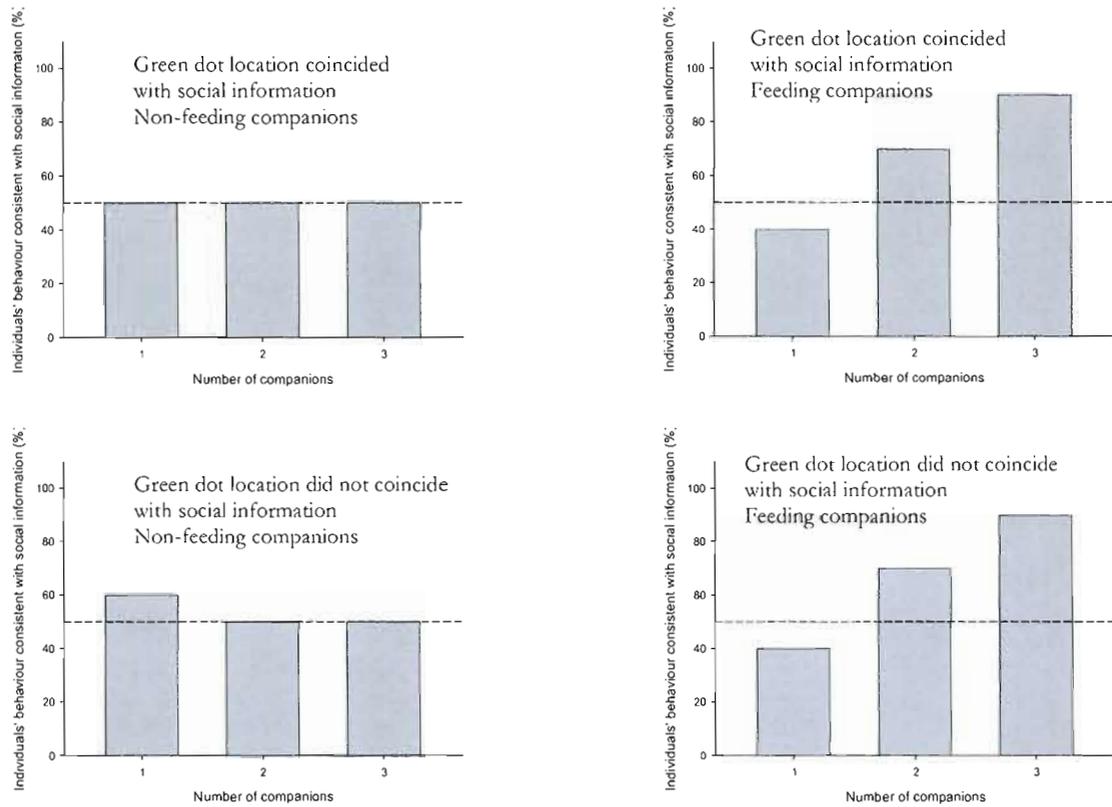


Figure 4.4: Proportion of focal birds (N=10) for which prior training was such that the dot failed to predict the location of the fast feeder that relied on social information to choose their feeder, expressed according to the number and the behaviour of virtual companions and whether the social information coincided or not with the location of the green dot.

4.4 Discussion

We show here that birds that had prior experience with the green dot as a strong predictor of the location of the fast feeder could be induced to ignore this information and choose nonetheless to feed from the feeder their prior experience identified as a slow feeder, after having seen a sufficient number of playback companions feeding at that feeder. Our results, therefore, provide experimental evidence that nutmeg mannikins will tend to disregard their personal information when social information is sufficiently convincing. Birds relied on social information more when the green dot failed to predict the location of the fast feeder.

It is not too surprising that birds with no personal information on feeder differences relied heavily on social information. Such a result confirms earlier findings obtained in fish (Kendal, Coolen and Laland, 2004; Kendal *et al.*, 2005). However, the fact that birds chose what they had learned to expect to be the slow feeder after having been exposed to persuasive social information provides the first experimental evidence within non-human animals that is consistent with the propagation of informational cascades observed in human crowds (Bikhchandani, Hirshleifer and Welch, 1998). The result shows that under some conditions socially acquired information can be sufficient to outweigh personal information. Obviously, it remains to be seen whether birds would continue to reduce the weight of their personal information after having experienced that by following others they had chosen the wrong feeder. Our results, nonetheless, challenge the suggestion that high reliability of prior personal information can insulate individuals from the use of social information (Valone and Giraldeau, 1993; Templeton and Giraldeau, 1996; Templeton, 1998).

Valone and Giraldeau (1993) found that when budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) fed in groups they did not rely on social information but mostly used

personal patch-sample information, combined with prior knowledge of food distribution to assess the quality of a currently exploited patch. Unlike budgies, nutmeg mannikins were able to combine prior knowledge about food location with information obtained from the observation of companions' behaviour and number when deciding which feeder to exploit. Our study differs from the experiments involving budgies in that our apparatus prevented birds from collecting patch-sample information thus forcing them to rely exclusively on past personal and social information. Thus, our results suggest that when animals cannot collect information through patch sampling they will rely on social information about current conditions to decrease uncertainty.

Our experimental set-up provided a control for conspecific attraction given that no virtual birds were present during the choice phase. That conspecific attraction did not contribute to the subject's choice is highlighted by the fact that we found that when virtual companions were not feeding, focal birds without any prior knowledge about food location were not influenced by the earlier exposure to companions. This adds support to the conclusion that birds relied on social information when they chose to forage at the patch where they had previously seen companions feeding. Learning socially can be efficient when it facilitates the diffusion of correct information at low cost within groups. But if it can override personal information it could also lead to the establishment of informational cascades that, once started, prevent further accumulation of new information within the group. Informational cascades are more likely when personal information acquired by sampling remains ambiguous (Hirshleifer, 1995; Bikhchandani, Hirshleifer and Welch, 1998). It would be unlikely for the high personal information birds to be tricked repeatedly by incorrect social information given that in our experiment personal sample information was quite unambiguous; once sampled, the feeder was unambiguously fast or slow. As a result our situation is unlikely to produce a long lasting erroneous informational cascade. However, birds that had no prior knowledge of the existence of two discrete feeder

qualities would be more prone to copy others and perhaps engage in informational cascades, some correct and some incorrect. We have shown that even birds with personal knowledge about the existence of discrete patch qualities can be induced to disregard this experience when provided with persuasive social information.

In addition, Giraldeau, Valone and Templeton (2002) have expressed the argument that animals should rely more on social cues rather than on just the companions' behaviours because the former are more informative about the true state of the environment than the behaviour. Coolen *et al.* (2005) have experimentally shown that more nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) preferentially relied on public information, i.e. the information obtained by the observation of the performance of others that reveals about the quality of the resource (Valone, 1989; Danchin *et al.*, 2004) when it is available, than social information, arguing that public information use should avoid informational cascades formation.

We should now turn to exploring the formation of informational cascades using naïve individuals faced with the task of learning to associate a partially ambiguous cue signalling patch quality, when exposed to video-playbacks of social companions that are already engaged in a cascade. We predict that learning in such a case would be difficult as the naïve bird would be increasingly likely to join the cascade as the persuasiveness of the social information increases.

CONCLUSION

Le chapitre I présente la première validation de la technique de repasse d'images vidéos dans un contexte d'approvisionnement social chez une espèce aviaire grégaire. Il a tout d'abord été montré que les capucins damiers expriment les réponses comportementales conformes à l'effet de la taille du groupe. Les résultats présentés dans le chapitre I appuient les conclusions d'une étude antérieure menée par Beauchamp et Livoreil (1997) montrant que des capucins damiers, s'alimentant dans une volière expérimentale, réduisaient le temps alloué à la vigilance et manipulaient les graines de millet plus rapidement une fois placés dans des groupes de grande taille. Dans l'expérience décrite dans le chapitre I, si les capucins damiers expriment l'effet de la taille du groupe dans son intégralité, des réponses comportementales similaires, tant qualitativement que quantitativement, ont été observées lorsque la taille de groupes composés de compagnons simulés augmentait. Quelque soit la nature des compagnons, les oiseaux focaux réduisent leur effort individuel de vigilance et augmentent leur taux d'alimentation. La similarité des patrons de vigilance et d'approvisionnement observée dans les deux conditions expérimentales nous permet de statuer sur l'efficacité de la méthode de repasse de séquences vidéos à simuler des groupes dans un contexte d'approvisionnement social. Toutefois, la validation de cette technique a nécessité l'emploi d'une approche expérimentale tenant compte des limitations de cette technique comme, par exemple, l'absence d'interaction entre des compagnons simulés et la ressource; ou encore la bi-dimensionnalité des images vidéos. Plusieurs études où la compétition a été simulée corroborent nos résultats en montrant que la présence de compétiteurs dans une parcelle, diminuant la quantité de nourriture disponible, n'est pas indispensable pour provoquer des réponses comportementales en lien avec la compétition pour la

ressource (McQuoid et Galef, 1993; Grand et Dill, 1999; Gauvin et Giraldeau, 2004). Lorsque la technique de repasse d'images vidéos est utilisée afin de simuler des groupes de compagnons, il faut considérer l'inefficacité des images vidéos à retransmettre l'information concernant la profondeur. Un animal, observant une séquence vidéo, ne sera pas en mesure d'estimer visuellement la distance entre un ou plusieurs individus et une caractéristique de l'environnement. Ceci est particulièrement vrai lorsque les animaux ont été filmés en étant libres de mouvement dans un espace tridimensionnel alors que les vidéos ne pourront retransmettre de l'information uniquement qu'en deux dimensions (Zeil, 2000). La bi-dimensionnalité des images entraînera que des individus filmés à des distances différentes de la caméra seront considérés, par les observateurs, comme des individus de tailles différentes, ce qui peut affecter la perception de leur habileté compétitive. Ce problème a été amoindri par l'utilisation, dans nos expériences, de mangeoires obligeant les compagnons à s'alimenter dans un même plan faisant face à la caméra.

Lors de nos expériences utilisant la technique de repasse, les séquences vidéos diffusées n'incluaient pas de signaux acoustiques. Malgré le fait qu'aucune différence significative n'ait été reportée entre les deux conditions expérimentales, à savoir lors de la présentation de groupes composés de compagnons réels ou simulés, l'absence d'information sonore peut affecter l'efficacité de cette technique dans d'autres contextes sociaux. S'il a été montré que seules des séquences vidéos silencieuses de femelles diamant mandarins pouvaient induire des comportements de cour de la part de mâles observant ces séquences, l'addition du son aux vidéos augmentait l'intensité des réponses de la part des mâles (Galoch et Bischof, 2007). Cependant, seuls des stimuli sonores se révélaient insuffisants pour déclencher des comportements de cour. S'il apparaît qu'inclure plusieurs modalités lors d'expériences utilisant la technique de repasse permet d'en augmenter l'efficacité (Evans et Marler, 1992), un synchronisme parfait des différentes modalités présentées est cependant nécessaire. Narins, Hodl et Grabul (2003) ont construit un modèle électromécanique simulant la

morphologie et certains comportements spécifiques dont le gonflement du sac vocal de mâles adobates (*Epipedobates femoralis*), un amphibien de la famille des Dendrobatidés dont les mâles défendent un territoire. Ils ont montré que le modèle ne déclenchait aucune réponse agressive de la part d'autres mâles lorsqu'il était introduit dans leur territoire, et ce tant que le gonflement de son sac vocal n'était pas parfaitement synchrone avec les vocalisations diffusées.

Il est également important lors de l'utilisation de la technique de repasse d'images vidéos, ou lors de sa validation dans d'autres situations sociales, d'être en mesure d'identifier et de résoudre tout problème émanant d'une éventuelle pseudoréplication; à savoir si le design expérimental employé a le pouvoir statistique nécessaire pour répondre de manière appropriée à la question posée (McGregor, 2000). Stuart Hurlbert (1984) définit la pseudoréplication comme l'utilisation de statistiques inférentielles dans le but de tester des effets de différents traitements à partir des données obtenues lors d'expériences où les traitements ne sont pas répliqués ou que les répliques ne sont pas statistiquement indépendants. Ce problème de pseudoréplication a été montré dans de nombreuses études où la technique de repasse de séquences sonores ou vidéos, avait été employée. Lorsqu'une seule séquence est utilisée par traitement expérimental (par exemple une vidéo par taille de groupe), il devient impossible de statuer que d'éventuelles différences de réponses comportementales entre les traitements puissent provenir des différences entre les stimuli diffusés (taille du groupe) ou alors que les observateurs répondent à d'autres particularités des séquences vidéos comme des différences de luminosité, ou de la composition précise d'un groupe. McGregor (2000) préconise alors l'emploi de plusieurs exemplaires de chaque stimulus qui seront diffusés aléatoirement lors d'une expérience afin de s'assurer que les seules différences entre plusieurs traitements proviennent des stimuli présentés et non de caractéristiques propres à une seule séquence vidéo. Il est généralement admis que lorsque les stimuli présentés sont issus de manipulation de séquences vidéos (comme cela était le cas dans le chapitre II avec

l'édition de compagnons dont les phases de vigilance ont été supprimées ou dans le cas d'animations digitales), il ne devient pas nécessaire de répliquer ces stimuli, car les nouvelles vidéos devraient être construites de manière à réduire les chances que des particularités propres des séquences vidéos puissent déclencher les réponses comportementales de la part d'observateurs. Cependant, cela ne permettra pas d'éviter le problème de pseudoréplication, car les traitements ne seront toujours pas répétés sur plusieurs unités d'expérimentation. Il est également nécessaire, dans le cas d'expériences utilisant des repasses vidéos à partir de séquences manipulées par un expérimentateur, de créer plusieurs exemplaires de chaque stimulus à diffuser aléatoirement. De plus, dans un contexte social, la composition du groupe peut influencer les réponses d'un observateur (Ranta, Peuhkuri et Laurila, 1994). Il est également important de s'assurer que les séquences vidéos pour une condition expérimentale donnée (comme pour une taille de groupe donnée) présentent des groupes constitués d'individus différents. Dans notre expérience, les individus utilisés pour former les groupes de compagnons étaient choisis aléatoirement avant de filmer une séquence. De ce fait, tous les exemplaires pour une taille de groupe ne différaient uniquement que par l'identité des individus composant le groupe.

En démontrant l'efficacité de cette technique à simuler des groupes d'individus, il est désormais envisageable de tester la validité de cette technique dans différents contextes comme, par exemple, pour explorer des questions de choix de partenaires sexuels lorsque plusieurs mâles sont présentés à la fois ou lorsque ces mâles expriment des comportements de cour d'intensités différentes. Si l'intérêt principal de l'utilisation de la technique de repasse d'images vidéos est d'offrir un contrôle accru des stimuli visuels diffusés ainsi que la possibilité de manipuler ces stimuli, de nouvelles techniques ont été récemment développées afin de s'assurer que les séquences vidéos conservaient des caractéristiques réalistes. Des outils, tel que le logiciel *Analysis of Image Motion* (Peters, Clifford et Evans, 2002), permettent désormais de quantifier des changements dans la perception de différentes

caractéristiques de mouvements de comportements telles que la vitesse et la vélocité. Ce logiciel peut être utilisé pour comparer des patrons comportementaux diffusés via des animations digitales ou par le biais de séquences vidéos modifiées par un expérimentateur dans le but de s'assurer que de telles séquences conservent néanmoins des caractéristiques réalistes de mouvement. L'efficacité de ce logiciel a été récemment démontrée lors d'une étude menée par Woo et Rieucau (2008). Dans cette étude, la vélocité et la vitesse de réponses comportementales spécifiques d'alerte, de soumission ou d'agressivité simulées par des animations digitales générées par ordinateur d'amphibolurus (*Amphibolurus muricatus*), une espèce de lézard originaire d'Australie, ont pu être comparées aux comportements naturels des lézards filmés au préalable. Être en mesure de reproduire efficacement des stimuli naturels lors d'expériences de repasse vidéos s'avère crucial afin d'interpréter adéquatement les réponses comportementales induites par ces stimuli.

Les résultats présentés dans le chapitre **II** démontrent que l'apparition de l'effet de la taille du groupe chez le capucin damier est attribuable à la compétition pour la ressource alimentaire. Dans l'expérience décrite dans ce chapitre, l'efficacité alimentaire des compagnons a été modifiée sans changer la taille du groupe. Pour ce faire, des séquences vidéos de conspécifiques s'alimentant sans jamais être vigilants ou de conspécifiques toujours vigilants, mais jamais engagés dans l'alimentation, ont été créées en utilisant un logiciel d'édition d'images vidéos. Nos résultats montrent que l'apparition, dans son intégralité, de l'effet de la taille du groupe nécessite que les compagnons soient vus en train de s'alimenter. De plus, en présence de compagnons non vigilants dont la fréquence de picorement est plus élevée, les capucins damiers augmentent drastiquement leur vitesse d'alimentation au détriment de leur effort individuel de vigilance. Dans cette situation, les oiseaux focaux atteignent rapidement des taux d'approvisionnement ainsi qu'une vitesse de manipulation des graines maximum au-dessus desquels la digestibilité alimentaire en serait possiblement affectée. De tels résultats permettent de faire la lumière sur les coûts imposés par la

compétition par exploitation s'opérant lorsque des oiseaux granivores s'alimentent en groupe, et ce même lorsque celle-ci est simulée.

Ces résultats suggèrent également que les capucins damiers s'ajustent non seulement au nombre d'individus présents dans le groupe mais aussi à leurs comportements. Cet ajustement implique que les individus puissent obtenir de l'information concernant le niveau d'approvisionnement et de vigilance de leurs compagnons. Chez les espèces qui obtiennent essentiellement de l'information concernant le milieu grâce à leur système visuel, une fraction de la vigilance semble être dédiée à l'observation des comportements des autres membres du groupe. Il a été établi que différents types d'information peuvent être obtenus visuellement (Catterall, Elgar et Kikkawa, 1992). En observant leurs compagnons, les animaux peuvent obtenir de l'information concernant le risque de prédation, la localisation ou la qualité d'une ressource (Fernandez-Juricic, Smith et Kacelnik, 2005).

La plupart des modèles théoriques développés à ce jour tentant d'expliquer la diminution de la vigilance lorsque les individus se regroupent ne tiennent pas compte de cette fraction de la vigilance dédiée à l'acquisition d'information sociale. La plupart des études se sont concentrées sur l'analyse de l'effet du risque de prédation sur les comportements de vigilance (par exemple Bednekoff et Lima, 1998); mais peu d'intérêt a été dédié à l'étude du rôle de la vigilance dirigée vers les congénères. Plusieurs études ont montré que dans des groupes d'oiseaux, les individus observent le comportement de leurs congénères lorsqu'ils s'alimentent dans une parcelle d'alimentation (Bekoff, 1996; Templeton et Giraldeau, 1996; Fernandez-Juricic, Siller et Kacelnik, 2004). Une augmentation de la vigilance dirigée vers les autres membres du groupe a été montrée chez des gros-becs errants (*Coccothraustes vespertinus*) qui devaient s'alimenter dans une mangeoire expérimentale les obligeant à se positionner côte à côte. Fernandez-Juricic, Siller et Kacelnik (2004) ont mis en évidence un effet de la densité du groupe sur la vigilance en montrant que plus la

distance entre les membres d'un groupe d'étourneaux sansonnet augmentait, plus le temps passé dans une position de vigilance la tête orientée vers les compagnons augmentait également. Cependant, si les taux d'alimentation augmentaient lorsque les compagnons étaient proches, leur efficacité à chercher de la nourriture dans une position tête dirigée vers le sol diminuait avec la densité du groupe. Ceci peut être expliqué par l'augmentation du temps investi dans l'observation des congénères lorsque la distance entre les membres du groupe est plus grande. Par conséquent, la présence de compagnons peut affecter la performance d'individus s'approvisionnant dans une parcelle positivement du fait d'utilisation d'information sociale (Templeton et Giraldeau, 1995; 1996) ou négativement du fait de la compétition pour la ressource (Sutherland, 1996), du kleptoparasitisme (Coolen, Giraldeau et Lavoie, 2001) ou d'interactions agonistiques.

De nouvelles approches, tant empiriques que théoriques, sont donc nécessaires afin de pouvoir clairement distinguer entre les différentes finalités de la vigilance, à savoir pour détecter un prédateur ou un compagnon l'ayant repéré ou pour évaluer l'efficacité alimentaire des autres membres du groupe. Les hypothèses généralement émises concernant la vigilance anti-prédateur ou pour l'acquisition d'information sociale font des prédictions différentes à propos de la direction de l'attention visuelle des individus s'approvisionnant en groupe (Coolen, Giraldeau et Lavoie, 2001; Lima et Bednekoff, 1999). En effet, les individus scrutant l'environnement pour détecter un prédateur doivent porter leur attention vers l'extérieur du groupe alors que l'acquisition d'information sociale nécessite que les individus orientent leur regard vers le centre du groupe. Il devient donc important de considérer l'orientation de l'attention visuelle, ainsi que la configuration du champ visuel, afin de déterminer la fonction des comportements de vigilance (Fernandez-Juricic, Erichsen et Kacelnik, 2004). Seul le temps passé dans une posture tête-haute ne permet pas de nous informer sur la fonction de la vigilance. En limitant l'acquisition d'information sociale dans une position tête-basse tout en changeant la taille des groupes, il serait

possible de quantifier la fraction de la vigilance dédiée à la détection des prédateurs. En utilisant un dispositif semblable à ceux utilisés dans les chapitres **I**, **II** et **III**, où la boîte expérimentale serait placée dans une position surélevée par rapport à l'écran, les oiseaux focaux seraient forcés à observer leurs compagnons avec leur tête dirigée vers le bas. De ce fait, nous pourrions nous assurer que la fraction du temps passé dans une position tête-haute aura simplement une vocation de vigilance anti-prédateur. Il serait donc possible de formuler des hypothèses, pouvant être empiriquement testées, concernant les variations de la vigilance sociale en fonction de la taille du groupe.

Dans le chapitre **I**, une augmentation de la fréquence de vigilance a été reportée lorsque la taille des groupes augmentait, et ce malgré une diminution de la durée des phases de vigilance. Ce résultat supporte ceux de Fernandez-Juricic, Siller et Kacelnik (2004). Il est généralement admis qu'une diminution de la durée des intervalles entre deux phases de vigilance permet d'augmenter l'efficacité de détection d'une menace; réduisant ainsi l'effet de surprise d'une attaque (Hart et Lendrem, 1984). Des phases de vigilance plus longues pourraient également permettre l'acquisition d'information concernant les activités des autres membres du groupe. Ceci a été montré dans le chapitre **II** où des phases de vigilance plus longues ont été reportées lorsque les capucins damiers s'alimentaient avec un seul compagnon. Dans cette situation, les oiseaux passent plus de temps à observer leur compagnon afin d'ajuster leurs comportements et diminuent leur vitesse d'alimentation (coûts auto-imposés: Valone, 1993; Gauvin et Giraldeau, 2004). Par conséquent, il s'avère incorrect de ne considérer que la fonction anti-prédatrice pour expliquer les changements observés lorsque les animaux s'alimentent dans des groupes dont la taille varie. L'absence d'effet de la taille du groupe pourrait suggérer que les animaux ne diminuent pas leur effort individuel de vigilance ou bien que cette diminution est contrebalancée par une augmentation de la vigilance des compagnons lorsque la taille des groupes augmente (Caterall, Elgar et Kikkawa, 1992; Valone et Wheelbargen, 1998).

Dans des situations d'approvisionnement social, le compromis entre les différentes fonctions de la vigilance devient alors important à explorer. Il est généralement admis que la contribution en sécurité que procure la détection collective varie en fonction de la taille du groupe. En effet, Dehn (1990) a montré que dans des groupes de grandes tailles, cette contribution était moindre comparée à celle de l'effet de dilution du risque de prédation. Par conséquent, l'interprétation de toute diminution de vigilance nécessite que l'on puisse distinguer entre ses deux principales fonctions. De nouvelles études, intégrant les mécanismes proximaux et les explications ultimes, devraient être entreprises afin de faire la lumière sur la signification écologique de la vigilance dans un contexte d'approvisionnement social.

Dans le chapitre **III**, il a été montré que les individus exprimaient des niveaux de vigilance et d'efficacité alimentaire différents, mais stables par rapport aux autres oiseaux focaux. Ceci démontre la présence d'une forte constance comportementale dans l'expression des réponses comportementales induites par une augmentation de la taille du groupe. Malgré de telles différences interindividuelles, il a été également mis en évidence que les capucins damiers focaux exprimaient tous les mêmes niveaux de plasticité comportementale en réponse à des changements de taille de groupe. En comparant la force des deux mécanismes, nos résultats suggèrent qu'une forte plasticité comportementale semble être favorisée dans un contexte d'approvisionnement social. Nos résultats défont ceux obtenus par Briffa, Rundle et Fryer (2008) qui ont montré que si des pagures solitaires exprimaient des niveaux élevés de constance comportementale lors de réponses d'enfouissement en fonction du niveau du risque de prédation, leur plasticité comportementale était, quant à elle, limitée. Dans ce contexte particulier, les décapodes n'encourraient seulement que des coûts induits par le risque de prédation. Dans une situation d'approvisionnement social, un coût supplémentaire apparaît: la compétition pour la nourriture. Les fourrageurs devront alors ajuster leurs comportements au nombre et à l'efficacité de leurs compétiteurs pour maximiser leur part de la ressource. La plasticité

comportementale devient alors un prix à payer pour répondre adéquatement à des changements de pression de compétition par exploitation lorsque le nombre de compétiteurs change.

Un système où les animaux peuvent se rallier à la détection collective peut être sujet à l'apparition d'individus « tricheurs » qui bénéficieront de la sécurité émanant du groupe sans contribuer à l'effort collectif de vigilance (McNamara et Houston, 1992). De tels individus pourront alors réinvestir le temps épargné en vigilance anti-prédateur dans d'autres activités ayant pour but d'augmenter leur aptitude (Pulliam, Pyke et Caraco, 1982). Si ces individus semblent tirer bénéfices à utiliser l'effort de vigilance de leurs compagnons, leurs gains en sécurité vont dépendre du nombre d'individus utilisant cette tactique. En effet, plus le nombre de « tricheurs » dans un groupe est élevé, moins le nombre d'individus susceptibles de détecter un prédateur est grand. Les gains en sécurité sont donc dépendants de la fréquence des individus utilisant l'effort de vigilance des autres membres du groupe. Cette situation est en tout point comparable au jeu producteur-chapardeur (Barnard et Sibly, 1981; Giraldeau et Caraco, 2000), où certains individus, les chapardeurs, vont joindre et exploiter les découvertes alimentaires de producteurs. Les gains associés à une tactique sont dépendants de la fréquence d'occurrence de cette tactique dans une population (Parker, 1984) et l'aptitude des individus sera alors dépendante des actions prises par les autres membres de la population. Rieucou et Martin (2008) ont montré que ceci peut avoir lieu au sein de groupes de mouflons (*Ovis canadensis*) où des femelles sans agneaux profitent de l'effort supplémentaire investi dans la détection anti-prédateur de la part de femelles allaitantes afin de maximiser la survie de leurs jeunes et vont pouvoir, de ce fait, diminuer leur effort de détection.

Les résultats présentés dans le chapitre **III** ne semblent pas déceler une telle fréquence-dépendance. En effet, tous les oiseaux participent de manière équivalente à l'effet de la taille du groupe, car ils montrent tous un niveau similaire de plasticité

comportementale. Une explication possible peut résider dans le fait que dans un contexte d'approvisionnement social, les individus payent un coût supplémentaire émanant du compromis vigilance/compétition pour la ressource. En effet, les résultats présentés dans le chapitre **II** indiquent que lorsqu'ils sont en présence d'individus s'alimentant sans jamais être vigilants, une situation identique à un groupe composé de « tricheurs » ou de chapardeurs, les oiseaux focaux répondent en diminuant eux aussi leur effort individuel de vigilance et en augmentant la vitesse à laquelle ils s'alimentent.

Un modèle théorique récemment développé par Wolf, van Doorn et Weissing (2008) prédit que, dans une population, la fréquence-dépendance des gains de deux tactiques différentes peut favoriser la coexistence d'individus exprimant une plasticité comportementale forte et d'individus dont la plasticité serait limitée. Ici encore, nos résultats empiriques ne supportent pas les prédictions émises par ce modèle, car tous les capucins damiers ajustaient leurs comportements d'approvisionnement et de vigilance de manière équivalente en réponse à des changements de taille du groupe.

L'expérience décrite dans le chapitre **IV** est la première démonstration empirique que des animaux peuvent outrepasser une information personnelle dont la fiabilité est élevée lorsque de l'information sociale suffisamment persuasive est présentée. Dans cette étude, nous avons montré que des capucins damiers entraînés à associer la présence d'un indice coloré à la localisation d'une parcelle de nourriture de bonne qualité peuvent ignorer leur information personnelle, choisissant alors de s'alimenter dans une parcelle de moins bonne qualité s'ils y voient un nombre élevé de conspécifiques activement engagés dans l'alimentation. Lorsqu'ils ne peuvent déterminer personnellement la qualité des parcelles avant de s'y poser, les capucins damiers vont copier les décisions de leurs compagnons et ils seront plus sujets à suivre des décisions incorrectes. Dans un premier temps, nos résultats supportent ceux de Laland et Williams (1998), montrant qu'une information mal adaptée peut

être transmise au sein d'un groupe d'individus. Cependant, à ce jour, il est généralement admis que lorsque de l'information personnelle fiable concernant l'environnement peut être acquise à faibles coûts, les animaux devraient en faire préférentiellement usage, et ce même lorsque l'information sociale contredit l'information personnelle (Van Bergen, Coolen et Laland, 2004). De nombreuses études ont montré que des poissons, des oiseaux et des mammifères avaient la capacité d'évaluer la profitabilité de leur information personnelle par rapport à l'information sociale. D'après Galef (1995), les animaux devraient être en mesure d'utiliser l'information sociale de manière relative, en étant capable de discriminer entre les situations où il est devenu avantageux de suivre ou non les décisions des autres membres du groupe. Par conséquent les animaux devraient pouvoir déterminer quand, qui et quoi copier (Laland, 2004). La plupart des études explorant les circonstances dans lesquelles les individus utilisent l'information sociale considèrent que lorsque les deux types d'information ont le même poids décisionnel, seuls les coûts d'acquisition devraient être responsables de l'usage préférentiel d'un type d'information (Valone et Giraldeau, 1993; Templeton et Giraldeau, 1995; Kendal, Coolen and Laland, 2004; van Bergen, Coolen et Laland, 2004). Notre étude est la première à montrer l'effet que peut jouer la force de l'information sociale dans la propension des individus à se rallier à ce type d'information. Dans notre expérience, l'acquisition d'information personnelle était peu coûteuse et, lorsque les individus pouvaient en collecter, ce type d'information était parfaitement fiable. Cependant, nos résultats indiquent que lorsque l'information sociale devient suffisamment persuasive, les individus tendent à se conformer aux décisions de leurs compagnons même si ce type d'information contredit leur expérience personnelle. Nous avons montré que cet effet est toutefois plus grand pour des individus ne pouvant associer la position de l'indice coloré à la mangeoire de bonne qualité. Ces derniers utilisent préférentiellement l'information sociale pour décider dans laquelle des deux mangeoires se poser. Ce résultat appuie ceux de Templeton et Giraldeau (1996) et de Van Bergen, Coolen et Laland (2004), montrant que les animaux se

rallieront plus à l'information sociale lorsque la collecte d'information personnelle est soit difficile ou coûteuse soit lorsque les individus estiment qu'elle est peu fiable. Comme Giraldeau, Valone et Templeton (2002) l'ont suggéré, utiliser l'information obtenue à partir de l'observation des décisions de compagnons n'est pas toujours une stratégie profitable. Nous avons montré empiriquement, en créant des situations où les deux types d'information se contredisaient, que ceci était en effet possible. L'utilisation d'information sociale aura pour conséquence d'imposer des coûts en termes d'aptitude si cette dernière est incorrecte. Il est généralement admis que se conformer aux décisions des compagnons permet d'éviter de s'engager dans l'échantillonnage coûteux de l'environnement. De même, il est attendu que de l'information personnelle fiable peut éviter de se conformer à des décisions incorrectes prises par le reste du groupe. Les résultats de l'expérience décrite dans le chapitre **IV** ne vont pas dans ce sens. Nous montrons ici que des oiseaux sociaux peuvent s'engager dans ce qui peut être décrit comme les premiers événements d'une cascade d'information et ce, même lorsqu'ils ont accès à une information personnelle fiable. Si ces phénomènes de cascades ont été décrits chez des humains et présentés théoriquement chez des espèces animales, notre étude constitue la première évidence empirique montrant que les premiers événements d'une cascade d'information peuvent apparaître chez des animaux qui s'alimentent en groupe.

Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992) ont montré qu'une cascade d'information se formerait plus rapidement si les individus avaient des indices privés peu fiables. De plus, leur approche mathématique fait la prédiction que plus le signal social est fort, plus la probabilité que des individus soient engagés dans une cascade est grande (Fig. C.1). Par conséquent, une cascade d'information, basée sur une information inexacte, aura d'autant plus de chances de se former si le signal social est fort ou persuasif. Les capucins damiers testés lors de notre expérience semblent se comporter en accord avec les prédictions du modèle de Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992). Dans la condition où les oiseaux ne pouvaient acquérir de

l'information personnelle, ils se conformaient plus rapidement aux décisions du groupe et étaient plus à même de suivre des décisions erronées. Les oiseaux possédant une information personnelle fiable ne se conformaient aux décisions du groupe que si l'information sociale devenait suffisamment forte.

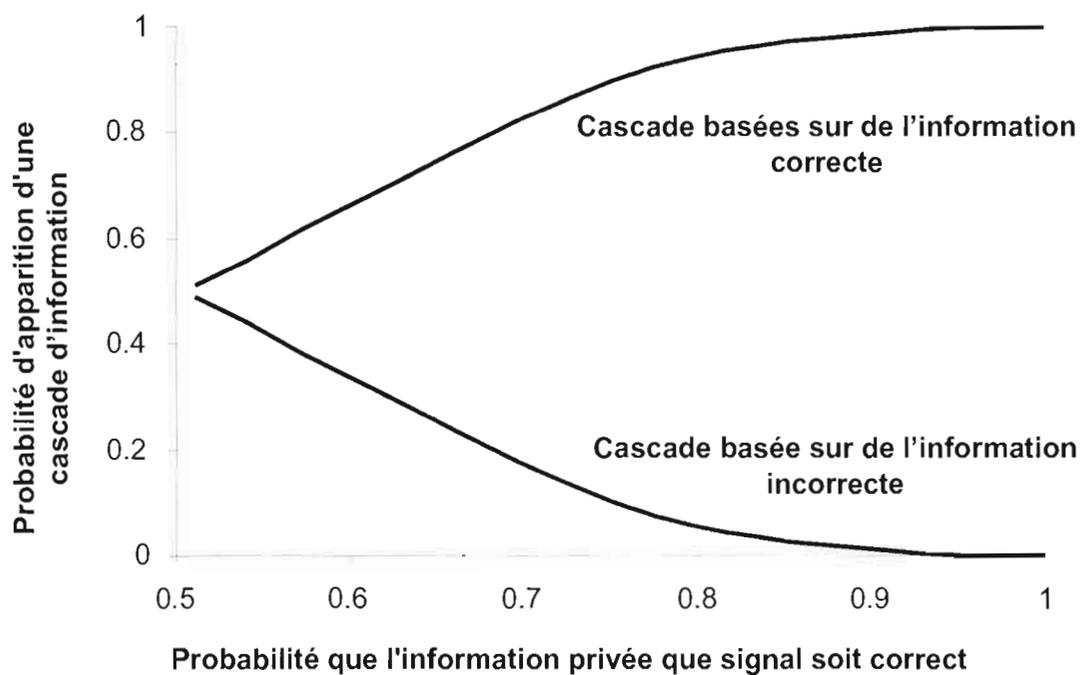


Figure C.1: Probabilités de formation de phénomènes de cascades d'information (correctes et incorrectes) en fonction que la probabilité que le signal soit correct. (modifié de Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1998)

Nous encourageons la poursuite de l'exploration de ces phénomènes de cascades d'informations dans d'autres situations sociales. Ces derniers pourraient en effet expliquer les vols de fuite de volées d'oiseaux ou encore l'acceptation de nouvelles sources de nourriture. En effet, Giraldeau, Valone et Templeton (2002) ont suggéré que l'envol d'un groupe d'oiseaux pouvait résulter de phénomènes de conformité comportementale comme les cascades d'information, où seuls quelques individus (voire un seul) prenant la décision de s'envoler à partir de leurs indices personnels (la présence d'une menace ou une diminution de la profitabilité de la parcelle) peuvent provoquer le départ de toute la volée; les individus subséquents ne se conformant par la suite qu'aux décisions des prédécesseurs car ils infèrent l'imminence d'une attaque. Cette chaîne de conformité peut engendrer l'envol de tout un groupe même si le départ des premiers oiseaux n'est pas causé par la présence de prédateurs. Ces vols de fuite erronés sont énergétiquement coûteux et réduisent le temps que les animaux peuvent investir dans l'alimentation. Beauchamp et Ruxton (2007) ont montré, en développant une approche théorique, que de tels vols de fuite erronés sont plus probables lorsque la taille du groupe est grande. De plus, la probabilité qu'un individu décide de suivre les décisions de ses compagnons est plus élevée en réponse à des départs multiples qu'après le départ d'un seul individu. Se conformer aux décisions de compagnons peut donc entraîner les individus à s'engager dans des cascades d'information énergétiquement coûteuses. Tel que suggéré par Giraldeau, Valone et Templeton (2002), l'observation des indices sur lesquels les prédécesseurs ont basé leurs décisions permettraient de réduire les chances de formation d'une cascade. Ceci pourrait être testé empiriquement dans un contexte d'approvisionnement social. En effet, il serait possible de reproduire l'expérience décrite dans le chapitre **IV** mais cette fois en permettant aux oiseaux focaux d'observer le contenu des parcelles où ils observent des compagnons engagés dans l'alimentation. Dès lors, ils auraient accès non seulement aux décisions mais également aux indices sur lesquels les compagnons ont basés leurs décisions. Nous

prédisons, que dans cette situation, lorsque les deux types d'information entrent en conflit, les choix incorrects de parcelles alimentaires seraient moins fréquents.

La question de la persistance d'une cascade d'information a été également soulevée dans l'article de Bikhchandani, Hirshleifer et Welch (1992) dans lequel ils suggèrent que ces phénomènes sont très fragiles à l'arrivée de toute nouvelle information. Ces auteurs expliquent également que des cascades d'information basées sur des décisions erronées ne peuvent perdurer indéfiniment, surtout lorsque la mauvaise action peut être reconnue sans ambiguïté. Nous avons montré que de l'information personnelle hautement fiable peut être ignorée si de l'information sociale dont le niveau de persuasion est élevé est présentée. Cependant, il reste encore à montrer que dans une telle situation les animaux vont continuer à suivre les décisions de leurs compagnons, surtout si l'information sociale s'est révélée être incorrecte. Nous nous attendons à ce que les individus dont l'information personnelle est fiable, après avoir été trompés, ne se rallieront, par la suite, uniquement qu'à leurs indices personnels pour choisir dans quelle mangeoire s'alimenter. De plus, une cascade peut être interrompue par l'arrivée d'une nouvelle source d'information, par exemple lorsqu'un nouvel indice concernant la qualité de la parcelle est disponible comme l'amoncellement de coquilles vides à côté de la mangeoire de bonne qualité.

Néanmoins, il est probable que des individus naïfs ou des individus ne pouvant associer l'indice à la qualité des parcelles continueront à suivre les décisions prises par le reste du groupe. Les chances que ces individus s'engagent alors dans des cascades d'information, basées sur de l'information incorrecte, tendront à augmenter. Lorsqu'une cascade d'information se forme, toute accumulation de nouvelle information est alors interrompue (Bikhchandani, Hirshleifer et Welch, 1992; 1998); les individus copieront aveuglement les comportements de leurs compagnons sans égard à leurs indices personnels. Ce qui aura pour conséquence de bloquer l'apprentissage individuel concernant les particularités de l'environnement. Ceci est

particulièrement vrai pour des individus naïfs n'ayant aucune information *a priori*. Par conséquent, une information mal adaptée pourra être transmise socialement au sein d'un groupe ou d'une population. L'utilisation d'information sociale aura donc le pouvoir d'inhiber l'apprentissage du comportement optimal dans une situation donnée. De ce fait, plus l'information sociale devient persuasive plus des individus naïfs seront enclins à s'engager dans des cascades, ce qui aura pour effet de les empêcher d'apprendre, par eux-mêmes, les caractéristiques de l'environnement dans lequel ils évoluent. La décision rationnelle sera, dans cette situation, de se conformer à l'information la plus certaine, c'est-à-dire se rallier à l'information sociale.

En montrant expérimentalement qu'une information mal adaptée, concernant des chemins de fuite, pouvait être transmise socialement dans des groupes de guppies, Laland et Williams (1998) ont suggéré qu'une telle transmission sociale pouvait éventuellement générer des traditions sous-optimales. Par la suite, des analyses théoriques ont montré qu'apprendre socialement a peu de chances d'être adapté lorsque l'environnement change rapidement (Feldman, Aoki et Kumm, 1996; Laland, 1996). Lorsque les conditions du milieu changent rapidement, l'apprentissage social ne permettra pas d'acquérir le comportement optimal. En effet, le temps mis pour acquérir socialement le comportement représentant l'optimum pour une situation donnée pourrait faire en sorte que ce comportement ne soit plus optimal si le milieu continue de fluctuer. Les individus utilisant l'information sociale ne pourront donc s'ajuster aux conditions du milieu, contrairement à des individus qui pourront actualiser leur information personnelle en interagissant directement avec l'environnement par un processus d'essais-erreurs. Des phénomènes où les individus se conforment aux décisions du reste du groupe, tels que les cascades d'information, peuvent mener, dans certaines conditions, à l'apparition de traditions sous-optimales. Cette transmission sociale de comportements, dite horizontale, entre un ou plusieurs individus et des observateurs peut également mener à une transmission cette fois

verticale si plusieurs générations se chevauchent. Dès lors, ces interactions sociales multi-générationnelles peuvent entraîner une transmission dite culturelle (Danchin, Giraldeau et Cézilly, 2005). La transmission culturelle est avant tout un processus qui implique la transmission de comportements et de traditions d'une génération à l'autre, généralement par le biais de mécanismes d'imitation (Cavalli-Sforza et Feldman, 1981, Boyd et Richerson, 1985). Il arrive que l'imitation puisse être imparfaite. Il se peut alors que les animaux fassent des erreurs d'imitation ou qu'ils soient amenés à copier des comportements qui ne se sont pas adaptés. Cependant, il est généralement admis que des si des comportements non performants sont copiés, ils auront peu de chances de se répandre d'une génération à l'autre. Les erreurs d'imitation sont généralement considérées comme une source possible de variation (à l'image des mutations génétiques) pouvant faire qu'une mauvaise copie d'un comportement, appris par un autre individu, fasse en sorte que ce comportement soit plus efficace que celui initialement copié. De ce fait, ce nouveau comportement pourra se répandre grâce à la transmission culturelle.

L'apprentissage apparaît donc comme une source intarissable d'interrogations pour les biologistes et les écologistes. L'importance de l'apprentissage social a été principalement explorée au regard des stratégies anti-prédatrices ou d'approvisionnement social. Plusieurs points restent encore à explorer comme l'éventualité qu'une information mal adaptée puisse être transmise aux autres membres d'un même groupe, ou d'une même population, mais aussi entre les générations grâce au processus de transmission culturelle. La conformité comportementale a été utilisée pour expliquer la transmission d'habilités particulières au sein de populations comme l'utilisation d'outils chez des chimpanzés (Whiten, Horner et deWaal, 2005). Plusieurs études ont montré que cette conformité peut résulter également d'une certaine pression sociale, où des individus seront plus à même de suivre des décisions prise par la majorité. Ceci a été mis en évidence lors de plusieurs études dans le domaine des sciences politiques explorant l'effet de la

majorité sur les intentions de vote de certains participants lorsque cette dernière semble en être en contradiction directe avec les faits (Asch, 2002). L'effet de la pression exercée par le groupe peut ainsi provoquer des modifications de jugements de la part de certaines personnes les poussant à se conformer à la majorité. Plus cette pression augmentait, plus la vitesse à laquelle les individus se conformaient à la majorité était grande.

Notre étude a mis en évidence la présence de situations où l'utilisation de l'information sociale peut imposer des coûts en termes d'aptitude phénotypique. Plusieurs études théoriques ont montré que l'apprentissage social n'augmente pas forcément l'aptitude (Boyd et Richerson, 1985; 1995; Giraldeau, Valone et Templeton, 2002; Laland, 2004). En effet, dans une population, les individus apprenant socialement peuvent être considérés comme vivant aux dépens de ceux apprenant par eux-mêmes, car ils vont parasiter l'information collectée ou les ressources obtenues par les autres membres du groupe. Cet apprentissage social devrait être plus avantageux dans une population lorsqu'il est rare et inversement, plus le nombre d'individus apprenant socialement augmente moins cette stratégie sera profitable (Boyd et Richerson, 1985; 1995; Giraldeau, Valone et Templeton, 2002). Dans une population, un nombre élevé d'individus apprenant socialement impliquera que les individus officiant comme source d'information seront peu nombreux affectant de ce fait la quantité et la qualité d'information disponible pour l'ensemble du groupe. Cette fréquence-dépendance fera en sorte qu'une population tendra vers un équilibre évolutivement stable où l'apprentissage social et individuel auront des gains en aptitude équivalents (Laland, 2004). Boyd et Richerson (1995) affirment que, de ce fait, l'apprentissage social ne sera pas une stratégie adaptée car elle ne permet pas d'augmenter l'aptitude moyenne des individus dans une population.

En conclusion, nous avons montré que chez une espèce d'oiseaux s'alimentant en groupe, les individus vont moduler leurs comportements en fonction non

seulement du nombre mais aussi des comportements des autres membres du groupe. Les ajustements des réponses comportementales induites par des changements de tailles du groupe ont pour but de minimiser le rapport coûts de la compétition/bénéfices en sécurité du grégarisme. De plus, nous avons mis en évidence que la force de l'information sociale peut, dans certaines conditions, pousser les individus à adopter des décisions sous-optimales. L'ensemble de notre étude s'est principalement concentré sur l'exploration des comportements d'approvisionnement en groupe chez le capucin damier. Nous avons exploré les mécanismes et les fonctions des réponses comportementales lorsque des individus s'alimentent dans des groupes de taille relativement petite. Cependant, les individus de cette espèce peuvent se regrouper par centaine, ce qui rend alors l'évaluation pour ces individus de l'activité de tous leurs compagnons et de leur nombre impossible. Dans de telles agrégations, il peut être envisagé que les animaux ne s'ajustent qu'aux comportements de leurs plus proches voisins. Dès lors, les chances de formation de cascades d'information tendront à être plus grandes. Nous croyons, que nos résultats peuvent être généralisables et qu'il est possible d'élargir nos conclusions à d'autres espèces aviaires ainsi qu'à d'autres taxons.

Nous encourageons la poursuite de l'investigation des mécanismes et des fonctions du grégarisme. Nous invitons le développement de nouvelles approches tant théoriques et qu'empiriques permettant d'intégrer des explications ultimes aux mécanismes proximaux, dans le but de déterminer les finalités de la vigilance dans un contexte d'approvisionnement social. De plus, nous espérons que nos résultats susciteront l'intérêt de la communauté scientifique en montrant que la profitabilité de l'information sociale est une caractéristique importante à prendre en considération lors de l'étude des mécanismes évolutifs du grégarisme.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrahams, M. et Kattenfeld, M. 1997. *The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 40: 169–174.
- Addressi, E. et Visalberghi, E. 2001. *Social facilitation of eating novel food in tufted capuchin monkeys (Cebus apella): input provided by group members and responses affected in the observer*. Animal Cognition, 4: 297–303.
- Adret, P. 1997. *Discrimination of video-images by zebra finches (Taeniopygia guttata): Direct evidence from song performance*. Journal of Comparative Psychology, 111: 115–125.
- Akaike, H. 1974. *A new look at statistical model identification*. IEEE Transactions on Automatic Control, 19: 716–723.
- Anderson, L. R. et Holt, C. A. 1997. *Information cascades in the laboratory*. American Economic Review, 87: 847–862.
- Andersson, M. 1982. *Female choice selects for extreme tail length in a widowbird*. Nature, 299: 818–820.
- Asch, S. E. 2002. *Effects of group pressure upon the modified and distortion of judgments*. In *Organization Influence processes* (eds. Porter, L. W., Angle, H. L. et Allen, R. W.). pp 295–303. Sharpe. London, England.
- Avery, M. L. 1994. *Finding good food and avoiding bad food: does it help to associate with experienced flock mates?* Animal Behaviour, 48: 1371–1378.
- . 1996. *Food avoidance by adult house finches, Carpodacus mexicanus, affects seed preference of offspring*. Animal Behaviour, 48: 1279–1283.
- Banerjee, A. 1992. *A simple model of herb behavior*. Quarterly Journal of Economics, 107: 797–818.

- Barbosa, A. 2002. *Does vigilance always covary negatively with group size? Effects of foraging strategy*. *Acta Ethologica*, 5: 51–55.
- Barnard, C. J. et Sibly, R. M. 1981. *Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows*. *Animal Behaviour*, 29: 543–550.
- Basolo, A. L. 1990. *Female preference for male sword length in the green swordtail*. *Animal Behaviour*, 40: 332–338.
- . et Delaney, K. J. 2001. *Male biases for male characteristics in females in *Priapella olmecae* and *Xiphophorus helleri* (Family Poeciliidae)*. *Ethology*, 107: 431–438.
- Beauchamp, G. 2008. *What is the magnitude of the group-size effect on vigilance?* *Behavioral Ecology*, 19: 1361–1368.
- . 2003. *Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms*. *Behavioural Processes*, 63: 111–121.
- . 2001. *Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches*. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 540–544.
- . et Giraldeau, L. -A. 1997. *Patch exploitation in a producer-scrounger system: test of a hypothesis using flocks of spice finches (*Lonchura punctulata*)*. *Behavioral Ecology*, 8: 54–59.
- . et Livoreil, B. 1997. *The effect of group size on vigilance and feeding rate in spice finches (*Lonchura punctulata*)*. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1526–1531.
- . et Ruxton, G. D. 2003. *Changes in vigilance with group size under scramble competition*. *American Naturalist*, 161: 672–675.
- . et Ruxton, G. D. 2007. *False alarms and the evolution of antipredator vigilance*. *Animal Behaviour*, 74: 1199–1206.
- Bednekoff, P. A. 2003. *Testing explanations of the group size effect on vigilance: let's be direct*. *Behavioural Processes*, 63: 135–136.
- . et Lima, S. L. 1998. *Randomness, chaos and confusion in the study of antipredator vigilance*. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 284–287.

- Bekoff, M. 1996. *Cognitive ethology, vigilance, information gathering, and Representation: who might know what and why?* Behavioural Processes, 35: 225–237.
- Bell, A. M., Hankison, S. J. et Laskowsk, K. L. 2009. *The repeatability of behaviour: a meta-analysis.* Animal Behaviour, 77: 771–783.
- Berger, J. 1978. *Group size, foraging and anti-predator ploys: an analysis of bighorn sheep decisions.* Behavioral Ecology and Sociobiology, 4: 91–99.
- Bertram, B. C. R. 1980. *Vigilance and group size in ostriches.* Animal Behaviour, 28: 278–286.
- Bickchandani, S., Hirshleifer, D. et Welch, I. 1992. *A theory of fads, fashion, custom, and cultural changes as informational cascades.* Journal of Political Economy, 100: 992–1026.
- ., Hirshleifer, D. et Welch, I. 1998. *Learning from the behavior of others: conformity fads and informational cascades.* Journal of Economical Perspectives, 12: 151–170.
- Bird, C. D. et Emery, N. J. 2008. *Using video playback to investigate the social preferences of rooks, Corvus frugilegus.* Animal Behaviour, 76: 679–687.
- Bischoff, R. J., Gould, J. L. et Rubenstein, D. I. 1985. *Tail size and female choice in the guppy (Poecilia reticulata).* Behavioral Ecology and Sociobiology, 17: 253–255.
- Blumstein, D. T. et Daniel, J. C. 2004. *Yellow-bellied marmots discriminate between alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles.* Animal Behaviour, 68: 1257–1265.
- Boulinier, T. et Danchin, E. 1997. *The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species.* Evolutionary Ecology, 11: 505–517.
- Bolyard, K. J. et Rowland, W. J. 1996. *Context-dependent response to red coloration in stickleback.* Animal Behaviour, 52: 923–927.
- Briffa, M., Rundle, S. D. et Fryer, A. 2008. *Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab Pagurus bernhardus.* Proceedings of the Royal Society of London B, 275: 1305–1311.

- Boyd, R. et Richerson, P. J. 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- . et Richerson, P. J. 1995. *Why does culture increase human adaptability?* *Ethology and Sociobiology*, 16: 125–143.
- Caine, N. G. et Marras, S. L. 1988. *Vigilance and social organization in two species of primates*. *Animal Behaviour*, 36 : 897–904.
- Caro, T. 2005. *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago University Press.
- Catterall, C. P., Elgar, M. A. et Kikkawa, J. 1992. *Vigilance does not covary with group size in an island population of silvereyes (Zosterops lateralis)*. *Behavioral Ecology*, 3: 207–210.
- Cavalli-Sforza, L. et Feldman, M. W. 1981. *Cultural transmission and evolution: a quantitative approach*. Princeton University Press. 388 p.
- Chen, D. M. et Goldsmith, T. H. 1986. *Four spectral classes of cones in the retinas of birds*. *Journal of Comparative Physiology A*, 159: 473–479.
- Clark, A. B. et Ehlinger, T. J. 1987. *Pattern and adaptation in individual behavioral differences*. In: *Perspectives in ethology* (eds Bateson, P. P. G. et Klopfer, P. H.). pp. 1–47. Plenum, New York.
- Clark, C. W. et Mangel, M. 1984. *Foraging and flocking strategies: information in uncertain environments*. *American Naturalist*, 123: 626–641.
- . et Mangel, M. 1986. *The evolutionary advantages of group foraging*. *Journal of Theoretical Biology*, 30: 45–75.
- ., Macedonia, J. M. et Rosenthal, G. G. 1997. *Testing video playback to lizards in the field*. *Copeia*, 2: 421–423.
- . et Uetz, G. W. 1993. *Signal efficacy and the evolution of male dimorphism in the jumping spider *Maevia inclemens**. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90: 11954–11957.
- Clark R. W. 2006. *Fixed videography to study predation behavior of an ambush foraging snake, *Crotalus horridus**. *Copeia*, 2006: 181–187.

- . 2007. *Public information for solitary foragers: timber rattlesnakes use conspecific chemical cues to select ambush sites*. *Behavioral ecology*, 18: 487–490.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego.
- Cohen, P. S. et Looney, T. A. 1973. *Schedule-induced mirror responding in the pigeon*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 19: 395–408.
- Coolen, I. et Giraldeau, L. -A. 2003. *Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in nutmeg manikins, *Lonchura punctulata**. *Animal Behaviour*, 66: 657–664.
- ., Giraldeau, L. -A. et Lavoie M. 2001. *Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground feeding bird*. *Animal Behaviour*, 61: 895–903.
- ., van Bergen, Y., Day, R. L. et Laland, K. N. 2003. *Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks*. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 270: 2413–2419.
- ., Ward, A. J. W., Hart, P. J. B. et Laland, K. N. 2005. *Foraging nine-spines sticklebacks prefer to rely on public information over simpler social cues*. *Behavioral Ecology*, 16: 865–870.
- Cuthill, I. C., Hart, N. S., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Hunt, S. et Church, S. C. 2000. *Avian colour vision and avian video playback experiments*. *Acta Ethologica*, 3: 29–37.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. -A., Olsson, O., McNamara, J. M. et Stephens, D. W. 2005. *Information and its use by animals in evolutionary ecology*. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 187–193.
- ., Houston, A. I. et McNamara, J. M. 2004. *The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective*. *Ecology Letters*, 7: 734–739.
- Danchin, E., Giraldeau, L. -A. et Cézilly, F. 2005. *Écologie comportementale*. Dunod. Paris.
- ., Giraldeau, L. -A., Valone, T. J. et Wagner, R. H. 2004. *Public information: from nosy neighbors to cultural evolution*. *Science*, 305: 487–491.

- Day, R. L., MacDonald, T., Brown, C., Laland, K. N. et Reader, S. M. 2001. *Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging*. *Animal Behaviour*, 62: 917–925.
- Dawkins, M. S. 1996. *Distance and social recognition in hens: Implications for the use of photographs as social stimuli*. *Behaviour*, 133: 663–680.
- D'Eath, R. B. 1998. *Can video images imitate real stimuli in animal behaviour experiments?* *Biological Review*, 73; 267–292.
- Dehn, M. M. 1990. *Vigilance for predators: detection and dilution effects*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 337–342.
- De Ruitter, J. R. 1986. *The influence of group size on predator scanning and foraging behaviour of wedged capped capuchin monkeys (Cebus oliwaceus)*. *Behaviour*, 98: 240–258.
- DeWitt, T. J., Sih, A. et Wilson, D. S. 1998. *The costs and limits of phenotypic plasticity*. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 77–81.
- Dittrich, W. H. et Lea, S. E. G. 1993. *Motion as a natural category for pigeons: generalisation and a feature-positive effect*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 59: 115–129.
- Doligez, B., Danchin, E. et Clobert, J. 2002. *Public information and breeding habitat selection in a wild bird population*. *Science*, 297: 1168–1170.
- , Part, T. et Danchin, E. 2004. *Prospecting in the collared flycatcher: gathering public information for future breeding habitat selection?* *Animal Behaviour*, 67: 457–466.
- Drent, R. H. et Swierstra, P. 1977. *Goose flocks and food finding: field experiments with Barnacle Geese in winter*. *Wildfowl*, 28: 15–20.
- Dugatkin, L. A., 1992. *Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others*. *American Naturalist*, 139: 1384–1389.
- Dukas, R. 1998. *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press.
- Dyer, J. R. G., Croft, D. P., Morrell, L. J. et Krause, J. 2009. *Shoal composition determines foraging success in the guppy*. *Behavioral Ecology*, 20: 165–171.

- Elgar, M. A. 1989. *Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence*. *Biological Reviews*, 64: 13–33.
- . et Catterall, C. P. 1981. *Flocking and predator surveillance in house sparrows: test of an hypothesis*. *Animal Behaviour*, 29: 868–872.
- Ellison, A. M. 2004. *Bayesian inference in ecology*. *Ecology Letters*, 7: 509–520.
- Endler, J. A. 1991. *Interactions between predators and prey*. In *Behavioural ecology* (eds. Krebs, J. R. et Davies, N. B.). pp 169-201. Blackwell scientific, Oxford.
- . 1993. *Some general comments on the evolution and design of animal communication systems*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 340: 215–225.
- Evans, C. S., Macedonia, J. M. et Marler, P. 1993. *Effects of apparent size and speed on the response of chickens, Gallus gallus, to computer-generated simulations of aerial predators*. *Animal Behaviour*, 46: 1–11.
- . et Marler, P. 1991. *On the use of video images as social stimuli in birds: audience effects on alarm calling*. *Animal Behaviour*, 41: 17–26.
- . et Marler, P. 1992. *Female appearance as a factor in the responsiveness of male chickens during anti-predator behaviour and courtship*. *Animal Behaviour*, 43: 137-145.
- Fanshawe, J. H. et FitzGibbon, C. D. 1973. *Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack*. *Animal Behaviour*, 45: 479–490.
- Feldman, M. W., Aoki, K. et Kumm, J. 1996. *Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment*. *Anthropological Sciences*, 104: 209–231.
- Fernandez-Juricic, E., Erichsen, J. T. et Kacelnik, A. 2004. *Visual perception and social foraging in birds*. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 25–31.
- ., Gilak, N., McDonald, J. C., Pithia, P. et Valcarcel, A. 2006. *A dynamic method to study the transmission of social foraging information in flocks using robots*. *Animal Behaviour*, 71: 901–911.
- . et Kacelnik, A. 2004. *Information transfer and gain in flocks: the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 502–5110.

- , Siller, S. et Kacelnik, A. 2004. *Flock density, social foraging, and scanning: an experiment with starlings*. Behavioral Ecology, 15: 371–379.
- , Smith, R. et Kacelnik A. 2005. *Increasing the costs of conspecific scanning in socially foraging starlings affects vigilance and foraging behaviour*. Animal Behaviour, 69: 73–81.
- FitzGibbon, C. D. 1989. *A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs*. Animal Behaviour, 37: 508–510.
- . 1990. *Why do hunting cheetahs prefer male gazelles?* Animal Behaviour, 40: 837–845.
- Fleishman L. J. et Endler, J. A. 2000. *Some comments on visual perception and the use of video playback in animal behaviour studies*. Acta Ethologica, 3: 15–27.
- , McClintock, W. J., D'Eath, D., Brainards, D. H. et Endler, J. A. 1998. *Colour perception and the use of video playback experiments in animal behaviour*. Animal Behaviour, 56: 1035–1040.
- Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton, New Jersey: Princeton University press.
- Fryday, S. L. et Grieg-Smith, P. W. 1994. *The effects of social learning on the food choice of the house sparrow (Passer domesticus)*. Behaviour, 128: 281–300.
- Galef, B. G. Jr. 1982. *Studies of social learning in Norway rats: a brief review*. Developmental Psychobiology, 15: 279–295.
- . 1986. *Social interaction modifies learned aversions, sodium appetite, and both palatability and handling-time induced dietary preferences in rats (R. norvegicus)*. Journal of Comparative Psychology, 100: 432–439.
- . 1995. *Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive*. Animal Behaviour, 49: 1325–1334.
- . et Giraldeau, L. -A. 2001. *Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions*. Animal Behaviour. 61: 3–15.
- , Rudolf, B., Whiskin, E. E., Choleris, E., Mainardi, M. et Valsecchi, P. 1998. *Familiarity and relatedness: effects on social learning about foods by*

- Norway rats and Mongolian gerbils*. *Animal Learning and Behavior*, 26: 448–454.
- . et Stein, M. 1985. *Demonstrator influence on observer diet preference: analyses of critical social interactions and olfactory signals*. *Animal Learning and Behavior*, 13: 31–38.
- . et White, D. J. 2000. *Evidence of social effects on mate choice in vertebrates*. *Behavioural Processes*, 51: 167–175.
- Gallup, G. G. et Capper, S. A. 1970. *Preference for mirror-image stimulation in finches (*Passer domesticus domesticus*) and parakeets (*Melopsittacus undulatus*)*. *Animal Behaviour*, 18: 621–624.
- Galoch, Z. et Bischof, H. J. 2007. *Behavioural responses to video playbacks by zebra finch males*. *Behavioural Processes*, 74: 21–26.
- Gauvin, S. et Giraldeau, L. -A. 2004. *Nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) reduce their feeding rates in response to simulated competition*. *Oecologia*, 139: 150–156.
- Giraldeau, L. -A. 1997. *The ecology of information use*. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4th edn (eds. Krebs, J. R. et Davies, N. B.). pp. 42–68. London: Blackwell.
- . et Caraco, T. 2000. *Social foraging theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- ., Caraco, T. et Valone, T. J. 1994. *Social foraging: individual learning and cultural transmission of innovations*. *Behavioral Ecology*, 5: 35–43.
- ., Hogan, J. A. et Clinchy, M. J. 1990. *The payoffs to producing and scrounging: What happens when patches are divisible?* *Ethology*, 85: 132–146.
- ., Soos, C. et Beauchamp, G. 1994. *A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata**. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 251–256.
- ., Valone, T. J. et Templeton, J. J. 2002. *Potential disadvantages of using socially acquired information*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357: 1559–1566.

- Godin, J. G. J., Herdman, E. J. E. et Dugatkin, L. A. 2005. *Social influences on female mate choice in the guppy, Poecilia reticulata: generalized and repeatable trait-copying behaviour*. *Animal Behaviour*, 69: 999–1005.
- Goldman, P. 1980. *Flocking as a possible predator defense in dark-eyed juncos*. *Wilson Bulletin*, 92: 88–95.
- Goodwin, D. 1982. *Estrildid Finches of the World*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. New York. 328p.
- Göth, A. et Evans, C. S. 2004. *Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics*. *Journal of Experimental Psychology*, 207: 2199–2208.
- Grand, T. C. et Dill, L. M. 1999. *The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: reduction of predation risk or increased competition?* *Animal Behaviour*. 58: 443–451.
- deGroot, P. 1980. *Information transfer in a socially roosting weaver bird (Quelea quelea: Ploceinae): an experimental study*. *Animal Behaviour*, 28: 1249–1254.
- Hamilton, W. D. 1971. *Geometry of the selfish herd*. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295–311.
- Hart, A. et Lendrem, D. W. 1984. *Vigilance and scanning patterns in birds*. *Animal Behaviour*, 32: 1216–1224.
- Heathcote, C. F. 1987. *Grouping in eastern grey kangaroos in open habitat*. *Australian Wildlife Research*, 14: 343–348.
- Hebets, E. A. 2005. *Attention-alerting signal interactions in the multimodal courtship display of the wolf spider Schizocosa uetzi*. *Behavioral Ecology*, 16: 75–82.
- , Cuasay, K., et Rivlin, P. K. 2006. *The role of visual ornamentation in female choice of a multimodal male courtship display*. *Ethology*, 112: 1062–1070.
- Herzog, M. et Hopf, S. 1986. *Recognition of visual pattern components in squirrel monkeys*. *European Archives of Psychiatry and Neurological Sciences*, 236: 10–16.

- Hirshleifer, D. A. 1995. *The blind leading the blind: social influence, fads and informational cascades*. In *The new economics of human behaviour* (eds. K. Ierulli, K et Tommasi, M). pp. 188–215. Cambridge University Press.
- . et Theo, S. H. 2003. *Herd behaviour and cascading in capital markets: a review and synthesis*. *European Financial Management*, 9: 25–66.
- Hurlbert, S. H. 1984 *Pseudoreplication and the design of ecological field experiments*. *Ecological Monographs*, 54:187–211
- Ikebuchi, M. et Okanoya, K. 1999. *Male zebra finches and Bengalese finches emit directed songs to the video of conspecific females projected onto a TFT display*. *Zoological Science*, 16: 63–70.
- Immelmann, K. 1982. *Australian Finches in Bush and Aviary*. Angus & Robertson, Sydney.
- Johnson, J. C. et Sih, A. 2007. *Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, 74: 1131–1138.
- King, B. J. 1991. *Social information transfer in monkeys, apes and hominids*. *Yearbook of Physical Anthropology*, 34: 97–115.
- Kendal, R. L., Coolen, I. et Laland, K. N. 2004. *The role of conformity in foraging when personal and social information conflict*. *Behavioral Ecology*, 5: 269–277.
- ., Coolen, I., van Bergen, Y. et Laland, K. N. 2005. *Tradeoffs in the adaptive use of social and asocial learning*. *Advances in the Study of Behaviour*, 35: 333–379.
- Krause, J. et Ruxton. 2002. *Living in groups*. Oxford university press. Oxford.
- Krebs, J. R. et Davies, N. B. 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Second edition. Blackwell Scientific Publications.
- ., MacRoberts, M. H. et Cullen, J. M. 1972. *Flocking and feeding in the great tit Parus major: an experimental study*. *Ibis*, 114: 507–530.
- Lack, D. 1943. *The life of the robin*. London.

- Lagory, K. E. 1986. *Habitat, group size and the behaviour of white-tailed deer*. Behaviour, 98: 168–179.
- Laland, K. N. 1996. *Is social learning always locally adaptive?* Animal Behaviour, 52: 637–640.
- . 2004. *Social learning strategies*. Learning and Behavior, 32: 4–14.
- . et Williams, K. 1998. *Social transmission of maladaptive information in the guppy*. Behavioral Ecology, 9: 493–499.
- Lazarus, J. 1978. *Vigilance, flock size and domain of danger in the white-fronted goose*. Wildfowl, 29: 135–145.
- Leavesley, A. J. et Magrath, R. D. 2005. *Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird*. Animal Behaviour, 70 : 365–373.
- Leighton-Shapiro, M. E. 1986. *Vigilance and the costs of motherhood to rhesus monkeys*. American Journal of Primatology, 10: 414–415.
- Lima, S. L. 1990. *The influence of models on the interpretation of vigilance*. In: *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior: Vol. 2. Explanation, Evolution and Adaptation* (eds. Bekoff, M. et Jamieson, D.). pp. 246–267. Westview Press. Boulder, Colorado.
- . 1995. *Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect*. Animal Behaviour, 49: 11–20.
- . 1998. *Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions*. BioScience, 48: 25–34.
- . et Dill, L. M. 1990. *Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus*. Canadian Journal of Zoology, 68: 619–640.
- . et Bednekoff, P. A. 1999. *Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis*. American Naturalist, 153: 649–659.
- . et Zollner, P. A. 1996. *Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: Visual and spatial separation between foragers*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 38: 355–363.

- , Zollner, P. A. et Bednekoff, P. A. 1999. *Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*)*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 46: 110–116.
- Lipetz, V. E. et Bekoff, M. 1982. *Group size and vigilance in pronghorns*. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 58: 203–216.
- Lorenz, K. 1937. *The companion in the bird's world*. Auk, 54: 245–273.
- Lung, M. A. et Childress, M. J. 2007. *The influence of conspecifics and predation risk on the vigilance of elk (*Cervus elaphus*) in Yellowstone National Park*. Behavioral Ecology, 18: 12–20.
- Macedonia, J. M. 1993. *The vocal repertoire of the ringtailed lemur (*Lemur catta*)*. Folia Primatologica, 61: 186–217.
- Maddocks, S.A., Church, S. C. et Cuthill, I. C. 2001. *The effects of the light environment on prey choice by zebra finches*. Journal of Experimental Biology, 204: 2509–2515.
- Mallon, E. B., Pratt, S. C. et Franks, N. R. 2001. *Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis**. Behavioral Ecology and Sociobiology, 50: 352–359.
- Marler, P. 1973. *Developments in the study of animal communication*. In *Readings in ethology and comparative psychology* (eds. Fox, M. W.). pp. 290–346. Brooks/Cole Publishing Co. California.
- Martin, J. G. A. et Réale, D. 2008. *Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus**. Animal Behaviour, 75: 309–318.
- . et Rieucou, G. *One aware, all aware? Non-linear effect of collective detection efficiency on prey survival*. Animal Behaviour, en révision
- Mason, J. R., Artz, A. H. et Reidinger, R. F. 1984. *Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning*. Auk, 101: 796–803.
- McClintock, W. J. et Uetz, G. W. 1996. *Female choice and pre-existing bias: Visual cues during courtship in two *Schizocoza wolf spider* (*Araneae: Lycosidae*)*. Animal Behaviour, 52: 167–181.

- McDonald, C. G., Reimchen, T. E. et Hawryshyn, C. W. 1995. *Nuptial colour loss and signal masking in Gasterosteus: an analysis using video imaging*. Behaviour, 132: 963–977.
- McFadyen-Ketchum, S. A. et Porter, R. H. 1989. *Transmission of food preferences in spiny mice (Acomys cahirinus) via nose-mouth interaction between mothers and weanlings*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 24: 59–62.
- McGregor, P. K. 2000. *Playback experiments: design and analysis*. Acta Ethologica, 3: 3–8.
- , Dablesteen, T., Shepherd, M. et Pedersen, S. B. 1992. *The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments*. Animal Behaviour, 43: 987–998.
- McKinnon, J. S. et McPhail, J. D. 1996. *Male aggression and colour in divergent populations of the threespine stickleback: experiments with animations*. Canadian Journal of Zoology, 74: 1727–1733.
- McNamara, J. M. et Houston, A. I. 1992. *Evolutionarily stable levels of vigilance as a function of group size*. Animal Behaviour, 43: 641–658.
- McQuoid, L.M. et Galef, B. G., Jr. 1993. *Social stimuli influencing feeding behaviour of Burmese fowl: a video analysis*. Animal Behaviour, 46: 13–22.
- . et Galef, B. G., Jr. 1994. *Effects of access to food during training on social learning by Burmese red junglefowl*. Animal Behaviour, 48: 737–739.
- , Külling, D. et Kettler, R. 1990. *Tit for tat: Sticklebacks (Gasterosteus aculeatus) “trusting” a cooperative partner*. Behavioral Ecology, 1: 7–11.
- Milinski, M. et Parker, G. A. 1991. *Competition for resources*. In *Behavioural Ecology: An evolutionary approach* (Ed. By J. R. Krebs, J. R. & N. B. Davies), pp. 137–168. Oxford: Blackwell scientific publications.
- Miklosi, A. 1999. *The ethological analysis of imitation*. Biological Review, 74: 347–374.
- Mottley, K. et Heyes, C. 2003. *Budgerigars (Melopsittacus undulatus) copy virtual demonstrators in a two-action test*. Journal of Comparative Psychology, 117: 363–370.

- Narins, P. M., Hodl, W. et Grabul, D. S. 2003 *Bimodal signal requisite for agonistic behaviour in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis**. Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America, 100: 577–580.
- Noble, G. K. 1934. *Experimenting with the courtship of lizards*. Natural History, 34: 1–15.
- Nordell, S. E et Valone, T. J. 1998. *Mate choice copying as public information*. Ecology Letters, 1:74–76.
- Noth, M. et Weber, M. 2003. *Information aggregation with random ordering: cascades and overconfidence*. The Economic Journal, 113: 166–189.
- Nussey, D. H., Wilson, A. J. et Brommer, J. E. 2007. *The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations*. Journal of Evolutionary Biology, 20: 831–844.
- Oliveria, R. F., Rosenthal, G. G., Schlupp, I., McGregor, P. K., Cuthill, I. C., Endler, J. A., Fleishman, L. J., Zeil, J., Barata, E., Burford, F., Gonçalves, D., Haley, M., Jakobsson, S., Jennions, M. D., Korner, K. E., Lindstrom, L., Peake, T., Pilastro, A., Pope, D. S., Roberts, S. G. B., Rowe, C., Smith, J. et Waas, J. R. 2000. *Considerations on the use of video playbacks as visual stimuli: the Lisbon workshop consensus*. Acta Ethologica, 3: 61–65.
- Ord, T. J., Peters, R. A., Evans, C. S. et Taylor, A. J. 2002. *Digital video playback and visual communication in lizards*. Animal Behaviour, 63: 879–890.
- Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Walsh, G. et Borgia, G. 2002. *Male displays adjusted to female's response*. Nature, 415: 279–280.
- Parker, G. A. 1984. *The producer/scrounger model and its relevance to sexuality*. In: *Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism* (eds. Barnard, C. J.). pp. 127–153. Chapman and Hall.
- Pays, O. et Jarman, P. 2008. *Does sex affect both individual and collective vigilance in social mammalian herbivores: the case of the eastern grey kangaroo?* Behavioral Ecology and Sociobiology, 62: 757–767.
- Peters, R. A. et Evans, C. S. 2007. *Active space of a movement-based signal: Response to the Jacky dragon (*Amphibolurus muricatus*) display is sensitive to distance, but independent of orientation*. Journal of Experimental Biology, 210: 395–402.

- , Clifford, C. W. G. et Evans, C. S. 2002. *Measuring the structure of dynamic visual signals*. *Animal Behaviour*, 64: 131–146.
- Petit, D. R. et Blidstein, K. I. 1987. *Effect of group size and location within the group on the foraging behaviour of white ibises*. *Condor*, 89: 602–609.
- Picman, J., Leonard, M. et Horn, A. 1998. *Antipredation role of clumped nesting by marsh-nesting red-winged blackbirds*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 9–15.
- Pinheiro, J. C. et Bates, D. M. 2000. *Mixed-effects Models in S and S-Plus*. New York: Springer-Verlag.
- Plimpton, E. H., Swartz, K. B. et Rosenblum, L. A. 1981. *Responses of juvenile bonnet macaques to social stimuli presented through color videotapes*. *Developmental Psychobiology*, 14: 109–115.
- Previde, E. P. et Poli, M. D. 1996. *Social learning in the golden hamster*. *Journal of Comparative Psychology*, 110: 203–208.
- Proctor, C. J., Broom, M. et Ruxton, G. D. 2003. *A communication-based spatial model of antipredator vigilance*. *Journal of Theoretical Biology*, 220: 123–137.
- Pulliam, H. R. 1973. *On the advantages of flocking*. *Journal of Theoretical Biology*, 38: 419–429.
- , Pyke, G. H. et Caraco, T. 1982. *The scanning behaviour of juncos: a game-theoretical approach*. *Journal of Theoretical Biology*, 95: 89–103.
- Quinn, J. L. et Creswell, W. 2005. *Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs**. *Behaviour*, 142:1389–1408.
- Randler, C. 2005. *Coots *Fulica atra* reduce their vigilance under increased competition*. *Behavioural Processes*, 68:173–178.
- Ranta, E., Peuhkuri, N. et Laurila, A. 1994. *A theoretical exploration of antipredatory and foraging factors promoting phenotype-assorted fish schools*. *Ecoscience*, 1: 99–106.
- Reby, D., McComb, K., Cargnelutti, B., Darwin, C., Fitch, W. T. et Clutton-Brock, T. 2005. *Red deer stags use formats as assessment cues during intrasexual*

- agnostic interactions*. Proceedings of the Royal Society of London B, 272: 941–947.
- Reed, J. M. et Dobson, A. P. 1993. *Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment*. Trends in Ecology and Evolution, 8: 253–256.
- Rieucou, G. et Giraldeau, L. -A. 2009. *Group size effect caused by food competition in nutmeg mannikins (Lonchura punctulata)*. Behavioral Ecology, 20: 421–425.
- . et Martin J. G. A. 2008. *Many eyes or many ewes: vigilance tactics in female bighorn sheep (Ovis Canadensis) vary according to reproductive status*. Oikos, 117: 501–506.
- Roberts, G. 1996. *Why individual vigilance declines as group size increases?* Animal Behaviour, 51: 1077–1086.
- Robinette, R. L. et Ha, J. C. 2001. *Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, Corvus caurinus*. Animal Behaviour, 62: 447–452.
- Robinson, S. K. 1985. *Coloniality in the yellow-rumped cacique as a defense against predators*. Auk, 102: 506–519.
- Rosenthal, G. G. 1999. *Using video playback to study sexual communication*. Environmental Biology of Fishes, 56: 307–316.
- . 2000. *Design considerations and techniques for constructing video stimuli*. Acta Ethologica, 3: 49–54.
- ., Evans, C. S. et Miller, W. L. 1996. *Female preference for dynamic traits in the green swordtail Xiphophorus helleri*. Animal Behaviour, 51: 811–820.
- Rowland, W. J. 1995. *Do female stickleback care about male courtship vigour? Manipulation of display tempo using video playback*. Behaviour, 132: 951–961.
- Seeley, T. D. et Visscher, P. K. 2004. *Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 56: 594–601.
- Serrano, D., Tella, J. L. et Forero, M. G. 2001. *Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues*. Journal of Animal Ecology, 70: 568–578.

- Sih, A., Bell, A. M. et Johnson, J.C. 2004. *Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview*. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 372–378.
- Smith, E. L., Evans, J. E. et Parraga, C. A. 2005. *Myoclonus induced by cathode ray tube screens and low-frequency lighting in the European starling (*Sturnus vulgaris*)*. *Veterinary Record*, 157: 148–150.
- Stamps, J. A. 1988. *Conspecific attraction and aggregation in territorial species*. *American Naturalist*, 131: 329–347.
- Stephens, D. W. 1989. *Variance and the value of information*. *American Naturalist*, 134: 128–140.
- . et Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Sutherland, W. J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Swaddle, J. P., Cathey, M. G., Correll, M. et Hodkinson, B. P. 2005. *Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a nongenetic mechanism of sexual selection*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272:1053–1058.
- Templeton, J. J. 1998. *Learning from others' mistakes: a paradox revisited*. *Animal Behaviour*, 55: 79–85.
- . et Giraldeau, L. -A. 1995. *Public information cues affect the scrounging decisions of starlings*. *Animal Behaviour*, 49: 1617–1626.
- . et Giraldeau, L. -A. 1996. *Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 105–113.
- Terkel, J. 1994. *Social transmission of pine cone feeding behaviour in the black rat*. In: *Behavioral Aspects of Feeding* (eds Galef, B. G., Mainardi, M. et Valsecchi, P.). pp. 229–256. Harwood Academic. Chur, Switzerland
- Tinbergen, N. 1960. *Comparative studies of the behaviour of gulls (*Laridae*): A progress report*. *Behaviour*, 15: 1–70.
- Tinbergen, N. 1963. *On aims and methods of ethology*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410–433.

- Tinbergen, N. et Perdeck, A. C. 1951. *On the stimulus situation releasing the bedgging response in a newly hatched herring gull chick (Larus a. argentatus Pontopp)*. Behaviour, 3: 1–38.
- Tokarz, R. R., Patterson, A. V. et McMann, S. 2003. *Laboratory and field tests of the functional significance of the male's dewlap in the lizard Anolis sagrei*. Copeia, 2003: 502–511.
- Treherne, J. et Foster, W. 1981. *Group Transmission of Predator Avoidance Behaviour in a Marine Insect: The Trafalgar Effect*. Animal Behaviour, 29: 911–917.
- Treves, A. 2000. *Theory and method in studies of vigilance and aggregation*. Animal Behaviour, 60: 711–722.
- Valone, T. J. 1989. *Group foraging, public information, and patch estimation*. Oikos, 56: 357–363.
- . 1991. *Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information*. Animal Behaviour, 41: 569–577.
- . 1993. *Patch estimation: a cost of group foraging*. Oikos, 68: 258–266.
- . et Brown, J. S. 1989. *Measuring patch assessment abilities of desert granivores*. Ecology, 70: 1800–1810.
- . et Giraldeau, L. -A. 1993. *Patch estimation in group foragers: What information is used?* Animal Behaviour, 45: 721–728.
- . et Templeton, J. J. 2002. *Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon*. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 357: 1549–1557.
- . et Wheelbargen, A. J. 1998. *The effect of heterospecifics on the group-size effect in white-crowned sparrows (Zonotrichia leucophrys)*. Bird Behavior, 12: 85–90.
- van Bergen, Y., Coolen, I. et Laland, K. N. 2004. *Ninespined sticklebacks exploit the most reliable source when public and private information conflict*. Proceeding of the Royal Society serie B, 271: 957–962.

- Vásquez, R. A. et Kacelnik, A. 2000. *Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris**. Proceedings of the Royal Society of London B, 267: 157–164.
- Vorobyev, M., Osorio, D. Bennett, A. T., Marshall, N. J. et Cuthill, I. C. 1998. *Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours*. Journal of comparative physiology, 183:621–633.
- Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T, Couzin, I. D., Hart, P. J. B. et Krause, J. 2008. *Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105: 6948–6953.
- Watanabe, S. 2002. *Preference for mirror images and video image in Java sparrows (*Padda oryzivora*)*. Behavioural Processes, 60: 35–39.
- , Yamashita, M. et Wakita, M. 1993. *Discrimination of video images of conspecific individuals in Bengalese finches*. Journal of Ethology, 11: 67–72.
- Weatherhead, P. J. 1983. *Two principal strategies in avian communal roosts*. American Naturalist, 121: 237–243.
- Welch, I. 1992. *Sequential sales, learning and cascades*. Journal of Finance, 47: 695–732.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W. et Boesch, C. 1999. *Cultures in chimpanzees*. Nature, 399: 682–685.
- Whiten, A., Horner, V. et deWaal, F. B. M. 2005. *Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees*. Nature, 437: 737–740.
- Wilson, D. S. 1998. *Adaptive individual differences within single populations*. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 353: 199–205.
- Witte, K. et Noltemeier, B. 2002. *The role of information in mate-choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*)*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 52: 194–202.
- . et Klink, K. B. 2005. *No pre-existing bias in sailfin molly females, *Poecilia latipinna*, for a sword in males*. Behaviour, 142: 283–303.

- Wolf, M., van Doorn, G. S. et Weissing, F. J. 2008. *Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105: 15825–15830.
- Woo, K. L. et Rieucau, G. 2008. *Considerations in video playback design: using optic flow analysis to examine motion characteristics of live and computer-generated animation sequences*. Behavioural Processes, 78: 455–463.
- Wu, G. M. 2001. «An empirical investigation of risk-sensitivity in foraging flocks of nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*)». Thèse de Maîtrise, Montréal, Université Concordia, 54 p.
- . et L. -A. Giraldeau. 2005. *Experimental evidence of a risk-sensitive producer-scrourer game*. Behavioral Ecology, 16: 8–14.
- Zeil, J. 2000. *Depth cues, behavioural context, and natural illumination: some potential limitations of video playback techniques*. Acta Ethologica, 3: 39–48.