

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA PRÉSENCE D'UN CONGÉNÈRE REND L'EXPLOITATION DE
PROIES CRYPTIQUES PLUS DIFFICILE: EXEMPLE CHEZ LE
CAPUCIN DAMIER (*Lonchura punctulata*)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SABRINA COURANT

FÉVRIER 2006

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire 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

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Luc-Alain Giraldeau, pour son soutien réconfortant et son fabuleux sens de l'humour, ses conseils toujours justes et sa rigueur scientifique, sa capacité à être à la fois un second père et un enseignant. Je remercie également tous ceux qui ont fait ou font partie du laboratoire pour nos longues discussions durant ces deux années, pour leur soutien amical et leurs commentaires ... Merci à Mick Wu pour son aide efficace dans la préparation de mes expériences et à Amandine Pierre pour sa bonne humeur et son enthousiasme ... même durant les longues soirées d'hiver ! Finalement, j'aimerais remercier Stéphane Ouellet pour sa présence si précieuse au quotidien, mes sœurs Carole et Marion, et plus particulièrement mes parents Jean-Jacques et Françoise Courant, pour avoir cru en moi et m'avoir soutenue tout au long de ces années d'études.

Pendant ces travaux de recherche, j'ai été financièrement supportée par des bourses d'études du Programme de bourses aux étudiants-es de maîtrise et de doctorat de l'UQÀM ainsi que par une subvention du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) accordée à Luc-Alain Giraldeau.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	v
RÉSUMÉ	vi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
<i>Échapper au prédateur: la crypticité comme stratégie antiprédatrice efficace.....</i>	1
<i>Éviter les coûts de détection pour le prédateur.....</i>	2
<i>Crypticité et approvisionnement social.....</i>	4
<i>Être avec un congénère.....</i>	5
<i>Objectifs.....</i>	ii
ABSTRACT	14
INTRODUCTION.....	15
METHODS.....	19
<i>Subjects.....</i>	19
<i>The foraging conditions.....</i>	19
<i>Experimental procedure.....</i>	20
<i>Recording behaviour.....</i>	21
<i>Statistical analyses.....</i>	21
RESULTS.....	23
<i>Effect of crypticity and conspecific presence on food searching and vigilance.....</i>	23
<i>Effect of crypticity and conspecific presence on foraging efficiency.....</i>	26
<i>Effect of having been with a conspecific on foraging efficiency in the cryptic condition.....</i>	28

DISCUSSION	30
<i>The effect of conspecifics</i>	30
<i>Interference and search image</i>	31
<i>Ecological and evolutionary implications</i>	33
ACKNOWLEDGMENTS	34
CONCLUSION GÉNÉRALE	35
RÉFÉRENCES	36

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Effect of trial duration on the number of seeds eaten	24
Figure 2: Effect of food crypticity and conspecific presence on vigilance and searching	25
Figure 3: Effect of food crypticity and conspecific presence on the number of seeds eaten, detection errors and foraging efficiency	27
Figure 4: Effect of having been with a conspecific on the number of seeds eaten and foraging efficiency	29

RÉSUMÉ

Quand un prédateur recherche une proie, il doit contrer les différentes stratégies antiprédatrices qu'elles adoptent. La crypticité, c'est-à-dire se confondre dans son environnement, est l'une des stratégies les plus communes et les plus efficaces adoptées par les proies. En effet, elle réduit la pression de prédation, diminuant l'efficacité d'approvisionnement des prédateurs en augmentant leur temps de recherche au dépend de leur propre vigilance, ce qui les expose à leur tour à un risque de prédation élevé. La réponse de prédateurs solitaires à la crypticité des proies a été étudiée à de multiples reprises mais rarement dans un contexte d'approvisionnement social, où les membres du groupe présentent des habiletés différentes. De nombreuses expériences montrent que s'approvisionner en présence d'un congénère peut soit augmenter le taux d'approvisionnement d'un individu, ou au contraire, interférer dans son efficacité à s'approvisionner correctement. Le but de notre étude est donc d'identifier les effets possibles de la présence d'un congénère et de son degré d'expérience sur la capacité d'un oiseau (le capucin damier *Lonchura punctulata*) à exploiter des graines cryptiques. Les graines de millet (*Panicum sp.*) étaient présentées sur un fond qui les rendait soit cryptiques soit visibles. Les oiseaux ont été testés seuls, avec un congénère naïf ou expérimenté. Nos résultats confirment que la coloration cryptique des graines réduit l'efficacité de picorement des prédateurs et ce, même dans un contexte d'approvisionnement social. La présence d'un congénère, quelque soit son degré d'expérience, intensifie l'effet de la crypticité en réduisant encore plus l'efficacité du comportement de picorement. Notre étude montre aussi que l'effet d'interférence dû à la présence du congénère dure au-delà de la période pendant laquelle il est présent. Ces résultats suggèrent que le congénère interfère dans l'acquisition des habiletés nécessaires pour exploiter efficacement des proies cryptiques, conclusion en accord avec le mécanisme de formation d'une image de recherche. Par conséquent, être un prédateur social plutôt que solitaire pourrait représenter un désavantage lorsque les proies utilisent la crypticité comme stratégie antiprédatrice.

Mots-clés: interférence, proie cryptique, approvisionnement social, Capucin damier.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Échapper au prédateur: la crypticité comme stratégie antiprédatrice efficace

L'existence d'interactions entre proies et prédateurs est à l'origine d'une évolution conjointe entre les espèces: la proie évolue pour échapper à la pression de prédation, alors que le prédateur évolue pour contrer les stratégies antiprédatrices (Dawkins et Krebs 1979). La crypticité est l'un des moyens de défense des proies les plus répandus contre les prédateurs (Kettlewell 1955, Endler 1978, Endler 1984). Un organisme est cryptique si ses couleurs représentent un échantillon du fond sur lequel il est habituellement vu par les prédateurs (Endler 1978, 1984). De nombreuses espèces ont recours à la coloration cryptique pour éviter d'être détectées par des prédateurs visuels, notamment chez les insectes (Kettlewell 1955, Wicklund 1975), les poissons (Endler 1983) et les mammifères (Kaufman 1974, Kaufman et Kaufman 1976). Par exemple, les ailes de plusieurs espèces de papillons de nuit imitent la couleur des troncs d'arbre et l'orientation des fissures, ce qui les confond visuellement dans l'environnement et leur permet d'échapper aux prédateurs (Kettlewell 1956).

Effets de la crypticité sur des prédateurs solitaires

Beaucoup d'études ont exploré les effets de la crypticité sur le comportement d'approvisionnement d'un individu, que ce soit au niveau de la latence à l'attaque, des erreurs de détection, du taux d'alimentation ou de la vigilance de ce dernier contre ses propres prédateurs. Par exemple des geais bleus (*Cyanocitta cristata*), à qui l'on projette des diapositives représentant des troncs d'arbre sur un écran, font plus d'erreurs de détection lorsque les papillons sont cryptiques (Pietrewicz et Kamil 1979). Les merles noirs (*Turdus merula*) mettent plus longtemps à attraper leur première proie (temps de latence), ont un taux d'alimentation réduit et font plus d'erreurs de picorement sur le fond en condition cryptique que visible (Lawrence 1985a,b). Plusieurs études viennent appuyer ces résultats, notamment chez la poule (*Gallus gallus*) (Dawkins 1971), la mésange charbonnière (*Parus major*)

(Lawrence 1986) et le colin de Virginie (*Colinus virginianus*) (Gendron 1986). Chez le geai bleu, un individu détecte une proie plus lentement lorsqu'il est forcé de diviser son attention à rechercher deux proies cryptiques que lorsqu'il peut concentrer son attention sur un seul type de proie (Dukas et Kamil 2001). Or un individu qui se concentre à chercher sa nourriture est moins attentif à détecter la présence d'un prédateur, le cerveau ayant une capacité limitée à traiter simultanément plusieurs types d'information (Dukas et Ellner 1993, Dukas 1998, Dukas et Kamil 2000). Il y a par conséquent une difficulté supplémentaire pour des prédateurs à exploiter une proie cryptique, qui peut réduire le rendement énergétique et le succès reproducteur d'un individu, ainsi qu'augmenter sa probabilité d'être prédaté à son tour (Lemon et Barth 1992, Barta et Giraldeau 2000). Même une légère crypticité suffirait à imposer quelques secondes de discrimination de plus au prédateur, ce qui pourrait conférer à la proie un avantage sélectif. L'évolution de la crypticité pourrait donc être vue comme une façon pour la proie de diminuer sa profitabilité en augmentant le temps de reconnaissance pour le prédateur (Erichsen et al. 1980), pouvant alors entraîner son exclusion du régime optimal de proies.

Éviter les coûts de détection pour le prédateur

Former une image de recherche

Luuk Tinbergen (1960) rapporte qu'au cours d'une saison, des mésanges charbonnières ne se nourrissent pas de certaines espèces de papillons camouflées dans l'environnement, comme la fidonie du pin (*Bupalus piniarius*) ou la noctuelle du pin (*Panolis flammea*). Ces espèces apparaissent cependant dans la diète de l'oiseau plus tard dans la saison. C'est comme si la proie, d'abord rare dans le régime de l'oiseau, devenait commune pour le prédateur. Il en déduit alors que l'oiseau a amélioré son habileté à voir les proies cryptiques présentes dans son environnement. Le terme «image de recherche» a de nombreuses définitions, mais celle de Tinbergen (1960) et Dawkins (1971), à savoir qu'une image de recherche est un changement perceptif dans l'habileté d'un prédateur à détecter une

proie cryptique familière, semble la plus répandue et la plus acceptée. Le prédateur, suite à ses premières rencontres avec la proie cryptique, «apprend à la voir» et à appréhender ses caractères, ce qui lui permet de la distinguer de son environnement (Tinbergen 1960; Dawkins 1971; Pietrewicz et Kamil 1979). Plusieurs études empiriques semblent appuyer l'hypothèse de la formation d'une image de recherche, la plupart chez les oiseaux (Dawkins 1971; Pietrewicz et Kamil 1979; Gendron 1986; Lawrence 1986).

Une recherche plus lente

Une autre hypothèse développée cette fois par Gendron et Staddon (1983) propose que la probabilité de détecter une proie cryptique dépendrait du taux (ou vitesse) de recherche du prédateur. Aussi, afin de diminuer les chances de manquer une proie, le prédateur devrait balayer le substrat plus lentement dans une condition cryptique que dans une condition où la proie est visible, réduisant ainsi sa vitesse de recherche (Guilford et Dawkins 1987), définie comme étant l'aire explorée visuellement par le prédateur par unité de temps (Gendron et Staddon 1984).

La plupart des études faites avant 1986 ont donc été «revisitées» (Guilford et Dawkins 1987; Lawrence 1988) en tenant en compte des deux hypothèses. Ces hypothèses ont en effet beaucoup de prédictions communes, mais elles diffèrent sur un point: lorsqu'un prédateur fait face à deux proies également cryptiques, l'hypothèse de l'image de recherche prédit que l'individu ne devrait choisir qu'un seul type de proie, celle qu'il connaît déjà; au contraire, dans le cas de l'hypothèse de vitesse de recherche, il devrait être capable de détecter les deux types de proies proposés. Ceci a été testé chez des pigeons (*Columba livia*) (Reid et Shettleworth 1992). Les expériences consistaient à présenter à des pigeons des grains de blé de différentes couleurs (jaune, vert ou marron) sur un fond multicolore sur lequel les graines colorées étaient considérées également cryptiques (vert et marron) ou visibles (jaune). Lors d'une première série de tests, les oiseaux se nourrissaient sur un seul type de graine, puis dans un deuxième temps, ils avaient sur le plateau alimentaire deux types de graines. Les résultats montrent que, lorsque les oiseaux ont le choix entre deux proies également

cryptiques, ils picorent plus souvent sur le type de graine présenté lors des tests initiaux, ce qui est consistant avec l'hypothèse de l'image de recherche. Les études les plus récentes (Reid et Shettleworth 1992; Plaisted et Mackintosh 1995) penchent ainsi plutôt en faveur de l'image de recherche, tout en élargissant sa définition à l'apprentissage d'une combinaison de caractéristiques attendues chez la proie, ce qui restreindrait moins les choix alimentaires du prédateur.

Crypticité et approvisionnement social

Les expériences citées précédemment nous en apprennent peu concernant l'effet de la présence d'un congénère en condition d'exploitation de proies cryptiques. En effet, la plupart des biologistes ont testé des individus seuls, et les quelques exceptions, notamment Dawkins (1971) dont les poussins étaient testés par paire, ne font aucune réflexion au sujet d'une quelconque interaction entre les individus pendant ces expériences. Or, le phénomène de copiage d'un comportement d'approvisionnement dans les groupes sociaux a été beaucoup observé (Krebs 1973, Sasvári 1979) et même modélisé (Thompson et Vertinsky 1975). Non seulement un individu dans un groupe bénéficierait de l'apport d'informations sur la localisation de nourriture, mais serait aussi capable de former une image de recherche d'une proie à partir de l'information générée par ses congénères.

La première observation d'un effet possible de la présence d'un congénère dans l'exploitation de proies cryptiques vient de Lawrence (1986). Dans son étude, il veut mettre en évidence la formation d'une image de recherche chez des mésanges charbonnières. Quand un oiseau a mangé dix proies artificielles, il est isolé dans un coin de la volière temporairement afin de laisser les autres individus s'alimenter plus facilement. Malgré ce procédé, Lawrence (1986) remarque néanmoins que trois des 11 individus ne mangent jamais leur quota de 14 graines cryptiques et qu'ils ont tendance à suivre les autres membres du groupe. De manière à exclure la possibilité d'un effet de dominance, il teste chaque oiseau solitairement et obtient les mêmes résultats. Il avait fait la même constatation avec des merles

noirs, où deux oiseaux sur six utilisés mangeaient trop peu pour qu'il prenne en considération leurs résultats (Lawrence 1985a,b). Aussi, vu que ce n'était pas dû au fait que les mésanges et les merles cherchent au mauvais endroit, qu'il n'y a pas de dominance dans les groupes, et que ce n'est pas un problème d'acceptation de nourriture, Lawrence conclut que l'hypothèse la plus crédible serait que le bénéfice d'être en groupe, pour certains individus, se justifie dans l'opportunité de copiage, mais pas dans l'acquisition d'une image de recherche (Lawrence 1986). La présence d'un congénère influencerait le comportement d'approvisionnement de l'individu et ne lui permettrait pas d'apprendre les caractéristiques de la proie, expliquant ainsi son manque d'efficacité même quand il se retrouve seul. A date, aucune étude n'a testé cette conclusion.

Être avec un congénère

Explorer l'interaction entre un prédateur social et sa proie en condition cryptique est cependant justifiée dans la mesure où nous savons que les membres d'un groupe exercent un grand nombre d'effets sur l'alimentation et l'apprentissage des autres (Galef et Giraldeau 2001).

Effets positifs de la présence d'un congénère sur la capacité à exploiter une proie

Chasser en groupe peut notamment permettre à un individu de capturer des proies qui auraient été trop grosses, trop agiles ou dangereuses s'il avait été tout seul (Gese et al. 1988, Fanshawe et FitzGibbon 1993, Creel et Creel 1995). Les animaux peuvent aussi protéger leur ressource de nourriture plus facilement, stratégies adoptées par exemple par le choucas (*Corvus monedula*) (Röell 1978) et beaucoup d'espèces de poissons (Foster 1985).

De nombreuses études montrent aussi que les animaux sociaux peuvent obtenir de l'information de la part de congénères, de leur comportement d'approvisionnement et de leur

degré d'expérience face à la situation d'approvisionnement, et que cette information peut être utilisée pour améliorer leur propre efficacité à se nourrir. Par exemple, un ou plusieurs individus en train de s'approvisionner peuvent attirer leurs congénères sur un site d'approvisionnement (Krebs 1974, Murton et al. 1974, Drent et Swierstra 1977, Inglis et Isaacson 1978), un effet appelé accentuation locale (Swaney et al. 2001, Gaief et Giraldeau 2001). Un congénère expérimenté peut, par son comportement, aider un individu naïf à porter attention à certains traits de l'environnement (Suboski et Bartashunas 1984, Heyes et Dawson 1990, Fryday et Grieg-Smith 1994), phénomène que l'on nomme accentuation vers un stimulus (Swaney et al. 2001, Galef et Giraldeau 2001), stimulus qui pourrait être la présence d'une proie cryptique dans notre étude. Les individus pourraient aussi ajuster leurs informations concernant la qualité d'un site d'approvisionnement en utilisant l'information publique disponible par observation du succès d'approvisionnement de leurs congénères (Valone 1989, Valone 1992, Valone 1993, Templeton et Giraldeau 1995a,b, Smith et al. 1999, Marchetti et Drent 2000). L'utilisation de l'information publique a par exemple été mise en évidence chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*) (Templeton et Giraldeau 1996). Deux parcelles offrant 30 puits pouvant contenir une larve d'insecte sont présentées à un étourneau naïf. Pour avoir de l'information sur la qualité d'une parcelle, l'étourneau doit sonder les puits un à un. Le sujet a pour compagnie soit un individu expérimenté à sonder tous les trous, soit un individu moins expérimenté et qui sonde peu de trous. Templeton et Giraldeau (1996) trouvent que le nombre de trous sondés avant que l'animal abandonne une parcelle est plus élevé pour un étourneau solitaire que pour un étourneau en présence d'un congénère. De plus, la qualité du congénère a aussi un effet: plus le congénère est expérimenté donc fournit une quantité élevée d'information, plus le nombre de trous sondés est faible avant le départ. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que, dans une situation de proies cryptiques, le congénère, par son efficacité à se nourrir, pourrait fournir de l'information sur la quantité de nourriture présente dans l'environnement et stimuler l'approvisionnement de l'individu naïf donc son apprentissage à exploiter la proie cryptique. Dans ce cas, en présence d'un congénère expérimenté fournissant plus d'information qu'un congénère non-expérimenté, on s'attendrait à un apprentissage plus rapide de la part de l'individu focal naïf.

La présence d'un congénère peut aussi être un avantage pour l'individu même s'il ne fournit pas d'information. Comme le montrent de multiples études empiriques et théoriques, un accroissement dans la taille du groupe a pour conséquence une augmentation du taux d'approvisionnement individuel chez de nombreuses espèces de poissons, d'oiseaux et de mammifères (Elgar 1989b, Roberts 1996). D'une part, plus il y a d'individus dans un groupe, plus le temps passé en vigilance individuelle sera réduit, et de fait, le temps consacré à l'alimentation sera plus important (Elgar 1989b; Roberts 1996; Lima et al. 1999). D'autre part, il peut aussi y avoir un effet de compétition intragroupe, effet qui reflète un cas de compétition par exploitation, mais qui, dans le cadre de l'effet de taille de groupe, est considérée comme une «stimulation mutuelle» entre les individus (Clark et Mangel 1986, Elgar 1989b, Lima et al. 1999): lorsque la taille du groupe augmente dans un environnement où la quantité de nourriture reste la même, un individu devra augmenter son taux d'ingestion s'il veut manger le plus de nourriture possible (Clark et Mangel 1986). Quelques expériences confirment cette dernière idée (Shaw et al. 1995, Beauchamp et Livoreil 1997). Les capucins damiers, par exemple, augmentent leur temps de recherche et diminuent leur temps de manipulation de la proie et leur vigilance individuelle quand la taille du groupe augmente de un à cinq individus (Beauchamp et Livoreil 1997).

Par conséquent, la présence d'un congénère en condition cryptique pourrait, par partage d'information ou par compétition intragroupe, contrecarrer et diminuer les effets de la crypticité observés chez des prédateurs solitaires.

Effets négatifs de la présence d'un congénère sur l'exploitation d'une proie

Être avec un congénère sur une même ressource alimentaire peut aussi avoir des conséquences négatives pour les individus. Lorsque la nourriture est distribuée en parcelles éphémères, qui peuvent être partagées par plus d'un individu, on observe souvent la mise en place d'un jeu producteur-chapardeur (Giraldeau et Beauchamp 1999, Giraldeau et Caraco 2000,) jeu dans lequel un individu producteur cherche une proie et les autres individus chapardeurs tentent de profiter des découvertes. A chaque fois qu'un individu s'adonne au

chopardage, le groupe perd un producteur et est donc moins capable de trouver des proies. L'effet de la crypticité sur le jeu producteur-charpeur a déjà été montré chez le capucin damier (*Lonchura punctulata*) (Barrette et Giraldeau, sous presse). Quatre volées de capucins damiers ont été exposées à deux environnements dans lesquels les parcelles de graines de millet à trouver étaient soit cryptiques, soit visibles. Les résultats montrent que les individus allouent une proportion plus grande de leur temps à la tactique charpeur lorsque les proies sont camouflées et donc que le nombre d'individus simultanément engagés en recherche de graines diminue dans la condition cryptique. Cela signifie que la crypticité réduirait non seulement l'efficacité de recherche de prédateurs sociaux, mais diminuerait également la pression de prédation sur les proies cryptiques.

Que la nourriture soit distribuée en parcelles ou non, le compétiteur diminue la quantité de nourriture disponible pour l'individu, réduisant ainsi son taux alimentaire dans une situation où la disponibilité de la ressource est limitée (e.g. Schoener 1983). Un congénère expérimenté, ayant un taux d'alimentation plus élevé, est un compétiteur plus efficace qu'un compétiteur naïf. Être avec un compétiteur expérimenté diminuerait plus rapidement la densité de proies disponibles, ce qui réduirait les chances de rencontres entre la proie et le prédateur et donc la possibilité d'apprentissage du prédateur (Giraldeau 1984; Giraldeau et Caraco 2000). Le phénomène d'épuisement des ressources entre les individus pourrait donc avoir des conséquences importantes dans une situation où le prédateur doit apprendre à distinguer des proies cryptiques.

De nombreuses études montrent une réduction de l'efficacité alimentaire d'un individu, même lorsque le congénère n'a pas d'effet direct sur l'épuisement de la ressource (Goss-Custard 1980, Hildrew et Townsend 1980, Hake et Ekman 1988, Johnson et al. 2001). Il existe 3 types d'interférence: active, passive et auto-imposée. L'interférence active inclut la notion d'interactions comportementales entre les individus: agression, cleptoparasitisme ou évitements délibérés des congénères (Cresswell 1997). Par exemple, lorsque le groupe devient trop grand pour la quantité de nourriture disponible, ou lorsque la proie est de taille importante et difficile à trouver et/ou à capturer, les animaux vont avoir tendance à être plus agressifs (Monaghan et Metcalfe 1985, Robb et Grant 1998, Goldberg et al. 2001, Dubois et

Giraldeau 2004). Ainsi, chez les bécasseaux maubèche (*Calidris canutus*) (Goss-Custard 1977) et les bécasseaux sanderling (*C. alba*) (Silliman et al. 1977), une augmentation de la taille du groupe conduit à une augmentation de l'agressivité entre les individus et se traduit par une diminution dans le taux d'ingestion individuel.

Une diminution du taux d'ingestion de l'individu a été aussi montrée par la seule présence d'un congénère, sans qu'il y ait forcément d'interactions entre les individus: c'est le phénomène d'interférence passive (Goss-Custard 1976, Goss-Custard 1980, Waite 1984, Poysa 1985, Shealer et Burger 1993, Cresswell 1994). Le congénère crée ainsi par inadvertance une barrière pour l'accès à la nourriture (Charnov et al. 1976). Dans un cas d'interférence passive, les coûts d'approvisionnement social dépendront donc seulement de la densité des individus au sein du groupe et de la distance entre chacun (Cresswell 1997). Chez le chevalier gambette (*Tringa totanus*), après qu'un individu ait marché sur une parcelle de boue contenant des crustacés amphipodes, le nombre d'amphipodes remontant à la surface décroît pendant quelques minutes (Goss-Custard 1970). La présence d'un congénère, induisant un réflexe antiprédateur chez la proie, perturbe donc indirectement l'efficacité alimentaire des autres membres du groupe, effet directement relié à la densité du groupe de prédateurs (Goss-Custard 1976).

Enfin des individus sociaux peuvent s'imposer des coûts alimentaires en présence de congénères: c'est le phénomène d'interférence auto-imposée (Vásquez et Kacelnik 2000, Gauvin et Giraldeau 2004). Ces deux études se sont intéressées au comportement d'approvisionnement dans le cas de compétition simulée, c'est-à-dire que les congénères n'ont pas d'actions directes sur l'épuisement de la nourriture et ne peuvent interagir physiquement sur l'approvisionnement des individus focaux. Vásquez et Kacelnik (2000) ont observé le comportement d'approvisionnement d'étourneaux qui avaient accès à deux parcelles alimentaires dont l'une était adjacente à une cage et l'autre non. Cette cage adjacente était vide, ou contenait des étourneaux ou des diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*). Lorsque la cage adjacente contient d'autres étourneaux, les individus focaux mangent plus lentement que dans le cas d'une cage vide ou contenant une autre espèce. De plus, les étourneaux mangent plus vite dans la parcelle éloignée que dans la parcelle proche de la cage contenant

les congénères. Un effet similaire a été observé chez le capucin damier (Gauvin et Giraldeau 2004). Dans cette expérience, deux rangées adjacentes de trois cages étaient placées de manière à former un corridor en U, dont les cages du bout contenaient la nourriture. À côté de des deux cages alimentaires, se trouvaient deux autres cages, qui étaient soit vides, soit avec des capucins damiers ou des perruches ondulées (*Melanopsittacus undulatus*). Les capucins damiers, placés dans le corridor, réduisent leurs déplacements entre chaque parcelle et passent plus de temps près de la cage où leurs congénères se trouvent, ils diminuent leur temps de recherche de la proie et mangent plus lentement lorsque d'autres capucins sont dans les cages adjacentes à aux cages alimentaires.

Jusqu'à maintenant, aucune étude n'a montré qu'un phénomène d'interférence, qu'elle soit active, passive ou auto-imposée en présence d'un congénère, existe en condition cryptique. Si c'était le cas, alors la présence d'un congénère pourrait donc ne pas diminuer mais au contraire accentuer l'effet de la crypticité quand le prédateur est social.

Effet de la présence d'un congénère sur l'apprentissage à exploiter une proie

L'apprentissage social, souvent par imitation, est très répandu lorsqu'il s'agit d'apprendre comment exploiter une proie (Galef et Giraldeau 2001). Les surmulots (*Rattus norvegicus*) apprennent à creuser pour chercher leur nourriture en observant des congénères engagés dans ce comportement de creusement (Laland et Plotkin 1990). Des pigeons séparés les uns des autres apprennent plus facilement de nouvelles techniques, comme par exemple percer un papier recouvrant une mangeoire pour accéder aux graines, lorsqu'ils ont vu d'autres congénères utiliser cette technique (Palameta et Lefebvre 1985). Cependant, lorsqu'ils sont en groupe avec la possibilité d'interagir entre eux, seulement quatre pigeons sur dix apprennent la technique en présence d'un démonstrateur (Lefebvre 1986). Il a été aussi montré que le chapardage interfère avec l'apprentissage social (Giraldeau et Lefebvre 1987). Dans cette expérience, huit pigeons observateurs doivent apprendre à enlever le bouchon d'un tube afin de faire tomber les graines au sol pour pouvoir les manger. Dans un cas où le chapardage n'est pas permis, les huit pigeons apprennent la technique montrée par un

démonstrateur. Cependant lorsque les conditions permettent la mise en place du jeu producteur-chapardeur, seulement deux individus sur huit apprennent à enlever le bouchon du tube. Enfin, le degré d'expérience d'un congénère peut aussi affecter l'apprentissage à exploiter une proie. Chez les diamants mandarin, des individus naïfs apprennent à reconnaître un signal lumineux signalant la présence de nourriture moins vite lorsqu'ils sont en paire avec des individus expérimentés qu'avec des non-expérimentés (Beauchamp et Kacelnik 1991).

Aussi la présence d'un congénère pourrait affecter la capacité d'apprentissage de l'individu à détecter une proie cryptique, soit en permettant par copiage une acquisition plus rapide de l'image de recherche, ou au contraire en interférant dans la formation de cette image; ce qui, à notre connaissance, n'a jamais été testé.

Objectifs

Compte tenu de tous les effets possibles associés à la présence d'un congénère lorsqu'un individu s'alimente, il y a une forte probabilité pour que les mécanismes de recherche et de détection d'une proie cryptique soient influencés de manière différente lorsque le prédateur est social ou solitaire. Par exemple, dans le cas de l'image de recherche, la présence d'un congénère pourrait accélérer la formation de l'image, mais nous pourrions aussi observer le contraire si la présence d'un congénère en situation de proies cryptiques causait une interférence dans l'apprentissage. Si le mécanisme de taux de recherche est en jeu, alors la présence d'un congénère et l'efficacité de son picorement pourraient empêcher l'individu de réduire son taux de recherche en condition cryptique et donc diminuer sa capacité à exploiter la proie. S'alimenter en compagnie de congénères pourrait par conséquent exercer d'importants effets dans la réponse d'un prédateur social face à la crypticité de sa proie.

Le but de cette étude est d'identifier les effets possibles de la présence d'un compétiteur et de son degré d'expérience sur la capacité d'un oiseau granivore, le capucin

damier, à exploiter des graines de millet présentées sur un fond qui les rend soit cryptiques, soit visibles. Les oiseaux ont été testés seuls, avec un congénère naïf ou expérimenté en condition d'approvisionnement cryptique et visible. Nous avons mesuré principalement l'effet de la présence du congénère et de son degré d'expérience sur la vigilance, la recherche et l'efficacité d'approvisionnement des individus.

**THE PRESENCE OF A CONSPECIFIC MAKES EXPLOITING
CRYPTIC PREY MORE DIFFICULT: EXPERIMENTAL
EVIDENCE FROM WILD-CAUGHT NUTMEG MANNIKINS**
(Lonchura punctulata)

SABRINA COURANT AND LUC-ALAIN GIRALDEAU
Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal

Article à soumettre à Animal Behaviour

Keywords: interference, cryptic prey, flocking, social foraging, nutmeg mannikins

ABSTRACT

When foraging for prey, a predator must overcome a number of anti-predatory strategies of its prey. Crypticity is one of the most common and efficient anti-predatory strategies; it reduces the predation pressure imposed by predators, by lowering their feeding efficiency, and forcing them to pay more attention to the substrate often at the expense of their own vigilance. The response of solitary foragers to cryptic prey has been studied repeatedly but rarely under conditions that prevail in a group foraging context. Foraging in the presence of a conspecific may either increase the feeding rate of an individual or interfere with its foraging efficiency, both effects being potentially influenced by the conspecific's experience with the foraging conditions. Our study identifies the effects that a conspecific's presence and degree of experience has on a bird's (Nutmeg mannikin *Lonchura punctulata*) ability to exploit millet seeds presented on backgrounds against which they were either cryptic or not. The birds were tested alone, with a naïve or an experienced conspecific in visible or cryptic conditions. The results confirm that cryptic seed colouration reduces the pecking efficiency of avian predators and extends this finding to a social foraging context. We show that the presence of a conspecific, whatever is its level of experience, enhances the anti-predatory effect of cryptic colouration by further reducing the efficiency of the forager's pecking. We also found that the interfering effect of a conspecific lasts well beyond the period during which it was present. These results suggest that the conspecific may interfere with the acquisition of the skill required to exploit the cryptic seeds efficiently, which is consistent with the formation of a search image. Consequently, being a social predator when foraging on cryptic prey can represent a real disadvantage compared to solitary foragers.

INTRODUCTION

Many species rely on cryptic colouration to elude detection by visually guided predators (Kettlewell 1955, Endler 1978, Endler 1984). When foraging on cryptic prey, a predator suffers an increase in both latency of prey detection and the number of detection errors (Lawrence 1985a,b, Lawrence 1986), both of which decrease its foraging efficiency. Visual predators may, however, learn to improve their ability to distinguish cryptic prey from the background. A number of studies have explored the cognitive mechanisms of prey detection, mostly by solitary foragers. For instance, the search image hypothesis holds that repeated encounter with cryptic prey allows a predator to learn the prey's features, such that it can detect it more efficiently over time (Tinbergen 1960, Dawkins 1971, Pietrewicz and Kamil 1979, Gendron 1986, Lawrence 1986). An alternative mechanism, the search rate hypothesis, proposes that when foragers recognize that cryptic prey are present, they reduce the rate at which they scan the substrate in search of prey and hence have increased detection efficiency (Gendron and Staddon 1983, Gendron and Staddon 1984, Guilford and Dawkins 1987). Both mechanisms make a number of similar predictions concerning the consequences for predators foraging on cryptic prey and can be difficult to discriminate (Reid and Shettleworth 1992, Plaisted and Mackintosh 1995). Whatever the mechanism involved, to date, few studies have explored the consequences of prey crypticity for group foragers (Barrette and Giraldeau, in press). Yet, group foraging can have a number of effects on the mechanisms used by predators to counter the crypticity of their prey.

Social foraging may enhance foraging efficiency of group members, placing individuals with unequal competitive abilities in close proximity. For example, foragers can gain information from the foraging activities of others. A forager or a group of foragers can attract others to the foraging area (e.g. Drent and Swierstra 1977) and may help naive individuals focus their attention on a particular feature of the environment (Heyes and Dawson 1990), which could increase the individual's exposure to cryptic prey and allow it to acquire search images more quickly. Furthermore, a predator can use public information acquired from a conspecific (e.g. Templeton and Giraldeau 1996) or it can utilize others as

information centres (e.g. Brown 1986, Westneat et al. 2000). Through the use of public information, an individual may be able to ascertain the quality of a resource more effectively and more quickly from experienced than from naive conspecifics (Valone 1992, Templeton and Giraldeau 1995b, Marchetti and Drent 2000), allowing it to forage more efficiently on cryptic prey. A social forager can also exploit the discoveries of other group members, a phenomenon called joining (e.g. Templeton and Giraldeau 1995a,b). Joining can increase the chances that a naive individual encounters cryptic prey. An increase in group size also results in an increase in individual feeding rate, either through scramble competition in a food-limited environment in order to gain a greater proportion of the food supply (Clark and Mangel 1986, Lima et al. 1999) or by permitting decreased levels of vigilance that allow for increased time spent searching for food (Elgar 1989b, Lima 1995, Roberts 1996, Lima et al. 1999). A predator that spends more time searching will have more time to learn how to detect cryptic prey. This decreased vigilance is not fully compensated by the increased number of eyes and then, foraging for cryptic prey may also represent a cost by decreasing the predators' vigilance against their own predators (Dukas and Ellner 1993, Dukas and Kamil 2000, Dukas 2002).

Social foraging, however, can also reduce foraging efficiency. Exploitation competition between individuals, for instance, where one individual depletes resources and leaves less for the other (e.g. Schoener 1983), can mean that the foraging efficiency of an experienced competitor, compared to a naive one, diminishes the chances of feeding and hence learning to exploit cryptic prey (Giraldeau 1984). There is evidence that learning within groups is impeded by the presence of experienced individuals. Pigeons (*Columba livia*) who shared the food discoveries of others did not learn the food-finding technique used by the discoverers (Giraldeau and Lefebvre 1987). The chances of learning a cue predictive of food availability are lower in pairs of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) when the partner is experienced rather than naive (Beauchamp and Kacelnik 1991). Conspecifics can also decrease the feeding rate of individuals, independently of their depleting effect on resource density, as a result of interference, where the presence of a conspecific delays the access to a resource (e.g. Goss-Custard 1980, Cresswell 1997). Interference may be active, for example kleptoparasitism between individuals (e.g. Brockmann and Barnard 1979, Elgar 1989a,

Triplet et al. 1999) or overt aggression when food is difficult to find (Silliman et al. 1977, Goldberg et al. 2001, Dubois and Giraldeau 2004), such as cryptic prey. Interference may also be passive, where the conspecific inadvertently obstructs the access to prey (e.g. Charnov et al. 1976), or self-imposed, where reduced feeding rates are independent of any effect on resource levels or physical interactions among foragers (e.g. Vásquez and Kacelnik 2000, Gauvin and Giraldeau 2004). For instance, when feeding in the company of non-competitor conspecifics, nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) spent more non-foraging time near them, fed more slowly, reduced travel times between patches, reduced their vigilance time and pecked more slowly (Gauvin and Giraldeau 2004). To date, we do not know the consequences of such behavioural interference when social foragers exploit cryptic prey.

Given both these enhancing and interfering effects of companions on foraging behaviour, it is likely that the mechanisms used by social foragers to counter cryptic prey will behave differently from those described in solitary foragers, but predicting the exact effect can be tricky. For instance, the enhancing effects of companions on pecking rate can accelerate the formation of searching images. However, interference that slows pecking rate can have the opposite effect. And so, in that case, having been with a conspecific also will have an effect that persists even when the conspecific has left, because the individual, distracted by the presence of the conspecific, may have had less time to learn how to detect cryptic prey. If foragers respond to cryptic prey by reducing their search rate in order to increase detection efficiency, their response may be cancelled by the opposing effects of increased foraging rates required to counter competition when in a group, but in this case, the effect should not be detectable once the conspecific has left, the individual being able to reduce his searching rate once alone.

In this study, we explore the effect that the presence of a single conspecific will have on a social forager's ability to exploit dispersed millet seeds (*Panicum sp.*) presented on a cryptic as opposed to non-cryptic backgrounds. The birds (*L. punctulata*) were first tested alone, then with a naïve or an experienced conspecific in visible or cryptic conditions, and

then alone again. We measure the extent to which the presence of a conspecific and its degree of experience affects the individuals' vigilance, search and foraging efficiencies.

METHODS

Subjects

Nutmeg mannikins (*L. punctulata*), also known as spotted munias, are small (± 10 g), sexually monomorphic granivorous south-east asian estrildid birds that forage naturally in groups (Goodwin 1982; Immelmann 1982). Sixty-six (16 males, 14 females, 36 unsexed) commercially purchased wild caught adults were maintained indoors on a 12:12h light: dark cycle at temperatures of 23-26°C. The birds were identified individually by coloured leg bands and acrylic paint marks on their head and tail feathers. Ten birds that had previously experienced cryptic foraging conditions were assigned to two flocks of five individuals, the others were randomly assigned to four flocks of 14 individuals. Outside of the experimental periods, they had ad libitum access to water and a mixture of white, red, golden and Siberian millet as well as canary seeds.

The foraging conditions

Birds foraged for about 200 white millet seeds dispersed in a rectangular 22 cm x 14 cm dish. Depending on the colour of the aquarium gravel that covered the dish's bottom, the seeds were either cryptic or visible. In the visible condition, the gravel was painted with a single coat of glossy enamel black interior-exterior acrylic latex and was spread to cover as uniformly as possible a piece of black cardboard in the bottom of the dish. In the cryptic condition, both the gravel and the piece of cardboard were painted with a single coat of yellow enamel interior-exterior acrylic latex that matched as closely as possible the seed colour.

Birds were located in compartments to the left and right of the food dish. Partitions could be lifted to allow birds, in one or both compartments, access to the food dish.

Experimental procedure

Training to use the experimental apparatus and foraging conditions

On days 1 and 2, all 66 individuals were placed singly in the apparatus twice a day for a period of 5-10 min. The food dish then contained the commercial seed mixture, sprinkled over grey aquarium gravel. From days 3 to 7, 56 birds were randomly chosen to be familiarised with either the black or the yellow substrate. The seeds used during these familiarisation sessions were husked millet seeds dyed red (Club House red food colour preparation). The remaining 10 birds were separated into two groups of five individuals and allowed to acquire experience exploiting either cryptic or visible white millet seeds. The individuals were considered experienced in the cryptic condition when they managed to eat as many seeds during a test period as experienced birds in the visible condition (more than 50 seeds in 5 min).

Testing

Forty-two naive individuals were tested: 14 without conspecific (S), 14 with a naive (N) and 14 with an experienced (E) conspecific. When a conspecific is present, its identity was chosen randomly every day. From days 8 to 10, each of the 42 individuals was tested in the visible condition. Then, from days 11 to 13, they were all tested in the cryptic condition. Finally, from days 14 to 16, the 28 individuals that had foraged with a companion were tested alone in the cryptic condition.

A trial started when partitions were lifted. The competitor was allowed to land on the food dish just before the focal bird. At the end of a trial, all the food left on the surface was removed with a small brush.

Recording behaviour

The experimenter (S.C.) observed a focal bird through a tinted glass as it foraged on the experimental food dish. Each trial was taped using two video cameras. One camera provided a close-up of the focal bird and the other one, placed horizontally facing the food dish, provided a wide shot of the entire scene. Video recordings from both cameras were captured on a computer using "Dazzle" software and then analysed using "Noldus Observer 4.1. Videopro" as the event recording software, each camera yielding different types of observations. The following behaviours of the focal animal were recorded from the video playbacks:

- *From the "close-up" camera:*

- (1) **Seed eaten:** pecks and eats a seed.
- (2) **Detection error:** pecks at the dish surface without obtaining a seed.
- (3) **Latency:** interval from start of a trial to the first seed.

- *From the "wide shot" camera:*

- (4) **Vigilance:** when a projected line between the bird's eye and nare was at the horizontal or above.
- (5) **Searching:** when the projected line between the bird's eye and nare was below the horizontal.

Statistical analyses

For each focal bird and each day, we calculated the frequency and the mean duration of vigilance and food searching. Mean duration of events was calculated as the sum of durations of all events divided by the total number of events. We counted the total number of seeds eaten and the total number of detection errors. We defined foraging efficiency as the

total number of seeds eaten divided by the total number of pecks (seed eaten + detection error).

We analysed the data using repeated measures analyses of variance (ANOVAR) with foraging condition (cryptic vs. visible) as a within-subject factor and conspecific level (S, N, E) as a between-subject factor. When there was a significant interaction between foraging condition and conspecific level in the ANOVAR, we used paired-t tests, with Bonferroni correction, as *post hoc* tests to examine the effect of condition, and independent-t tests, with Bonferroni correction, as *post hoc* tests to examine the effect of conspecific level. ANOVAR involving the mean duration of searching and vigilance behaviours as well as foraging efficiency were conducted using logarithmic and inverse-transformed values, respectively. In order to assess whether having been with a conspecific in a cryptic situation affected an animal's subsequent foraging, we used one-way analyses of variance (ANOVA) with conspecific level as a factor. Least Significant Difference pairwise comparisons were used when the factor conspecific level was significant. Unless specified, all values in the text are reported as mean \pm SEM. Statistical analyses used SPSS 10.0 for Windows.

RESULTS

Results are based on a total of 378 trials, totalizing 1890 min of observation. Every experimental trial lasted 5 min. The foraging rates of individuals tested with a naïve conspecific in the cryptic condition declined significantly after 4-5 min (ANOVAR with time as a between-subject factor, $F_{4,52} = 8.337$, $p < 0.001$) (Figure 1). There was no significant difference between the number of seeds eaten during the first and the second minute of a trial ($p > 0.05$), or between the first and the third minute ($p > 0.05$). So, in order to reduce the effect of seed depletion, all subsequent analyses concern only the first 3 min of each test.

It took an average of 5.3 trials per bird to become experienced in the cryptic condition. Moreover, the naïve conspecifics had never been exposed to the cryptic condition prior to the test. The degree of experience of the conspecific however did not affect any of the variables analysed. Consequently results from both conspecific conditions were lumped, resulting now and for the rest of the analyses in only two conspecific levels: conspecific present (C) ($N = 28$) and no conspecific (S) ($N = 14$).

Effect of crypticity and conspecific presence on food searching and vigilance

Foraging in the cryptic compared to the visible condition lowered frequencies of both vigilance and of food searching (respectively: $F_{1,40} = 8.754$, $p = 0.005$; $F_{1,40} = 9.716$, $p = 0.003$). Conspecific presence effected the frequency of either vigilance or food searching in either foraging condition, but the effect was not statistically significant (vigilance: $F_{1,40} = 3.398$, $p = 0.073$; food searching: $F_{1,40} = 2.909$, $p = 0.096$) (Figure 2a and 2b).

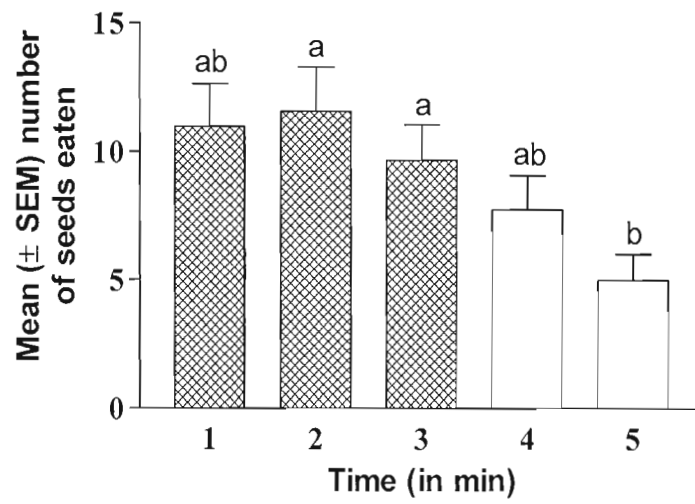


Figure 1: Mean of number of seeds eaten each minute during 5 min trials by fourteen nutmeg mannikins (*L. punctulata*) tested with a naive conspecific and foraging for white millet seeds on a cryptic condition.

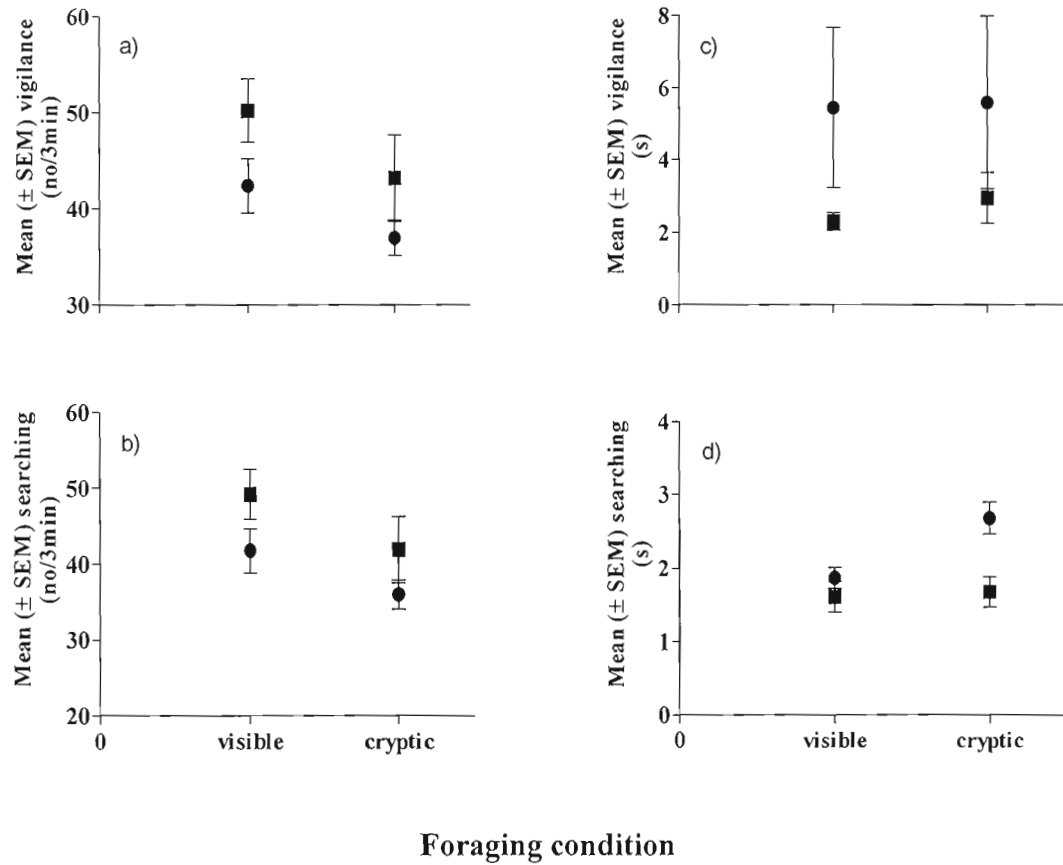


Figure 2: Mean frequencies (a, b) and duration (c, d) of vigilance and food searching of nutmeg mannikins (*L. punctulata*) foraging for white millet seeds in a visible and a cryptic condition, in presence (●) (N =28) or absence (■) (N =14) of a conspecific.

The mean duration of vigilance was unaffected by either foraging condition or conspecific presence (respectively, $F_{1,40} = 0.084$, $p = 0.774$ and $F_{1,40} = 0.018$, $p = 0.926$) (Figure 2c). The mean duration of food searching however depended on both conspecific presence and foraging condition (significant condition X conspecific interaction: $F_{1,40} = 7.252$, $p = 0.010$) (Figure 2d). Cryptic seed condition increased the mean duration of food searching but only when a conspecific was present ($t = -3.043$, $df = 40$, $p = 0.004$).

Effect of crypticity and conspecific presence on foraging efficiency

The number of seeds eaten (22.8 ± 1.3) was significantly lower in the cryptic compared to the visible (37.0 ± 2.1 seeds) foraging condition ($F_{1,34} = 58.039$, $p < 0.001$). Latency was also longer in the cryptic (17.7 ± 2.1 s) than in the visible (2.9 ± 1.3 s) foraging condition ($F_{1,34} = 9.089$, $p = 0.005$). The effect of the conspecific on the number of seeds eaten depended on the foraging condition (significant condition X conspecific interaction: $F_{1,34} = 6.636$, $p = 0.015$) (Figure 3a). When birds were alone in the visible condition, they ate less seeds than birds with a conspecific, whereas in the cryptic foraging condition, more seeds were eaten when birds were alone than when they were with a conspecific.

The frequency of detection errors was significantly higher in the cryptic than in the visible foraging condition ($F_{1,34} = 47.213$, $p < 0.001$) but conspecific presence had no significant effect on detection errors in either foraging conditions ($F_{1,34} = 1.360$, $p = 0.252$) (Figure 3b).

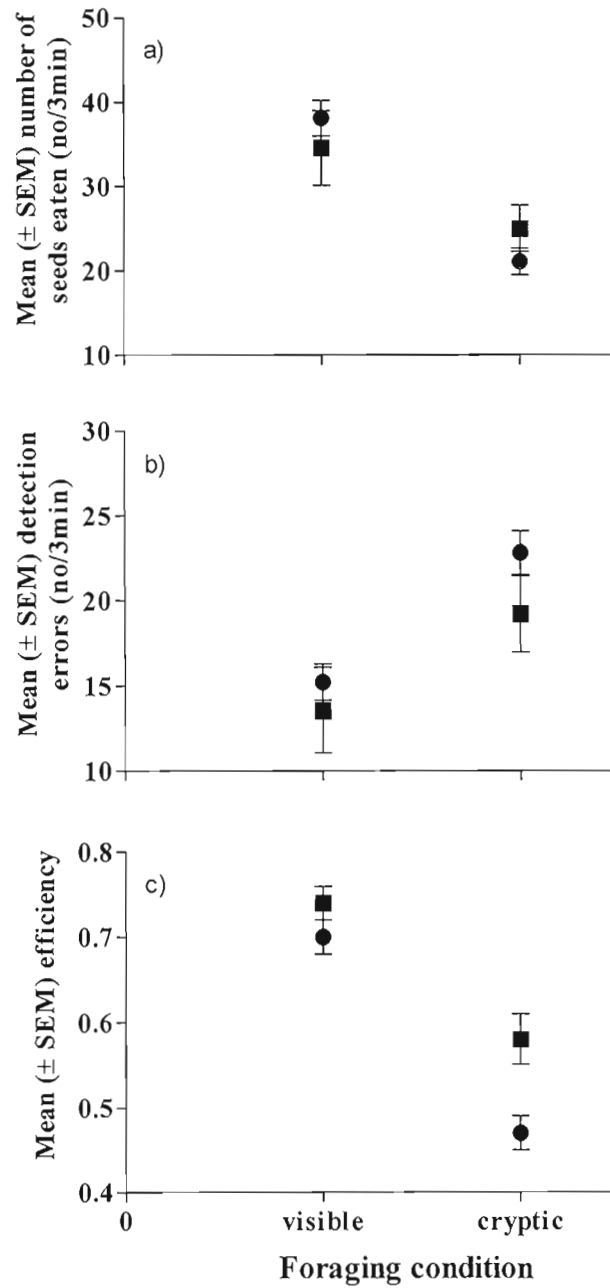


Figure 3: Number of seeds eaten (a), detection errors (b) and foraging efficiency (c) of nutmeg mannikins (*L. punctulata*) foraging for white millet seeds in a visible and a cryptic condition, in presence (●) (N = 24) or absence (■) (N = 12) of a conspecific.

The foraging efficiency of the focal birds was lower in the cryptic (0.51 ± 0.02) than in the visible (0.72 ± 0.01) foraging condition ($F_{1,34} = 152.322$, $p < 0.001$). The effect of the conspecific on foraging efficiency depended on the foraging condition (significant condition X conspecific interaction: $F_{1,34} = 9.478$, $p = 0.004$). In the visible foraging condition, conspecific presence had no significant effect on efficiency, but in the cryptic condition, a bird without a conspecific was more efficient than a bird with a conspecific ($t = -3.548$, $df = 34$, $p = 0.001$) (Figure 3c).

Effect of having been with a conspecific on foraging efficiency in the cryptic condition

The foraging behaviour of birds tested alone in the cryptic seed condition depended on whether they had been in the presence of a conspecific or not in the previous condition. Individuals that had foraged with a conspecific ate significantly fewer seeds than those that had never experienced conspecifics during the earlier phases of the experiment ($t = 2.869$, $df = 34$, $p = 0.007$) (Figure 4a).

Having foraged with conspecifics had no effect on the number of foraging errors ($t = 0.683$, $df = 34$, $p = 0.499$) but it significantly reduced an animal's foraging efficiency. When tested alone, individuals that had foraged with a conspecific experienced significantly lower foraging efficiency than birds that had never experienced conspecifics ($t = 2.923$, $df = 34$, $p = 0.006$) (Figure 4b).

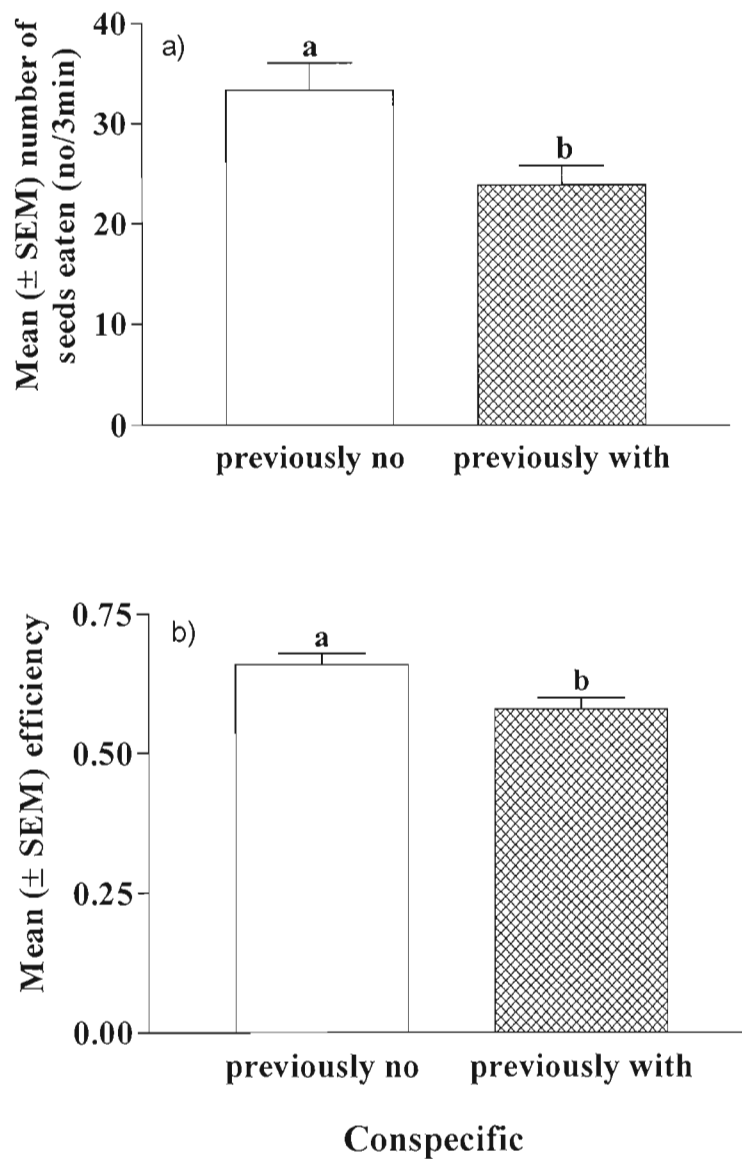


Figure 4: Mean number of seeds eaten (a) and foraging efficiency (b) of nutmeg mannikins (*L. punctulata*) foraging alone for white millet seeds in a cryptic condition, when they had previously foraged without a conspecific (N = 12) or previously foraged with a conspecific (N = 24).

DISCUSSION

Our results indicate that the presence of a conspecific has an effect on a forager's response to cryptic prey. We found that in our conditions, interference from a conspecific was weak when seeds were visible, but the presence of a conspecific had a much stronger effect when the prey were cryptic. The interfering effect of a conspecific for cryptic seeds lasted well beyond the period during which the conspecific was present, suggesting that it may have interfered with the acquisition of the skills required to exploit the cryptic seeds efficiently. Hence, the level of interference imposed by conspecifics may depend on the extent to which prey are cryptic and extend to periods during which conspecifics are no longer present. Our results suggest that conspecifics may have neutral effects for visible prey but turn into competitors when the prey turn cryptic. We discuss the implications of these results.

The effect of conspecifics

The presence of a conspecific appears to add to the difficulty of exploiting cryptic prey. When foraging for cryptic seeds with a single conspecific, the focal bird searched more (no change in frequency but longer bouts of searching), ate fewer seeds and experienced lower foraging efficiencies than individuals without a conspecific. This effect could be a consequence of direct competition resulting from seed depletion (e.g. Ranta et al. 1993, 1995, Rita and Ranta 1998, Beauchamp 1998). However, we feel depletion is an unlikely explanation for this effect for two reasons: we focussed our analyses only on the first 3 min of a trial, well before any detectable depletion effect sets in; and the observed reduction of an individual's capacity to exploit cryptic prey in the presence of a conspecific was not affected by the conspecific's level of experience and hence pecking speed. So any explanation of this interference effect of the conspecific must be related to its presence rather than its effect on

resource density. It is more likely therefore that conspecifics imposed interference as a result of their mere presence.

The nutmeg mannikins showed no aggression during the experiment and the way the seeds were dispersed removed any opportunity for kleptoparasitism. Consequently, the interference we observed did not involve active interactions with the conspecific and is more likely passive of the type when a conspecific creates a barrier to prey encounters (Charnov et al. 1976), or when the mere presence of conspecifics leads to a self-imposed reduced feeding rate (Vásquez and Kacelnik 2000, Gauvin and Giraldeau 2004). The mere presence of three nutmeg mannikins in a cage adjacent to a foraging patch was sufficient to reduce the foraging and pecking rates of a solitary bird (Gauvin and Giraldeau 2004). Although we cannot rule out the effect of any real physical interaction between the birds in our experiment, we feel it is more likely that the conspecific resulted in self-imposed reduction in foraging rate.

Interference and search image

We found that the interference effect of a conspecific could be detected well beyond the period during which the conspecific was present. Upon the subsequent confrontation with cryptic seeds, the birds that had foraged with a conspecific remained less efficient at feeding on cryptic prey than birds that had always foraged alone. The conspecific therefore may have interfered with the acquisition of the skill required to exploit the cryptic seeds efficiently. The distraction caused by the conspecific may have reduced the acquisition of a search image compared to the solitary birds. The idea that the presence of conspecifics could interfere with the formation of search image has already been suggested by Lawrence (1986). In his study, two of six blackbirds (*Turdus merula* L.) failed to acquire search images for cryptic prey (experiment 3 of Lawrence 1985b). In practice two or more blackbirds approached the background at similar times (Lawrence 1985a) and he suggested that the presence of others may have an effect (Lawrence 1986).

There are a number of examples of how conspecifics could interfere with the acquisition of foraging skill. For instance, Giraldeau (1984) predicts that the proficiency level of a conspecific could reduce the learning opportunities of naive individuals by removing food, creating what he termed frequency-dependent learning. Since depletion is an unlikely factor in the current experiment, the conspecific was unlikely to have reduced the availability of learning opportunities in any important way.

A more likely effect may be simple distraction. For example, the presence of an experienced partner acting as a reliable indicator of feeding opportunities overshadowed the signals needed to exploit new foraging situations and prevented naive zebra finches from learning the accurate predictor of food availability (Beauchamp and Kacelnik 1991). Fernández-Juricic et al. (2005) also showed that scanning in starlings (*Sturnus vulgaris*) is strongly connected to the monitoring of other flock members. Our birds could also have spent time they would otherwise have used to peck at seeds watching each other. The time spent monitoring a conspecific can lower the individual time of food searching, and so reduce the time needed to improve its efficiency to forage on cryptic prey.

It is possible finally that distraction from the conspecific reduced learning, as a result of limited attention (Dukas and Kamil 2000, Dukas and Kamil 2001, Dukas 2002). Limited attention strongly affects the formation of search images in blue jays (*C. cristata*) (Dukas and Kamil 2001). Jays detect targets at a lower rate when they have to search for two target types rather than one. The amount of information foragers had to process at any given time might affect their feeding success.

Our study therefore is consistent with the presence of a conspecific interfering with the acquisition of search images but it would be important for future studies to examine more closely exactly how the presence of conspecifics can induce this effect.

Ecological and evolutionary implications

Our results show that the presence of conspecifics when foraging on cryptic prey may represent additional costs of group living. The presence of conspecifics, by reducing feeding efficiency or by distracting a predator, may affect its survival and reproduction on the short-term, when the conspecific is present, and even on a longer period, when it is absent. So when exploiting cryptic prey, it is possible that social predators, compared to solitary predators, are constrained to avoid these prey. The efficiency of cryptic colouration as an anti-predatory device seems therefore to be influenced by whether or not predators are social. It would be worth investigating whether crypticity is a more common antipredatory strategy against groups as opposed to solitary foragers.

ACKNOWLEDGMENTS

This study and S.C. were funded by a discovery grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to L.-A.G. S.C. was also financially supported by scholarships from Programme de bourses aux étudiantes-es de maîtrise et de doctorat de l'Université du Québec à Montréal.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette expérience est la deuxième, après Barrette et Giraldeau (sous presse), à étudier l'effet de la crypticité des proies sur le comportement d'approvisionnement de prédateurs vivant en groupe, mais elle est la première à s'intéresser plus particulièrement à l'effet de la présence d'un congénère et de son degré d'expérience sur la capacité d'un individu à exploiter une proie cryptique lorsque la nourriture est dispersée.

Nos résultats confirment que la crypticité réduit l'efficacité de picorement d'un individu, et ce même dans un contexte d'approvisionnement social. La présence du congénère, quelque soit son degré d'expérience, intensifie l'effet de la crypticité. Notre étude est aussi la première à montrer que l'effet d'interférence du congénère dure même en son absence, et qu'un individu habitué à se nourrir en groupe reste moins efficace lorsqu'il est seul qu'un prédateur solitaire. La présence d'un congénère interfère donc dans la capacité d'un prédateur à exploiter efficacement des proies cryptiques et à former une image de recherche.

Par conséquent, du point de vue du prédateur, être avec un congénère lorsque tous deux chassent des proies cryptiques représente un coût additionnel à la vie de groupe. Le congénère, en réduisant l'efficacité alimentaire ou en distrayant le prédateur, pourrait affecter notablement sa survie et sa reproduction lorsqu'il est présent, mais aussi sur un plus long terme, en son absence. Il est donc possible que des prédateurs sociaux soient contraints d'éviter d'exploiter des proies cryptiques. Du point de vue de la proie, être cryptique représenterait donc un avantage non négligeable lorsque le prédateur est grégaire. L'efficacité de la coloration cryptique en tant que stratégie antiprédatrice semblerait par conséquent être influencée par le degré de socialité du prédateur. Il serait maintenant souhaitable de vérifier en milieu naturel si la crypticité est véritablement une stratégie antiprédatrice plus commune quand le prédateur est social plutôt que solitaire.

RÉFÉRENCES

- BARRETTE, M., et GIRALDEAU, L.-A. Sous presse. Prey crypticity reduces the proportion of group members searching for food. *Anim. Behav.*
- BARTA, Z., et GIRALDEAU, L.-A. 2000. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: a state-dependent dynamic game analysis. *Am. Nat.* **155**: 570-582.
- BEAUCHAMP, G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biol. Rev.* **73**: 449-472.
- BEAUCHAMP, G., et KACELNIK, A. 1991. Effects of the knowledge of partners on learning rates in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* **41**: 247-253.
- BEAUCHAMP, G., et LIVOREIL, B. 1997. The effect of group size on vigilance and feeding rate in spice finches (*Lonchura punctulata*). *Can. J. Zool.* **75**: 1526-1531.
- BROCKMANN, H.J., et BARNARD, C.J. 1979. Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* **27**: 487-514.
- BROWN, C.R. 1986. Cliff swallow colonies as information centres. *Science.* **234**: 83-85.
- CHARNOV, E.L., ORIANI, G.H., et HYATT, K. 1976. Ecological implications of resource depression. *Am. Nat.* **110**: 247-259.
- CLARK, C.W., et MANGEL, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Popul. Biol.* **17**: 141-166.
- CREEL, S., et CREEL, N.M. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* **50**: 1325-1339.
- CRESSWELL, W. 1994. Flocking as an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa tetanus*. *Anim. Behav.* **47**: 433-442.
- CRESSWELL, W. 1997. Interference competition at low competitor densities in blackbirds *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* **66**: 461-471.
- DAWKINS, M. 1971. Perceptual changes in chicks: another look at the 'search image' concept. *Anim. Behav.* **19**: 566-574.
- DAWKINS, R., et KREBS, J.R. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **205**: 489-511.

- DRENT, R., et SWIERSTRA, P. 1977. Goose flocks and food-finding: field experiments with barnacle geese in winter. *Wildfowl*. **28**: 15-20.
- DUBOIS, F., et GIRALDEAU, L.-A. 2004. Reduced resource defence in an uncertain world: an experimental test using captive nutmeg mannikins. *Anim. Behav.* **68**: 21-25.
- DUKAS, R. 1998. Constraints on information processing and their effects on behaviour. Dans: *Cognitive Ecology* (Dukas, R., Éd.), pp. 89-127. Chicago University Press, Chicago.
- DUKAS, R. 2002. Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **357**: 1539-1547.
- DUKAS, R., et ELLNER, S. 1993. Information processing and prey detection. *Ecology*. **74** (5): 1337-1346.
- DUKAS, R., et KAMIL, A.C. 2000. The cost of limited attention in blue jays. *Behav. Ecol.* **11** (5): 502-506.
- DUKAS, R., et KAMIL, A.C. 2001. Limited attention: the constraint underlying search image. *Behav. Ecol.* **12**(2): 192-199.
- ELGAR, M.A. 1989a. Kleptoparasitism: a cost of aggregating for an orb-weaving spider. *Anim. Behav.* **37**: 1052-1055.
- ELGAR, M.A. 1989b. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* **64**: 13-33.
- ENDLER, J.A. 1978. A predator's view of animal colour patterns. *Evol. Biol.* **11**: 319-364.
- ENDLER, J.A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in Poeciliid fishes. *Env. Biol. Fish.* **9**: 173-190.
- ENDLER, J.A. 1984. Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.* **22**: 187-231.
- ERICHSEN, J.T., KREBS, J.R., et HOUSTON, A.I. 1980. Optimal foraging and cryptic prey. *J. Anim. Ecol.* **49**: 271-276.
- FANSHAWE, J.H, et FITZGIBBON, C.D. 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim. Behav.* **45**: 479-490.
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E., SMITH, R., et KACELNIK, A. 2005. Increasing the costs of conspecific scanning in socially foraging starlings affects vigilance and foraging behaviour. *Anim. Behav.* **69**: 73-81.

- FOSTER, S.A. 1985. Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defending resources. *Anim. Behav.* **33**: 782-792.
- 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., et GIRALDEAU, L.-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. Behav.* **61**: 3-15.
- GAUVIN, S., et GIRALDEAU, L.-A. 2004. Nutmeg mannikins (*Lonchura punctulata*) reduce their feeding rates in response to simulated competition. *Oecologia.* **139**: 150-156.
- GENDRON, R.P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. *Anim. Behav.* **34**: 898-912.
- GENDRON, R.P., et STADDON, J.E.R. 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *Am. Nat.* **121**: 172-186.
- GENDRON, R.P., et STADDON, J.E.R. 1984. A laboratory simulation of foraging behavior: the effect of search rate on the probability of detecting prey. *Am. Nat.* **124**: 407-415.
- GESE, E.M., RONGSTAD, O.J., et MYTTON, W.R. 1988. Relationship between coyote group size and diet in SE Colorado. *J. Wildl. Manag.* **52**: 647-653.
- GIRALDEAU, L.-A. 1984. Group foraging: the skill pool effect and frequency-dependent learning. *Am. Nat.* **124**: 72-79.
- GIRALDEAU, L.-A., et BEAUCHAMP, G. 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *TREE.* **14 (3)**: 102-106.
- GIRALDEAU, L.-A., et CARACO, T. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton, New-Jersey: Princeton University Press.
- GIRALDEAU, L.-A., et LEFEBVRE, L. 1987. Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behaviour in pigeons. *Anim. Behav.* **35**: 387-394.
- GOLDBERG, J.L., GRANT, J.W.A., et LEFEBVRE, L. 2001. Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the zenadia dove. *Behav. Ecol.* **12**: 490-495.
- GOODWIN, D. 1982. *Estrid finches of the world*. Oxford University Press, Oxford.

- GOSS-CUSTARD, J.D. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. Dans: *Social Behaviour in Birds and Mammals* (Éd. par J.H. Crook), pp. 3-35. London: Academic Press.
- GOSS-CUSTARD, J.D. 1976. Variation in the dispersion of Redshank, *Tringa tetanus*, on their winter feeding grounds. *Ibis*. **118**: 257-263.
- GOSS-CUSTARD, J.D. 1977. The ecology of the Wash. III Density-related behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii). *J. App. Ecol.* **14**: 721-739.
- GOSS-CUSTARD, J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. *Ardea*. **68**: 31-52.
- GUILFORD, T., et DAWKINS, M.S. 1987. Search images not proven: a reappraisal of recent evidence. *Anim. Behav.* **35**: 1838-1845.
- HAKE, M., et EKMAN, J. 1988. Finding and sharing depletable patches: when group foraging decreases intake rate. *Ornis Scand.* **19**: 275-279.
- HEYES, C.M., et DAWSON, G.R. 1990. A demonstration of observational learning in rats using a bidirectional control. *Q. J. Exp. Psychol. B.* **42(1)**: 59-71.
- HILDREW, A.G., et TOWNSEND, C.R. 1980. Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa*. *Anim. Behav.* **28**: 553-560.
- IMMELMANN, K. 1982. *Australian finches in bush and aviary*. 3rd ed. Angus & Robertson, Londres.
- INGLIS, I.R., et ISAACSON, A.J. 1978. The responses of dark-bellied brent geese to models of geese in various postures. *Anim. Behav.* **26**: 953-958.
- JOHNSON, C.A., GIRALDEAU, L.-A., et GRANT, J.W.A. 2001. The effect of handling time on interference among house sparrows foraging at different seed densities. *Behaviour*. **138**: 597-614.
- KAUFMAN, D.W. 1974. Adaptive coloration in *Peromyscus polionotus*: Experimental selection by owls. *J. Mammal.* **55**: 271-283.
- KAUFMAN, D.W., et KAUFMAN, G.A. 1976. Pelage coloration of the old-field mouse with comments on adaptive coloration. *Acta Theriol.* **21**: 165-168.
- KETTLEWELL, H.B.D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*. **9**: 323-342.

- KETTLEWELL, H.B.D. 1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*. **10**: 287-301.
- KREBS, J.R. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Can. J. Zool.* **51**: 1275-1288.
- KREBS, J.R. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*. **51**: 99-134.
- LALAND, K.R. et PLOTKIN, H.C. 1990. Social learning and social transmission of digging for buried food in Norway rats. *Anim. Learn. Behav.* **18**: 246-251.
- LAWRENCE, S.E. 1985a. Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula* L.): short-term learning. *Anim. Behav.* **33**: 929-937.
- LAWRENCE, S.E. 1985b. Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula* L.): long-term learning. *Anim. Behav.* **33**: 1301-1309.
- LAWRENCE, S.E. 1986. Can great tits (*Parus major*) acquire search images? *Oikos*. **47**: 3-12.
- LAWRENCE, S.E. 1988. Why blackbirds overlook cryptic prey: search rate or search image? *Anim. Behav.* **37**: 157-160.
- LEFEBVRE, L. 1986. Cultural diffusion of a novel food-finding behaviour in urban pigeons: an experimental field test. *Ethology*. **71**: 295-304.
- LEMON, W.C., et BARTH, R.H. Jr. 1992. The effects of feeding rate on reproductive success in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* **44**: 851-857.
- LIMA, S.L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* **49**: 11-20.
- LIMA, S.L., ZOLLNER, P.A., et BEDNEKOFF, P.A. 1999. Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in dark-eyed juncos (*Juncos hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **46**: 110-116.
- MARCHETTI, C., et DRENT, P.J. 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Anim. Behav.* **60**: 131-140.
- MONAGHAN, P., et METCALFE, N.B. 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Anim. Behav.* **33**: 993-999.
- MURTON, R.K., WESTWOOD, N.J. et ISAACSON, A.J. 1974. A study of wood pigeon shooting: the exploitation of a natural population. *J. Appl. Ecol.* **11**: 61-81.

- PALAMETA, B., et LEFEBVRE, L. 1985. The social transmission of food finding techniques in pigeons: what is learned? *Anim. Behav.* **33**: 892-896.
- PIETREWICZ, A.T., et KAMIL, T.D. 1979. Search images formation in the blue jay *Cyanocitta cristata*. *Science*. **204**: 1332-1333.
- PLAISTED, K.C., et MACKINTOSH, N.J. 1995. Visual search for cryptic stimuli in pigeons: implications for the search image and search rate hypotheses. *Anim. Behav.* **50**: 1219-1232.
- POYSA, H. 1985. Circumstantial evidence of foraging interference between two species of dabbling ducks. *Wilson Bull.* **97**: 541-543.
- RANTA, E., RITA, H., et LINDSTRÖM, K. 1993. Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. *Am. Nat.* **142(1)**: 42-58.
- RANTA, E., RITA, H., et PEUHKURI, N. 1995. Patch exploitation, group foraging, and unequal competitors. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**: 1-5.
- REID, P.J., et SHETTLEWORTH, S.J. 1992. Detection of cryptic prey: search image or search rate? *J. Experim. Psychol.: Anim. Behav. Process.* **18**: 273-286.
- RITA, H., et RANTA, E. 1998. Competition in group of equal foragers. *Am. Nat.* **152(1)**: 71-81.
- ROBB, S.E., et GRANT, J.W.A. 1998. Interactions between the spatial and temporal clumping of food affect the intensity of aggression in Japanese medaka. *Anim. Behav.* **56**: 29-34.
- ROBERTS, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.* **51**: 1077-1086.
- RÖELL, A. 1978. Social behaviour of the jackdaw, *Corvus monedula*, in relation to its niche. *Behaviour*. **64**: 1-124.
- SASVÁRI, L. 1979. Observational learning in great, blue and marsh tits. *Anim. Behav.* **27**: 767-771.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* **122**: 240-285.
- SHAW, J.J., TREGENZA, T., PARKER, G.A., et HARVEY, I.F. 1995. Evolutionarily stable foraging speeds in feeding scrambles: a model and an experimental test. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **260**: 273-277.

- SHEALER, D.A., et BURGER, J. 1993. Effects of interference competition on the foraging activity of tropical roseate terns. *Condor*. **95**: 322-329.
- SILLIMAN, J., MILLS, G.S., et ALDEN, S. 1977. Effect of flock size on foraging activity in wintering sanderlings. *Wilson Bull.* **89**: 434-438.
- SMITH, J.W., BENKMAN, C.W., et COFFEY, K. 1999. The use and misuse of public information by foraging red crossbills. *Behav. Ecol.* **10**: 54-62.
- SUBOSKI, M.D., et BARTASHUNAS, C. 1984. Mechanisms for social transmission of pecking preference to neonatal chicks. *J. Exp. Psych.: Anim. Behav. Proc.* **10**: 182-194.
- SWANEY, W., KENDAL, J., CAPON, H., BROWN, C., et LALAND, K.N. 2001. Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Anim. Behav.* **62**: 591-598.
- TEMPLETON, J.J., et GIRALDEAU, L.-A. 1995a. Public information cues affect the scrounging decisions of starlings. *Anim. Behav.* **49**: 1617-1626.
- TEMPLETON, J.J., et GIRALDEAU, L.-A. 1995b. Patch assessment in foraging flocks of European starlings – evidence for the use of public information. *Behav. Ecol.* **6**: 65-72.
- TEMPLETON, J.J., et GIRALDEAU, L.-A. 1996. Vicarious sampling: the use of personal and public information by starlings foraging in a simple patchy environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**: 105-114.
- THOMPSON, W.A. et VERTINSKY, I. 1975. Bird flocking revisited: the case with polymorphic prey. *J. Anim. Ecol.* **43**: 755-765.
- TINBERGEN, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. *Arch. Néerl. Zool.* **13**: 265-343.
- TRIPLET, P., STILLMAN, R.A., et GOSS-CUSTARD, J.D. 1999. Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *J. Anim. Ecol.* **68**: 254-265.
- VALONE, T.J. 1989. Group foraging, public information and patch estimation. *Oikos*. **56**: 357-363.
- VALONE, T.J. 1992. Information for patch assessment: a field investigation with black-chinned hummingbirds. *Behav. Ecol.* **3**: 211-222.
- VALONE, T.J. 1993. Patch information estimation – a cost of group foraging. *Oikos*. **68**: 258-266.

- VÁSQUEZ, R.A., et KACELNIK, A. 2000. Foraging rate versus sociality in the starling *Sturnus vulgaris*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**: 157-164.
- WAITE, R.K. 1984. Sympatric corvids: effects of social behaviour, aggression and avoidance on feeding. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **15**: 55-59.
- WESTNEAT, D.F., WALTERS, A., McCARTHY, T.M., HATCH, M.I., et HEIN, W.K. 2000. Alternative mechanisms of non-independent mate choice. *Anim. Behav.* **59**: 467-476.
- WICKLUND, C. 1975. Pupal color polymorphism in *Papilio machaon* L. and the survival in the field of cryptic versus non-cryptic pupae. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **127**: 73-84.