

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

INFORMATION PUBLIQUE ET CHOIX DU PARTENAIRE DE REPRODUCTION

CHEZ UNE ESPÈCE MONOGAME,

LE DIAMANT MANDARIN (*TAENIOPYGIA GUTTATA*)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

KIMBERLY-ANN CÔTÉ

NOVEMBRE 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

En toute fin, il m'est possible de dire que l'exercice de la maîtrise en a valu la peine, ne serait-ce que parce que ce projet m'a menée un peu plus au bout de moi-même, faisant au détour la rencontre de quelques personnes déterminantes auxquelles il m'importe de dire merci. Il faut donc d'abord remercier le parfait complice dans cette histoire, mon directeur de maîtrise Luc-Alain Giraldeau. J'admire son idéalisme et l'énergie qu'il met à essayer de pousser notre université de l'avant, à faire de notre département un milieu où les idées sont discutées, où la science progresse. Je lui serai éternellement reconnaissante de sa patience avec mon esprit incertain et divagant, de ses précieux enseignements pour parfaire mon style d'écriture scientifique et de sa confiance inconditionnelle, autant en moi qu'en mon projet. Durant ma courte incursion dans le monde scientifique, il m'est apparu que rares étaient ceux qui possédaient autant de qualités humaines qu'il en démontre, et qui réussissent aussi bien qu'il le fait; il est plutôt exceptionnel.

Je tiens aussi à remercier les professeurs avec qui j'ai pu discuter plus en profondeur de mon projet, de mes résultats et de ces statistiques qui, somme toute, me mystifient tant : Frédérique Dubois, Denis Réale et William Vickery, je vous remercie d'avoir répondu à toutes ces questions. De plus, je veux remercier spécialement Kieron Mottley pour son aide généreuse et sa calme présence lors de la mise en place des expériences et pour les soins aux animaux durant l'interminable... période des manipulations.

Faire une maîtrise signifie discuter et se lier d'amitié avec des personnes. Ce sont souvent elles qui nous aident plus spécifiquement avec l'aventure du quotidien, des expériences et de la rédaction. Ce sont ces personnes avec qui l'on rigole, celles qui coopèrent, bref celles qui sont là, c'est-à-dire tous les copains du laboratoire et du GRECA : Phoenix, Simon, Guillaume, Kim, Amandine, Julie, France, Renaud, Julien, Vincent et Mathieu, ce fut un plaisir.

Je veux enfin remercier les indispensables à mon existence, qui m'ont encouragé et qui ont contribué à faire que ma vie soit telle qu'elle est : profonde et colorée. Nick, Cat, Méli, vous m'êtes très précieux.

## TABLE DES MATIÈRES

|   |    |
|---|----|
| LISTE DES FIGURES .....   | v  |
| RÉSUMÉ.....   | vi |
| <br>  |    |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE.....  | 1  |
| <i>La sélection sexuelle et les préférences pour le partenaire de reproduction</i> .....  | 2  |
| <i>L'imitation du choix de partenaire</i> .....   | 3  |
| <i>L'apprentissage des traits à rechercher chez un partenaire de qualité</i> .....  | 6  |
| <i>Objectifs et hypothèses</i> .....  | 7  |
| <br>  |    |
| Public information enhances the attractiveness of males bearing a novel sexual ornament in the zebra finch ( <i>Taeniopygia guttata</i> ) ..... | 9  |
| Abstract .....  | 10 |
| Introduction .....  | 11 |
| Methods.....  | 14 |
| (a) <i>Subjects</i> .....   | 14 |
| (b) <i>Experiment 1: Exposure to pairs with wild-type males</i> .....   | 15 |
| (c) <i>Experiment 2: Exposure to pairs with ornamented males</i> .....  | 18 |
| (d) <i>Statistical analyses</i> .....   | 19 |
| Results .....   | 20 |
| (a) <i>General results: females' interest in entering choice zones</i> .....  | 20 |
| (b) <i>Experiment 1: female's preference when exposed to pairs with wild-type males</i> .....   | 22 |
| (c) <i>Experiment 2: females' preference when exposed to pairs with ornamented males</i> .....  | 22 |
| Discussion .....  | 25 |
| <i>Why exposure to short periods of public information should be important?</i> .....   | 27 |
| <i>Graded change of female preferences to increasing public information</i> .....   | 27 |

|   |    |
|---|----|
| <i>Cultural transmission of preferences</i> ..... | 28 |
| Acknowledgments .....                             | 30 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE .....                         | 31 |
| RÉFÉRENCES .....                                  | 32 |

## LISTE DES FIGURES

|   |    |
|---|----|
| Figure 1: Plan view of the choice-chamber apparatus during a) exposure and b) choice phases. ....   | 16 |
| Figure 2: Females' interest in entering choice zones expressed as the percent ( $X \pm SE$ ) of the total trial time they spent in both choice zones in experiment 1 and experiment 2 .....             | 21 |
| Figure 3: Females' mating preferences expressed as the percent ( $X \pm SE$ ) of total trial time they spent in the choice zone of ornamented or wild-type males in experiment 1 and experiment 2 ..... | 24 |

## RÉSUMÉ

Les femelles peuvent être influencées par l'information dite «publique» fournie par l'observation du choix de partenaire de leurs congénères. Chez les femelles d'espèces monogames, l'information publique peut être utile si elle permet l'apprentissage des traits d'un partenaire de qualité. Chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), un passereau socialement monogame, des femelles sexuellement naïves vont altérer leur préférence en faveur d'un partenaire portant une bague de couleur similaire à celle d'un autre mâle qu'elles ont observé apparié à une femelle congénère durant 2 semaines. Dans la présente étude, nous avons investigué un tel usage d'information publique chez des femelles naïves de la même espèce afin de déterminer si des périodes d'exposition plus courtes (30 minutes par couple modèle) peuvent altérer les préférences de femelles naïves. Nous voulions aussi déterminer l'influence que peut avoir une augmentation de la quantité d'information publique fournie en faisant varier le nombre de couples modèles observés. Nous avons orné d'une plume rouge artificielle la couronne de certains mâles. Dans une première expérience, nous avons quantifié la modification de la préférence de femelles naïves pour des partenaires de chacun des deux phénotypes, ornés ou normaux, dans trois conditions. Chacune de ces conditions correspondait à une situation de choix après que les femelles aient successivement observé soit aucune, une seule et enfin deux femelles, chacune individuellement appariée à un mâle normal, alors que les mâles ornés étaient seuls. Dans une deuxième expérience identique, nous avons quantifié la modification de la préférence d'un second groupe de femelles naïves pour chacun des phénotypes mâles. Cette fois, cette quantification s'est faite après que les femelles aient observé soit, aucune, une seule, puis deux femelles modèles, chacune appariée individuellement à un mâle orné alors que les mâles normaux se trouvaient seuls. En absence d'information publique, ou lorsque les femelles modèles ont indiqué qu'elles avaient choisi un mâle normal, les femelles naïves ont significativement évité les mâles ornés. Les femelles qui ont observé une femelle modèle appariée à un mâle orné ont perdu leur aversion pour le mâle orné. De plus, l'observation de 2 femelles modèles supplémentaires démontrant une préférence pour un mâle orné a altéré d'une façon significative l'intérêt des femelles pour les mâles ornés, si bien qu'elles avaient alors clairement surmonté leur aversion pour de tels partenaires. Notre étude confirme que peu d'information publique est suffisante pour annuler l'aversion initiale des femelles pour des mâles portant un caractère nouveau chez l'espèce. User de l'information publique peut conduire à la transmission culturelle de préférences. Dans notre cas, cette transmission est en mesure de maintenir dans la population un nouveau trait phénotypique chez des partenaires qui auraient été initialement rejetés par les femelles. Pour que cette transmission puisse clairement exercer son influence, il faudra toutefois démontrer dans une future étude que l'altération des préférences des femelles que nous avons constatée est maintenue à plus long terme.

Mots-clés : information publique, sélection sexuelle, choix du partenaire, monogamie, diamant mandarin

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les animaux doivent fréquemment prendre des décisions afin d'ajuster leurs comportements. Ces ajustements font en sorte que leur aptitude phénotypique est maximisée. Une telle aptitude se traduit par leurs chances de survivre, et ultimement, de laisser une descendance (Cézilly et Giraldeau 2005). La prise d'une décision nécessite bien souvent que les individus extraient des informations du milieu. Pour se faire, ils peuvent personnellement investiguer les alternatives qui sont présentes, et ainsi, obtenir une information dite «personnelle» à propos de ces alternatives (Valone 1989). Toutefois, cette investigation peut se révéler coûteuse en temps et en énergie puisque les individus solitaires sont limités par leur capacité individuelle d'échantillonnage. Plus encore, prendre une décision avec une estimation incomplète des alternatives peut entraîner des erreurs et diminuer considérablement la profitabilité d'une décision (Giraldeau 1997)

Des individus regroupés ont accès à un second type d'information dite «sociale» qui provient de l'observation des congénères en interaction avec l'environnement (Danchin *et al.* 2004; Dall *et al.* 2005). Une information sociale qui est intentionnellement communiquée correspond à un signal façonné par la sélection pour fournir de l'information aux autres (Johnstone 1997). Outre que par la communication, l'observation des congénères peut par inadvertance fournir de l'information à propos de la qualité d'une ressource. Ceci se produit par exemple lorsque ces congénères sont efficacement engagés dans l'exploitation de cette ressource. Il s'agit alors d'information publique (Valone 1989; Valone et Templeton 2002; Danchin *et al.* 2004; 2005). Les animaux peuvent en faire usage dans diverses circonstances, par exemple lorsqu'ils choisissent une parcelle alimentaire (revue par Galef et Giraldeau 2001), un site pour s'y reproduire (Boulinier *et al.* 2005) ou un partenaire de reproduction (revue par Galef et White 2000).

Lorsque cette information publique est transmise et mémorisée avec suffisamment de fidélité pour être plus tard répliquée, elle peut devenir un élément de transmission culturelle au travers des générations (Reader et Laland 1999; Danchin *et al.* 2004). Longtemps perçue



comme un phénomène exclusif à l'espèce humaine, la transmission culturelle fait actuellement l'objet de beaucoup d'attention dans l'étude du comportement animal (Galef et Heyes 1996). La transmission culturelle est en mesure d'influencer considérablement l'évolution des traits comportementaux des animaux qui, d'ordinaire, sont vus comme le résultat de la sélection naturelle ou bien celui de la sélection sexuelle (Maynard-Smith 1989; Feldman et Laland 1996; Danchin *et al.* 2004). Le projet de cette maîtrise s'inscrit justement à l'interface de ces deux forces évolutives que constituent la sélection sexuelle et la transmission culturelle.

### *La sélection sexuelle et les préférences pour le partenaire de reproduction*

La sélection sexuelle est un processus sélectif qui explique l'évolution des caractères permettant de gagner accès aux partenaires de reproduction, et ultimement, à la fécondation de leurs gamètes (voir Andersson 1994 pour une revue complète). Présents chez de nombreuses espèces animales, ces caractères sont appelés caractères sexuels secondaires et constituent, outre les organes reproducteurs, les principales différences constatées entre les individus mâles et femelles. L'évolution de ces caractères peut procéder de deux façons : soit par sélection intra-sexuelle ou par sélection inter-sexuelle. La sélection intra-sexuelle explique l'évolution des caractères, appelés dans ce cas armements, qui permettent à l'individu d'un sexe de gagner la compétition qui l'oppose aux autres individus de même sexe pour féconder les gamètes des partenaires de sexe opposé. La sélection inter-sexuelle explique quant à elle l'évolution des caractères, appelés ici ornements, qui résultent d'une pression de sélection exercée par les préférences exprimées lors du choix d'un partenaire de reproduction (voir Ryan 1997). Chez beaucoup d'espèces, les individus qui devraient être plus sélectifs et exercer le choix sont les femelles, lorsqu'elles investissent davantage dans chacun des événements reproducteurs (Emlen et Oring 1977).

L'existence de ces préférences chez les femelles n'est plus controversée, En revanche, expliquer leur évolution n'est pas toujours simple, surtout lorsque les traits préférés diminuent la survie des mâles (Ryan 1997; Kokko *et al.* 2003). Dans certains cas, les femelles bénéficient directement de leur choix parce qu'elles préfèrent des partenaires qui

offrent des ressources essentielles à la survie et à la reproduction (Kirkpatrick et Ryan 1991). Autrement, une femelle peut bénéficier indirectement de sa préférence si celle-ci accroît la survie et le succès reproducteur de ses petits (Kirkpatrick et Ryan 1991). La préférence des femelles peut également résulter d'un biais sensoriel ayant évolué pour d'autres bénéfices que celui de la sélection d'un partenaire, mais qui fait qu'elles ont tendance à préférer certains stimuli plutôt que d'autres (Ryan 1990). Enfin, la préférence et le trait préféré peuvent évoluer par course-poursuite, un processus en boucle où les traits des mâles exploitent un biais sensoriel chez les femelles qui résistent de plus en plus aux stimuli, contribuant à l'exagération du trait mâle pour surmonter la résistance et à l'exagération de la préférence par le fait même (Holland et Rice 1998).

Ces explications théoriques considèrent que les traits préférés et les préférences sont héréditaires et qu'ils évoluent par sélection, sur une échelle de temps nécessaire à ce processus évolutif (Jennions et Petrie 1997). Elles n'ont pas considéré que ces préférences pouvaient être modifiées par l'expérience d'apprentissage des femelles, et entre autres, qu'elles pouvaient être influencées par le choix des autres. Or, il existe actuellement des évidences expérimentales montrant que des femelles peuvent faire usage d'information publique lorsqu'elles choisissent; notamment, certaines montrent un choix non-indépendant de celui des autres et préfèrent un partenaire qu'elles ont vu s'accoupler avec une congénère (Dugatkin 2000; Freeberg *et al.* 2000; Galef et White 2000).

#### *L'imitation du choix de partenaire*

Jusqu'à ce jour, l'existence de choix non-indépendant a reçu un appui empirique dans le contexte de l'imitation du choix de partenaire. Lorsque la probabilité absolue qu'une femelle choisisse un mâle comme partenaire diffère de la probabilité conditionnelle qu'elle le choisisse en ayant observé le choix des autres femelles, on peut conclure que le choix est non-indépendant et que la femelle copie (Pruett-Jones 1992; Dugatkin 1996a). Ce phénomène d'imitation a d'abord été invoqué pour les espèces s'accouplant en leks afin d'expliquer la variation inter-individuelle dans le succès d'accouplement de certains mâles (Wade et Pruett-Jones 1990; Gibson *et al.* 1991). Toutefois, la démonstration claire de l'imitation nécessite

l'élimination d'hypothèses alternatives. Dans certains cas, les femelles auraient pu choisir, de façon unanime, le même mâle parce qu'il est plus attirant que les autres, du fait de ses caractéristiques ou de la qualité de son territoire, et le choisir indépendamment l'une de l'autre, créant ainsi l'illusion qu'elles se copient (Gibson *et al.* 1991). Il se pouvait aussi que l'accouplement change l'apparence ou le comportement d'un mâle, le rendant plus attirant pour d'autres femelles (Goldschmidt *et al.* 1993). Enfin, les femelles pouvaient préférer se retrouver en groupe avec d'autres femelles, peut-être afin d'éviter d'être harcelées par les mâles, et montrer une tendance à choisir le même lek pour cette raison (McComb et Clutton-Brock 1994). La démonstration claire du phénomène d'imitation est donc provenue d'études expérimentales menées en laboratoire avec différentes espèces dont le régime d'appariement varie de la polygynie à la promiscuité. C'est le cas du guppy (*Poecilia reticulata*), du molly (*Poecilia latipinna*), du poecilie à raies noires (*Limia nigrofasciata*) et de la caille japonaise (*Coturnix japonica*) (Galef et White 1998; Dugatkin 2000; Witte et Noltemeier 2002; Munger *et al.* 2004, mais voir aussi Brooks 1996; Fiske *et al.* 1996; Lafleur *et al.* 1997; Applebaum et Cruz 2000 pour des résultats négatifs).

Chez ces espèces, copier le choix d'un autre individu peut s'avérer avantageux si cette stratégie permet de réduire le coût d'échantillonnage associé à la discrimination entre plusieurs partenaires (Wade et Pruett-Jones 1990; Pruett-Jones 1992; Gibson et Höglund 1992; Dugatkin et Höglund 1995). L'imitation permettrait également de diminuer le risque de choisir un mauvais partenaire, risque qui est d'autant plus élevé que l'incertitude à propos des alternatives est grande (Gibson et Höglund 1992; Nordell et Valone 1998; Stohr 1998; Sirot 2001). L'imitation devrait donc être plus fréquente lorsque la tâche discriminatoire est difficile, par exemple lorsque les partenaires potentiels semblent équivalents pour un individu qui doit choisir entre eux. La diminution de la difficulté de la tâche discriminatoire par l'augmentation de la quantité d'information fournie devrait aussi conduire à une augmentation de la fréquence de copiage. Autrement, la probabilité que des femelles copient devrait augmenter lorsqu'elles possèdent des capacités discriminatoires limitées et qu'elles se trouvent en présence de femelles en mesure de choisir un partenaire de qualité (Losey *et al.* 1986). Enfin, l'imitation pourrait évoluer indirectement, si les femelles qui copient sont plus

susceptibles de s'accoupler avec des partenaires attirants, créant une corrélation génétique entre les gènes de l'imitation et ceux des mâles attirants (Servedio et Kirkpatrick 1996).

En accord avec certaines de ces prédictions, Dugatkin (1996b) a montré que, chez les guppys, les femelles copient le choix des autres, lorsque la proportion de surface orangée des mâles diffère par moins de 25%. Autrement, elles préfèrent systématiquement les mâles les plus orangés lorsque ces mâles diffèrent par plus de 25%. Une augmentation du nombre de femelles modèles et de la période d'exposition à l'information publique a conduit à l'amplification du phénomène de copiage chez les mollus (Witte et Noltemeier 2002). Chez les guppys encore, Dugatkin et Godin (1993) ont montré que les femelles plus jeunes copiaient le choix des femelles plus âgées, mais l'inverse n'a pas été observé. Enfin, Amlacher et Dugatkin (2005) ont quant eux observé que des femelles naïves vont préférer copier le choix de femelles modèles plus âgées que celui de femelles plus jeunes.

Malgré tous les bénéfices que pourraient conférer l'imitation, cette stratégie pourrait tout autant impliquer des coûts considérables. Ils incluent la possibilité de copier un mauvais choix (Gibson et Höglund 1992; Giraldeau *et al.* 2002). Une femelle devrait aussi éviter les mâles déjà accouplés afin d'éviter la compétition pour l'accès aux ressources de reproduction tels que des soins parentaux s'ils existent chez l'espèce. Enfin, une femelle devrait éviter de prendre le même partenaire qu'une congénère spécifique si le risque de se faire agresser par cette dernière est important (Wade et Pruett-Jones 1990).

L'imitation devrait donc être absente chez les espèces où les coûts de l'imitation sont supérieurs à ses bénéfices. Entre autres, lorsque l'investissement en soins parentaux du mâle est important, voire essentiel, pour le succès d'un événement reproducteur, l'imitation ne devrait pas être une stratégie profitable. Les études ayant investigué cette stratégie d'imitation chez de telles espèces n'ont pu en démontrer l'existence. C'est le cas de l'épinoche à trois-épines (*Gasterosteus aculeatus*), (Patriquin-Meldrum et Godin 1998) et du gobie buhotte (*Pomatoschistus minutes*) (Forsgren *et al.* 1996). C'est aussi le cas du syngnathe à museau large (*Syngnathus typhle*), une espèce pour qui les rôles parentaux sont inversés. Chez cette espèce, ce sont les mâles qui choisissent et copient le choix des autres, alors que les femelles ne le font pas (Widemo 2006).

Pour beaucoup d'espèces socialement monogames, le succès d'un événement reproducteur dépend fortement de l'investissement parental des deux partenaires (Bart et Tornes 1989; Mock et Fujioka 1990). De plus, chez les oiseaux monogames, les femelles déjà appariées peuvent se montrer très agressives envers une rivale cherchant à usurper leur place sur le territoire d'un mâle (Cézilly *et al.* 2000). Il est donc fort à parier que pour ces espèces aussi, l'imitation, au sens où elle signifie qu'une femelle tente de prendre le même partenaire qu'une autre, ne serait pas une option profitable. C'est probablement pour cette raison que peu d'études ont essayé de le démontrer chez les espèces monogames. De celles qui l'ont fait, la majorité obtient des résultats incompatibles avec cette stratégie (Slagsvold et Viljugrein 1999; Doucet *et al.* 2004 ; Swaddle *et al.* 2005)

#### *L'apprentissage des traits à rechercher chez un partenaire de qualité*

L'apprentissage des traits d'un partenaire de qualité est une façon alternative par laquelle l'information publique peut être utile aux femelles monogames (Westneat *et al.* 2000). Dans ce cas, elles ne doivent pas forcément tenter de reprendre le même partenaire qu'une autre, mais elles associent le choix d'une femelle modèle avec les traits du mâle choisi et altèrent leur réceptivité à l'ensemble des mâles présentant des traits phénotypiques similaires. Un tel usage de l'information publique peut résulter en une transmission culturelle de préférences pour le partenaire de reproduction (Kraak 1996; Brooks 1998). Si elle existe, la transmission culturelle de préférences pour le partenaire de reproduction est en mesure de considérablement modifier la sélection sexuelle exercée sur les caractères sexuels secondaires mâles (Kirkpatrick et Dugatkin 1994, Laland 1994, Agrawal 2001).

Bien que cet usage de l'information publique puisse clairement être bénéfique aux femelles monogames, il a principalement été investigué chez des espèces polygames, telle que la caille japonaise (White et Galef 2000), le molly (Witte et Noltemeier 2002) et le guppy (Godin *et al.* 2005). Dans ces expériences, les femelles exposées pour une brève période (en terme de minutes) à des mâles choisis par des femelles congénères montrent une préférence pour des partenaires qui possèdent des traits phénotypiques similaires aux mâles choisis. Récemment, ce type de choix non-indépendant a été examiné chez le diamant mandarin, un passereau

socialement monogame (Swaddle *et al.* 2005). Dans cette étude, les femelles naïves ont montré une préférence pour un partenaire portant la même couleur de bague à la patte que celle du mâle qu'elles ont observé apparié à une femelle modèle durant deux semaines. Pourtant, il n'y a pas raison de croire qu'une période d'observation d'une telle durée est nécessaire pour constater une modification de la préférence des femelles monogames.

### *Objectifs et hypothèses*

Dans le présent projet de maîtrise, nous avons donc continué à investiguer l'usage d'information publique chez les femelles socialement monogames dans le cas où cette information permet l'apprentissage des traits d'un partenaire de qualité. Toutefois, dans notre étude, les périodes d'exposition des femelles naïves à l'information publique sont comparables à celles utilisées pour les femelles d'espèces polygames, *i.e.* beaucoup plus brèves (en terme de minutes). Nous avons aussi fait varier le nombre de femelles modèles auxquelles une femelle naïve est exposée afin de vérifier l'influence que peut avoir une augmentation de la quantité d'information publique sur les préférences des femelles étudiées.

Comme pour Swaddle *et al.* (2005), le diamant mandarin a été employé comme modèle biologique. Il s'agit d'un passereau socialement monogame, qui présente un dimorphisme sexuel et qui niche en colonie (Zann 1996). Nous avons introduit un nouveau caractère, une plume rouge artificielle, collée sur la couronne de certains mâles choisis au hasard dans la population. Il y avait donc dans notre population deux phénotypes de mâles distincts : les mâles normaux et les mâles ornementés. Déjà utilisée auparavant chez cette espèce, la plume rouge serait un caractère initialement neutre pour le choix des femelles, *i.e.* qu'elles n'auraient pas de biais sensoriel en faveur ou défaveur de ce caractère (Burley et Symanski 1998; Witte et Sawka 2003). Puisque les patrons de couleur du plumage des oiseaux sont contrôlés par quelques gènes, de nouveaux patrons apparaissent fréquemment par mutation (Grant et Grant 1997). En conséquence, la nouvelle plume pourrait apparaître et devenir un ornement cible de la sélection sexuelle générée par les préférences des femelles.

Deux expériences ont été conduites. Dans la première, nous avons quantifié la modification de la préférence de femelles naïves pour des partenaires de chacun des deux phénotypes après

qu'elles aient successivement observé aucune, une seule ou deux femelles, chacune d'elles appariée individuellement à un mâle normal alors qu'en opposition les mâles ornementés étaient observés seuls. Dans la deuxième expérience, nous avons quantifié la modification de la préférence d'un second groupe de femelles naïves pour chacun des phénotypes mâles, cette fois, alors qu'elles ont observé successivement aucune, une seule, puis deux femelles modèles appariées aux mâles ornementés et que les mâles normaux se trouvaient seuls.

Si les femelles ne sont pas influencées par l'information publique, leur préférence serait exprimée en fonction des caractères habituellement impliqués dans le choix de partenaires chez l'espèce. Nous avons donc prédit qu'il n'y aurait pas de modification de la préférence des femelles en faveur d'un type de mâle, peu importe le nombre de modèles fournis. Si au contraire l'information publique influence la préférence des femelles dans leur choix d'un partenaire, nous avons prédit que les femelles focales modifieraient leur préférence en faveur du type de mâle qu'elles ont observé en couple avec des femelles. La modification en faveur d'un phénotype serait d'autant plus importante que le nombre de femelles modèles qu'elles ont observées en couple avec un mâle d'un phénotype est grand.

PUBLIC INFORMATION ENHANCES THE ATTRACTIVENESS OF MALES BEARING  
A NOVEL SEXUAL ORNAMENT IN THE ZEBRA FINCH (*TAENIOPYGIA GUTTATA*)

Kimberly-Ann Côté and Luc-Alain Giraldeau

Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal

Keywords : public information, female mate choice, monogamy, zebra finch



**ABSTRACT**

Public information (PI), a graded information inadvertently provided by others engaged in efficient exploitation of a resource, may benefit female mate choice when other females' choices provide information concerning the phenotypic attributes borne by quality partners. An earlier study demonstrated that after continuous exposure to a colour-banded male with a female for two weeks, naïve zebra finch females, a socially monogamous species with biparental care, significantly preferred males wearing the same type of coloured leg band as the ones worn by males seen with female partners. Here, using the same species, we asked whether shorter periods of exposure, 30 min per couple, to public information concerning males ornamented with a more conspicuous novel trait, an artificial red feather on their head, can influence a female's preferences. In the absence of public information and when public information indicated that wild-type males were preferable, females significantly avoided ornamented males. Public information indicating that ornamented males were preferable, in the form of exposure to one pair-bonded couple containing an ornamented male opposed to single wild-type males, reduced the females' aversion towards ornamented males. Increasing public information by exposing naïve females to two pair-bonded model couples with ornamented males made females clearly overcome their initial rejection of the ornamented male-type. Our study confirms the use of PI in the mate choice of monogamous females and shows that even short exposures to PI can cancel an aversion towards novel ornamented males. We argue that PI can promote the evolution of an initially rare novel male trait that would otherwise have disappeared rapidly in a population due to the lack of any strong female preference for this novel male trait.

## INTRODUCTION

The mating preferences of females can drive the evolution of secondary sexual characters in males (Andersson 1994). How these preferences originate and evolve is addressed by a number of evolutionary genetic models including Fisherian, indicator, sensory bias or exploitation and antagonistic chase-away models (Kirkpatrick and Ryan 1991; Holland and Rice 1998; Endler and Basolo 1998; Kokko *et al.* 2003). However, these models do not account simply for the phenotypic variation in preference that is observed among females of the same species (Jennions and Petrie 1997). Recent studies suggest that females' mating preferences can be influenced by watching the mate choices of other female congeners (for reviews see Dugatkin 2000; Freeberg *et al.* 2000; Galef and White 2000). The information obtained from watching other females' mate choice can be defined as 'public information': a graded information inadvertently provided by other individuals engaged in efficient exploitation of a resource (Valone 1989; Danchin *et al.* 2004; Dall *et al.* 2005). It is public information to the extent that witnessing a female's choice of one of several available males implies that this chosen individual male is of higher quality than some other(s).

Studies of public information use in mate choice have focussed mostly on demonstrating female mate choice copying (Dugatkin 1996a). Mate copying, preferring an individual with whom another female has already been observed to mate, can be adaptive when it reduces the time and energy costs associated with sampling the quality of alternative males (Pruett-Jones 1992; Gibson and Höglund 1992; Dugatkin and Höglund 1995). It can also diminish the risks of choosing a wrong partner when uncertainty about potential alternatives is high (Losey *et al.* 1986; Nordell and Valone 1998; Stöhr 1998; Sirot 2001). However, despite its benefits, mate copying may incur important fitness costs. Females that copy may be at risk of following a wrong choice, potentially leading to short-term maladaptive traditions (Gibson and Höglund 1992; Giraldeau *et al.* 2002). In addition, females that copy may increase competition for reproductive resources such as paternal care. Finally, copying can be costly when it elicits aggression from previous female partners.

Because of these costs, such a mating strategy should not be readily observed in systems of social monogamy because the advantages of mating with the same partner as another female

may be small. In socially monogamous birds, aggressiveness of pair-bonded females towards other female intruders is high (Cézilly *et al.* 2000) and the paternal investment in care for the young might be important to maximize reproductive success (Bart and Tornes 1989; Mock and Fujioka 1990; Gubernick and Teferi 2000). Of the few studies investigating mate choice copying in socially monogamous birds, most failed to support the copying hypothesis (Slagsvold and Viljugrein 1999; Doucet *et al.* 2004). To date, only one study reports results compatible with mate choice copying in a socially monogamous bird with biparental care (Swaddle *et al.* 2005).

One way in which females from species with biparental care could more simply benefit from the use of public information is if this information indicates the phenotypic attributes borne by males deemed attractive by other females (Westneat *et al.* 2000). In this type of non-independent mate choice, females are not necessarily required to copycat the mate choice of others, but rather to alter their mating preference in favour of males that share distinctive characteristics of others they already have seen chosen (Brooks 1998). Such public information use can result in cultural transmission of mating preferences (*sensu* Boyd and Richerson 1985). Cultural transmission of mating preferences can have important evolutionary consequences on sexual selection of secondary sexual characters in males (Kirkpatrick and Dugatkin 1994; Laland 1994; Agrawal 2001).

Compatible with such public information use, Swaddle *et al.* (2005) have shown that naïve zebra finch (*Taeniopygia guttata*) females, a socially monogamous species, significantly preferred males wearing the same type of coloured leg bands as the ones worn by chosen males to which they were exposed continuously for two weeks. In our study, we asked whether shorter periods of exposure to public information concerning more conspicuous traits can influence a zebra finch female's mate choice. Because colour patterns in the plumage of birds are often under the control of a few genes (Grant and Grant 1997), a novel pattern may frequently arise through mutations, providing new phenotypic variants that can potentially become the target of sexual selection (Price 2002). We thus introduced an artificial red feather on the head of some males as a novel colour pattern. We measured young, naïve females' change in preference for either wild-type or ornamented male-types after they were exposed to one and two pair-bonded couples that contained either a wild-type or an

ornamented male. If public information can induce preference for novel male traits, we predicted that only the females that were exposed to paired males bearing a novel trait will show preference for other males bearing the trait and that increasing the quantity of public information should lead to increased levels of preference. Moreover, if females are using public information we expect an increase in the females' mean preference as we increase the quantity of public information that is available.

## METHODS

### *(a) Subjects*

Domesticated, wild-type, adult, sexually inexperienced zebra finches were obtained from a local breeder insuring that males and females were unrelated to each other, *i.e.* were not sisters or brothers. Upon arrival in the lab, all individuals were fitted with a light blue numbered leg band (A.C. Hugues, Hampton Hill, U.K.). Individuals were housed in same-sex cages (57 cm x 29 cm x 42 cm) with a maximum of 3 individuals per cage, visually isolated from birds of the other sex. They were given *ad libitum* access to mixed millet seed, fresh water, cuttlefish bone and crushed oyster shells, supplemented once a week with spray millet, greens and a rearing mixture prepared with egg yolks, ground vegetables and wheat germ oil. Housing rooms were illuminated with a combination of standard 40W fluorescent and wide spectrum Gro-Lux® (Osram Sylvania, Danvers, U.S.A.) fluorescent tubes on a 14:10h light:dark photoperiod and ambient temperature of  $24\pm 2^{\circ}\text{C}$ .

The experimental ornament consisted of a dyed red feather of a domestic rooster obtained commercially from a fishing fly supplier. The red feather was cut into a triangular shape (2,7 cm x 0,7 cm). Half of the males from our experimental population were randomly chosen to serve as ornamented individuals. They bore the erect ornament we attached to their crown feathers using a small piece of double side tape at the base of the feather. Wearing the ornament seemed to disturb some individuals who exhibited scratching for at most the first hour after they had been fitted with it. During experiments, ornaments were immediately replaced when they fell. At the end of experiments, the ornaments were easily removed by cutting the natural feathers to which they were attached.

Four weeks prior to the onset of experiments, we randomly chose 8 females and 8 males from the population and randomly assorted them in pairs by blindly pulling their numbers out two by two. Four model pairs had an ornamented male; the four others had wild-type males. The

ornament was placed on the males two weeks after the initiation of the pairs' formation. Each pair was placed in a separate cage with nesting material and was allowed to form pair bonds. If an individual of a pair showed aggressive behaviours towards its partner, it was replaced by another one randomly chosen from the rest of the population. At the onset of experiments, all pairs had constructed a nest, had eggs in it and both partners were engaged in brooding behaviour. The eggs were removed from the nests every week so the pairs were not parents when used for experiments. Except for these pairs, other experimental birds remained in the housing conditions described previously.

*(b) Experiment 1: Exposure to pairs with wild-type males*

In this experiment, 14 naïve females were tested in a repeated measures experimental design over three consecutive 'pair treatments'. The trial for a particular female in each treatment was separated by at least 14 d, given that all 14 females were tested in succession on a given treatment, at a frequency of one female per day.

Trials were conducted in a choice-chamber apparatus (90 cm x 60 cm x 60 cm) comprised of three compartments: a central (60 cm x 60 cm x 60 cm) and two presentation compartments (30 cm x 30 cm x 35 cm) (fig.1). Each compartment provided *ad libitum* food and water and contained a set of perches between which birds could hop and display. The central and presentation compartments were separated by 1 cm<sup>2</sup> wire mesh. These two compartments were visually but not acoustically isolated from each other and were placed at 25 cm from the bottom of the cage so an individual located in the central compartment had to use the perches to observe the birds placed in either other compartments. The whole apparatus was covered with a 1cm<sup>2</sup> wire mesh.

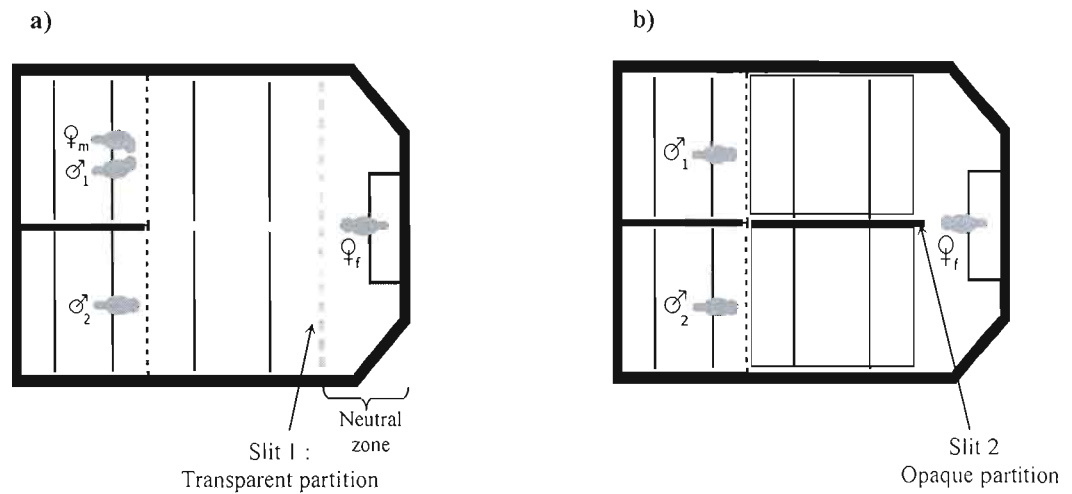


Figure 1: Plan view of the choice-chamber apparatus during a) exposure and b) choice phases. During exposure, a naïve female is kept in the neutral zone by a transparent partition and observes the birds placed in the compartments at the other end of the cage. During choice, the female is free to move from the neutral zone to the two choice zones (grey areas). An opaque partition placed between the choice zones insures that while in a choice zone the female has visual access to only the male in the contiguous presentation chamber. Thick lines indicate opaque walls and thin lines are perches. Note that the number 1 and 2 besides the males refer to the two phenotypes. Letters m and f beside the females are for 'model' female and 'focal' female, respectively.

A focal female was placed in the apparatus during the afternoon before her trial and spent the night in the central compartment with two companion females, one in each of the presentation compartments. These two females were removed before the start of the trial the next morning, which was set at 0830 h.

A trial consisted of two distinct phases: the exposure and choice phases. In the exposure phase, the focal female was confined to the neutral zone (20 cm x 60 cm x 60 cm) of the central compartment using a transparent plastic partition inserted through a slit in the wire mesh roof (see fig.1a). This exposure phase differed among the three treatments of the experiment according to the number of model pairs shown to the naïve females. These females were exposed in sequence to the following three treatments. First, a ‘control’ treatment consisted of a 30 min exposure phase that had a unpaired male of each type in either presentation compartment. Then the ‘1 pair’ treatment, where the 30 min exposure phase had a wild-type model pair, *i.e.* a wild-type male and his pair-bonded female in one presentation compartment, and an unpaired single ornamented male in the other. Finally, the ‘2 pairs’ treatment showed a sequence of two wild-type model pairs, each in opposition to an unpaired ornamented male presented in the other compartment. Each pair and the opposing single male were presented for 30 min, for a total exposure phase of 1h. The position of wild-type and ornamented males in the presentation compartment was chosen by the flip of a coin on the first trial of the control condition and then systematically alternated on every subsequent trial of the three treatments.

At the end of the presentation phase, the lights were turned off. During this 5 min dark phase, the experimenter (KAC) removed the birds from the presentation compartments and replaced them with a male of each phenotype. Meanwhile, an opaque partition was inserted into a second slit cut in the wire mesh roof which created two independent choice zones (see fig 1b). The lights were turned on for a 15 min settling down period.



The choice phase was the same for all treatments and immediately followed the exposure phase (fig. 1b). After the settling down period, the transparent partition confining the female to the neutral zone was slowly lifted allowing her to move into either choice zones (40 cm x 60 cm x 60 cm). At that moment, we began recording the focal female's position for two consecutive periods of 30 min, between which the presentation males were switched compartments. Following these two choice periods the lights were turned off, the males were replaced by a new stimulus set of males and the lights turned on again. After a 15 min settling down period, the female was again given two consecutive 30 min choice periods with these new males, switching their position from one period to the other. Consequently, the choice phase of a trial consisted of 4 consecutive periods of 30 minutes, for a total of 2h of female's position measurement. Throughout the three treatments of this experiment, a female would never see the same individual twice.

We measured the percent time of the choice period the females spent within each zone of the cage, *i.e.* in the neutral zone and the two choice zones. Calculations were performed by EthoVision 2.3 (Noldus 2002, Wageningen, The Netherlands), a software that positioned the target animals 10 times per s within experimentally defined zones using images captured from a Canon ZR10 digital video camera (Canon Canada, Mississauga, Canada) mounted 1m above the apparatus. The software was activated at the beginning of each of the four choice periods. With the results obtained in each of these choice periods, we calculated: 1) the motivation to choose between males and 2) the preference of the female for each male-type. The motivation to choose between males was the summation of the percent of the choice period time she spent in both choice zones. A female's preference for male-type was the percent choice period time she spent in the choice zone of a given male-type.

*(c) Experiment 2: Exposure to pairs with ornamented males*

In this experiment, another 17 naïve focal females were tested with an experimental design identical to the one used in the previous experiment except that now the pair-bonded couple

that was presented during the exposure phase contained an ornamented male while the singleton was always a wild-type male.

*(d) Statistical analyses*

Statistical analyses were conducted using SPSS 10.0 for Windows (SPSS Inc. 1999, Chicago, U.S.A.). First, we compared females' interest in entering choice zones between experiment and treatments. We did this with a repeated measures analysis of variance (ANOVAR), using 'experiment' as a between-subject factor and 'pair treatment' as the within-individual factors. We also included the choice period as a within-subject factor to test whether a female's motivation to choose changed during these four consecutive periods. The analysis used angular transformed data to satisfy application conditions of the ANOVAR when it includes a between-subject factor.

The females' preference for male-type was analyzed separately for each experiment using an ANOVAR. The analysis was done with the average time females spent with each male-type over the two stimulus sets of males with which they were tested in a given treatment. Three within-subject factors were included in the analysis: 'pair treatment', 'male-type', and 'relative position' of males. By including the relative position of males, *i.e.* ornamented male on the right and wild-type on the left or vice-versa, as a within individual factor in the analysis, we could test for any side-bias of females. If the data sphericity condition was not respected in the ANOVAR, we used the statistics calculated with the multivariate test produced by SPSS 10.0 as recommended by Field (2000) and verified the normality of the data to insure the statistics calculated were valid. All tests reported are two-tailed.

## RESULTS

### *(a) General results: females' interest in entering choice zones*

Results are based on 372 choice periods, totaling 186 h of behavioural measurements. Generally, females spent more than 70% of their time in choice zones (fig.2). The rest of their time was spent in the neutral zone, from which they could observe both males or be engaged in other activities (e.g. eat or drink). There was a significant difference between females of experiment 1 and 2 in their interest to enter choice zones (ANOVAR,  $F_{1,29} = 4.335$ ,  $p = 0.046$  fig. 2), but there was no effect of treatment (ANOVAR,  $F_{2,58} = 0.481$ ,  $p = 0.621$ ) or choice period (ANOVAR,  $F_{3,87} = 0.774$ ,  $p = 0.512$ ). Because of the significant difference between experiment 1 and 2 in the females' interest to enter choice zones, we analyzed the preference of females for male-type separately for each experiment.

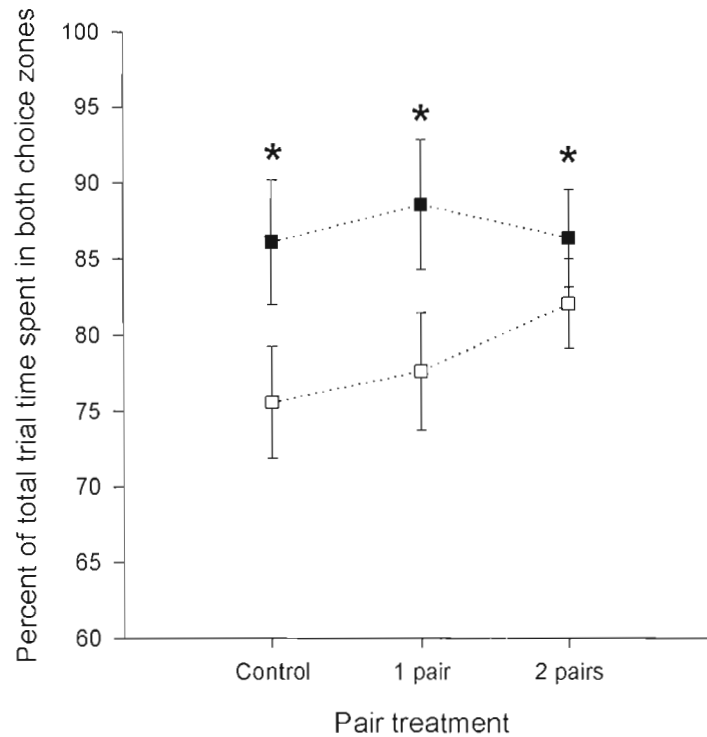


Figure 2: Females' interest in entering choice zones expressed as the percent ( $X \pm SE$ ) of the total trial time they spent in both choice zones in experiment 1 (filled symbols,  $N = 14$ ) and experiment 2 (open symbols,  $N = 17$ ), for each pair treatment. The rest of the time was spent in the neutral zone. For the pair treatments, 'control' refers to the treatment in which no pairs were shown to the naïve females during the observation phase. Treatments '1 pair' and '2 pairs' showed one and two pairs to naïve females, respectively. (\*) indicates a significant difference ( $p < 0.05$ ) between experiments in the time females' spent in both choice zones within a specific treatment.

*(b) Experiment 1: female's preference when exposed to pairs with wild-type males*

Females significantly preferred wild-type males throughout the experiment (ANOVAR  $F_{1,13} = 12.983$ ,  $p = 0.003$ , fig. 3a). There were no main effect of relative position (ANOVAR  $F_{1,13} = 0.055$ ,  $p = 0.818$ ) nor did the pair treatment interact with the preference for wild-type males (ANOVAR  $F_{2,26} = 0.179$ ,  $p = 0.837$ ).

*(c) Experiment 2: females' preference when exposed to pairs with ornamented males*

Female preferences were substantially different after having been exposed to a paired ornamented male (Fig. 3b). There were no main effects of either male-type (ANOVAR  $F_{1,16} = 1.034$ ,  $p = 0.324$ ) or relative position of males (ANOVAR  $F_{1,16} = 2.531$ ,  $p = 0.131$ ). Female preference for male-type changed according to the number of pairs she had been exposed to (ANOVAR  $F_{2,32} = 5.785$ ,  $p = 0.007$ ).

This change of preference was further analyzed with paired t-tests, comparing the preference of females in each treatment separately to determine whether there was a clear preference for male-type in one of these treatments. In the control condition, females did significantly prefer wild-type males (paired t-test  $t_{16} = -2.415$ ,  $p = 0.023$ ). But after having been exposed to a single model pair with an ornamented male, the females no longer preferred wild-type males (paired t-test  $t_{16} = -1.217$ ,  $p = 0.241$ ). After having been exposed to two pairs with ornamented males, females spent more time with ornamented males but not enough to detect a significant preference for ornamented males (paired t-test  $t_{16} = 1.368$ ,  $p = 0.190$ ).

To clarify in which treatment the change of female preferences took place, we also performed an ANOVAR on the trial time females spent with each male-type taken separately, setting 'treatment' as the only within-subject factor. For significant results, we conducted post hoc pairwise comparisons using Bonferroni adjusted t-tests. The trial time spent with wild-type males did not change throughout the experiment (ANOVAR  $F_{2,32} = 1.894$ ,  $p = 0.167$ ). It is the

time females spent with the ornamented male-type that changed (ANOVAR  $F_{2,32} = 6.354$ ,  $p = 0.005$ ). Time spent with ornamented males was not different between the control and the 1-pair treatments (Bonferroni adjusted t-test  $p = 1.000$ ) or between the 1-pair and the 2-pairs treatments (Bonferroni adjusted t-test  $p = 0.108$ ), but was significantly different between the control and 2-pairs treatments ( $p = 0.003$ ).

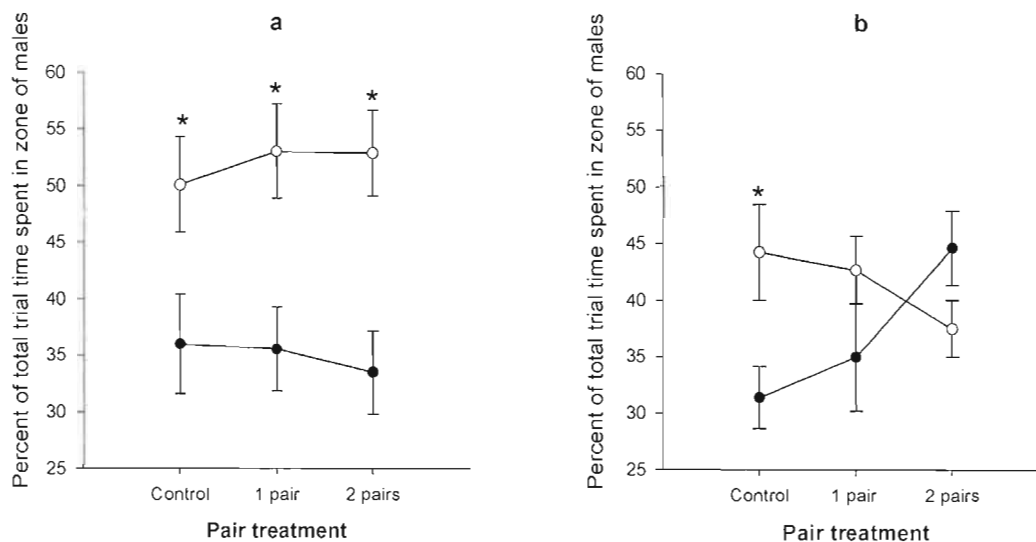


Figure 3: Females' mating preferences expressed as the percent ( $X \pm SE$ ) of total trial time they spent in the choice zone of ornated (filled) or wild-type (open) males in a) experiment 1 ( $N = 14$ ), where treatments '1 pair' and '2 pairs' show one and two pairs with a wild-type male opposite an unpaired ornated male; and b) experiment 2 ( $N = 17$ ), where treatments '1 pair' and '2 pairs' show one and two pairs with an ornated male opposite unpaired wild-type males. (\*) indicates a significant difference ( $p < 0.05$ ) in the time spent by females between either male's zone (ornated vs wild-type), within a specific treatment. Note that the total of percent time with either male-type in each treatment does not sum to 100% but to the time females spent in the choice zones during these treatments. The rest of the time the females were in the neutral zone.

## DISCUSSION

While a previous experimental study suggests that public information effects on the mating preference of zebra finch females are detectable after two weeks of continuous exposure to it (Swaddle *et al.* 2005) we found that 30 min exposures to public information concerning a conspicuous novel trait in males sufficed to induce an effect on naïve females. Moreover, increasing the quantity of public information by showing two couples with such novel males was sufficient to overcome more substantially the females' initial rejection of males bearing the novel ornament. Public information, therefore, is likely to be more important than initially anticipated in the formation of early mating preferences of a socially monogamous species with biparental care (Gibson et Höglund 1992). We discuss the implications of this finding for the evolution of sexual ornaments on males of monogamous species.

It is important to be certain that the effects we observed in this experiment can be ascribed unambiguously to the effect of public information. Arguably the declining aversion of females of experiment 2 could have been due simply to familiarization or some form of habituation to the unattractive trait rather than to public information. However this is unlikely given that no such decline in the females' aversion of the males' novel trait was observed in experiment 1. The females of experiment 1 maintained their aversion for the trait throughout the experiment despite having been exposed to it for the same time as females of experiment 2. We feel confident therefore that it has to be something about the exposure of females to a paired ornamented male that caused the decline in aversion only in experiment 2. Such a result is consistent with use of public information concerning the appearance of acceptable male types.

It is also important to be certain that the nature of the public information conveyed during our experiment concerned something about the quality of males as reproductive mates. It is always possible that the information naïve females obtained during such exposures had little



or nothing to do with mate choice. For instance, exposure could perhaps indicate the type of individual it is best to flock with and so the females' tendency to associate with a male during the choice period would have little to do with her mating preference. However, we feel this is unlikely because we took particular care to use pair-bonded couples as model pairs during exposure so that the public information concerning a female actual mate choice was present during the exposure.

We are confident that our measure of female preference indicates reliably her willingness to mate with the male. A number of earlier studies on mating preferences in several species including fish (e.g. Milinski and Bakker 1990; Houde 1997), mammals (e.g. Gubernick and Addington 1994; Patris and Baudoin 2002) and birds (e.g. Burley *et al.* 1982; Tobias and Hill 1998) used the same type of affiliative preference we used as a measure of mating preference. Some of these studies demonstrate that such affiliative behaviour predicts the actual mate choice of females (White and Galef 1999). A recent study using zebra finches (Witte 2006) confirms that the time a female spends with a male in a 30 min binary choice situation is repeatable over a complete day (but see Forstmeier and Birkhead 2004), is highly correlated with the solicitation displays directed towards that male and thus is a reliable indicator of her mate preference. We are confident, therefore, that the affiliative preference we measured in this study is a reliable indication of our females' mating preference.

The aversion introduced by placing a red feather on the head of zebra finch may be problematical. Mate recognition in birds is often based on species specific visual signals (Sherman *et al.* 1997). The novel conspicuous trait could have impeded the females' species recognition and hence made the males less appropriate as mates. However, not all studies involving the addition of crown feathers on male zebra finches generate a decline in attractiveness. The same procedure involving a red feather had neutral effects on naïve females' mate preference (Witte and Sawka 2003). Similar neutral effects have been observed with red or green feathers, while a preference was observed for white crown feathers (Burley and Symanski 1998). It is interesting to note how the addition of a similar

novel phenotypic trait, can have dissimilar effects on a male's attractiveness for different populations of females. Perhaps this variation can be due to differences in the genetic origin of females, the type of feathers used, the size and coloration of the ornament and its position on the head. It is very likely that if the red crown feather we used had had a neutral effect on the females' mate preference that an even stronger preference for the trait would have been induced by exposure to public information. The fact that we obtained our results with an initially unattractive trait strengthens our confidence that public information plays a role in the establishment of naïve females' mating preferences. It implies that public information is sufficiently important to overcome or enhance a wide range of initial attitudes towards novel phenotypic traits. If the initial rejection of such ornamented males was a correct decision made by females in order to avoid mating with heterospecific, the results we get also implies that public information use can occasionally lead to erroneous decisions.

*Why exposure to short periods of public information should be important?*

The mating preferences of naïve zebra finch females were influenced by relatively brief exposures to public information. This sensitivity to public information might be related to the zebra finch's breeding ecology. Most populations live in arid and semi-arid regions of Australia where they breed opportunistically once a sizeable rainfall occurs (Zann 1996). Such unpredictable onset of breeding conditions provides unmated female zebra finches with only a short period for mate choice. With this time constraint, females are predicted to gather information about males as quickly as possible (Sullivan 1994), especially if the pool of good mates declines rapidly following the sudden onset of a reproductive season. Public information about the attributes deemed attractive by congeners could insure an inexperienced female that she will rapidly pair with a good male.

*Graded change of female preferences to increasing public information*

Even if effects were detectable after exposure to one pair-bonded couple for 30 min, we found that doubling the number of model pairs and exposure duration, made females

overcome more substantially their initial rejection of ornamented partners. Such change shows that even though females initially rejected the novel ornamented male-type as mates, they re-evaluated their own estimate of these males gradually as they were getting increasing information that congeners evaluated them as acceptable partners. This result implies that public information can influence female mating preferences even if they are initially certain about the low value of an option. The naïve females' gain in confidence about the validity of public information in our case could result from the number of model couples, the time of exposure or a combination of both cues. The experimental design we used did not permit to distinguish the relative importance of these cues for females' change in preference. Perhaps the time of exposure to one model couple should make a female onlooker sure that the presence of the two birds together is not fortuitous while the number of model couples should show the unanimity of other females' choice in the population. In the absolute, we believe both cues are important and will have its influence. However, the number of model females bonded with each male-type could obviously be a quicker way to generate a valid estimate of each male-type values as mating partners and females should be influenced more readily from this cue. We suggest this prediction should be further investigated.

#### *Cultural transmission of preferences*

Whatever the cues that made females change their preference, our study suggests that the use of public information to form mating preferences opens the door to a rapid establishment of cultural traditions of mating preferences in a monogamous species with biparental care. Several theoretical models (see Kirkpatrick and Dugatkin 1994, Laland 1994, Agrawal 2001) have argued for the importance of cultural transmission in the evolution of male secondary sexual characters. In our case, public information made naïve females' clearly overcome their initial rejection of ornamented males. A novel male trait that would otherwise have disappeared rapidly in a population due to the females' avoidance can now, because of public information, become neutral perhaps even preferred. If many females use public information to establish mating preferences then the novel phenotype can persist, perhaps even increase within the population as a result of the cultural transmission of the mating preference from mated females to naïve female onlookers. This only takes a few initial females that accepts to

pair with the novel male type to start the information transmission. In our study, a few naïve females did prefer a male of the novel phenotype. Nonetheless, for public information use to result in long lasting traditions of mating preferences on the scale required to affect sexual selection, it will be necessary for future studies to demonstrate that the mating effects we induced in naïve females are long-lived and can be transmitted to new generations of females.

**ACKNOWLEDGMENTS**

A discovery grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to L.-A.G supported the research and K.-A.C who benefited from an NSERC postgraduate scholarship as well. The research presented here was carried out under animal care permit 0404-485-0405 provided by UQAM and conforms to guidelines of the Canadian Council for Animal Care. We thank Kieron Mottley for his technical assistance and help in caring for the birds.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de ce projet corroborent ceux de Swaddle *et al.* (2005) et confirment que les femelles d'une espèce socialement monogame peuvent porter attention à l'information publique qui leur est fournie par le choix du partenaire de reproduction de leurs congénères femelles. Toutefois, nous pouvons maintenant affirmer que tout comme chez les femelles d'espèces polygynes, une brève exposition à de l'information publique suffit à influencer les préférences de femelles monogames lorsque cette information sert à distinguer les traits phénotypiques distinctifs qu'il faut rechercher chez un partenaire de qualité. De plus, les résultats de l'expérience 2 montrent que les préférences des femelles sont d'autant plus altérées que la quantité d'information à laquelle les femelles sont exposées est augmentée. Toutefois, puisque nous avons fait varier en même temps le nombre de femelles modèles observées et la durée totale d'exposition à l'information, nous ne pouvons distinguer lequel de ces deux indices a eu plus d'importance pour générer la modification des préférences des femelles. Nous suggérons que cette question soit investiguée.

Nous n'avons pu générer une préférence des femelles pour des partenaires ornés du nouveau trait. Toutefois, l'information publique a pu permettre d'annuler le rejet initial de partenaires ornements, et ce, seulement chez les femelles ayant observé que d'autres mâles de ce même phénotype ont été choisis par des congénères. Faire un tel usage de l'information publique peut conduire à la transmission culturelle des préférences. Puisque peu d'information a suffi à annuler le rejet, on peut prédire que la transmission culturelle permette un changement rapide des préférences des femelles. Dans le cas présent, la transmission culturelle permettrait à un nouveau phénotype mâle de persister, peut-être même d'augmenter dans la population au fur et à mesure que d'autres femelles le choisissent préférentiellement. Pour que cette transmission culturelle soit en mesure d'altérer significativement la sélection sexuelle d'un nouveau caractère, il faudra toutefois que de futures expériences montrent que l'information publique est mémorisée sur une échelle de temps suffisamment longue pour que les femelles naïves deviennent elles-mêmes des modèles pour les autres.

## RÉFÉRENCES

- Agrawal, A.A. 2001. «The evolutionary consequences of mate copying on male traits». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 51, p. 33-40.
- Amlacher, J. et L. A. Dugatkin. 2005. «Preference for older over younger models during mate-choice copying in young guppies». *Ethology, Ecology and Evolution*, vol. 17, p. 161-169.
- Andersson, M.B. 1994. *Sexual selection*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Applebaum, S. et A. Cruz. 2000. «The role of mate-choice copying and disruption effects in mate preference determination of *Limia perugiae* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae)». *Ethology*, vol. 106, p. 933-944.
- Bart, J. et A. Tornes. 1989. «Importance of monogamous male birds in determining reproductive success». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 24, p. 109-116.
- Boulinier, T., M. Mariette et E. Danchin. 2005. «La sélection d'un lieu de reproduction». In *Écologie comportementale*, Danchin, E., L.-A. Giraldeau et F. Cézilly, p. 171-198. Paris: Dunod.
- Boyd, Robert et P.J. Richerson. 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press, 340 p.
- Brooks, R. 1996. «Copying and the repeatability of mate choice». *Behavioural ecology and sociobiology*, vol. 39, p. 323-329.
- Brooks, R. 1998. «The importance of mate copying and cultural inheritance of mating preferences». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 13, no 2, p. 45-46.
- Burley, N., G. Krantzberg et P. Radman. 1982. «Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches». *Animal Behaviour*, vol. 30, p. 444-455.
- Burley, N.T. et P.G. Parker. 1996. «Sexual selection and extrapair fertilization in a socially monogamous passerine, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*)». *Behavioral Ecology*, vol. 7, p. 218-226.
- Burley, N. T. et R. Symanski. 1998. «"A taste for the beautiful": Latent aesthetic mate preferences for white crests in two species of Australian grassfinches». *American Naturalist*, vol. 152, p. 792-802.
- Cézilly, F. et L.-A. Giraldeau. 2005. «Concepts de base en écologie comportementale». In *Écologie comportementale*, Danchin, E., L.-A. Giraldeau et F. Cézilly, p. 27-50. Paris: Dunod.

- Cézilly, F.,M. Preault,F. Dubois,B. Faivre et B. Patris. 2000. «Pair-bonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence». *Behavioural Processes*, vol. 51, p. 83-92.
- Dall, S.R.X.,L.-A. Giraldeau,O. Olsson,J.M. Mcnamara et D.W. Stephens. 2005. «Information and its use by animals in evolutionary ecology». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 20, p. 187-193.
- Danchin, E.,L.-A. Giraldeau,T.J. Valone et R.H. Wagner. 2004. «Public information: from nosy neighbors to cultural evolution». *Science*, vol. 305, p. 487-491.
- Danchin, E.,L. A. Giraldeau,T. J. Valone et R. H. Wagner. 2005. «Defining the concept of public information - Response». *Science*, vol. 308, p. 355-356.
- Doucet, S.M.,S.M. Yezerinac et R. Montgomerie. 2004. «Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences?». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 82, p. 1-7.
- Dugatkin, L.A. 1996a. «Copying and mate choice». In *Social learning in animals: the roots of culture*, Heyes, C.M. et B.G. Galef. San Diego: Academic Press.
- Dugatkin, L.A. 1996b. «Interface between culturally based preferences and genetic preferences: female mate choice in *Poecilia reticulata*». *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, vol. 93, p. 2770-2773.
- Dugatkin, L.A. 2000. *The Imitation Factor*. New York: The Free Press, 243 p.
- Dugatkin, L.A. et J.-G.J. Godin. 1992. «Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*)». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 249, p. 179-184.
- Dugatkin, L.A. et J.-G.J. Godin. 1992. «Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*)». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 249, p. 179-184.
- Dugatkin, L.A. et J.-G.J. Godin. 1993. «Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependant effects». *Behavioral Ecology*, vol. 4, p. 289-292.
- Dugatkin, L. A. et J. Höglund. 1995. «Delayed breeding and the evolution of mate copying in lekking species». *Journal of Theoretical Biology*, vol. 174, p. 261-267.
- Emlen, S.T. et L.W. Oring. 1977. «Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems». *Science*, vol. 197, p. 215-223.
- Endler, J. A. et A. L. Basolo. 1998. «Sensory ecology, receiver biases and sexual selection». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 13, p. 415-420.



- Feldman, M.W. et K.N. Laland. 1996. «Gene-culture coevolutionary theory». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 11, no 11, p. 453-457.
- Field, A. 2000. *Discovering statistics using SPSS for Windows: advanced techniques for the beginner*. London: Sage publications.
- Fiske, P.,J.A. Kalas et S.A. Saether. 1996. «Do female great snipe copy each other's mate choice?». *Animal Behaviour*, vol. 51, p. 1355-1362.
- Forsgren, E.,A. Karlsson et C. Kvarnemo. 1996. «Female sand gobies gain direct benefits by choosing males with eggs in their nests». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 39, p. 91-96.
- Forstmeier, W. et T. R. Birkhead. 2004. «Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females». *Animal Behaviour*, vol. 68, p. 1017-1028.
- Freeberg, T.M. 2000. «Culture and courtship in vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns». *Behavioural Processes*, vol. 51, p. 177-192.
- Galef, B. G. et L. A. Giraldeau. 2001. «Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions». *Animal Behaviour*, vol. 61, p. 3-15.
- Galef, B. G. et C.M. Heyes (1996). *Social Learning in Animals: The Roots of Culture*. New York, Academic Press.
- Galef, B.G. et D.J. White. 1998. «Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*». *Animal Behaviour*, vol. 55, p. 545-552.
- Galef, B.G. et D.J. White. 2000. «Evidence of social effects on mate choice in vertebrates». *Behavioural Processes*, vol. 51, p. 167-175.
- Gibson, R.M.,J.W. Bradbury et S.L. Vehrencamp. 1991. «Mate choice in lekking sage grouse revisited: the roles of vocal display, female site fidelity, and copying». *Behavioral Ecology*, vol. 2, no 2, p. 165-180.
- Gibson, R.M. et J. Höglund. 1992. «Copying and sexual selection». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 7, p. 229-231.
- Giraldeau, L.-A. 1997. «The ecology of information use». In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Krebs, J.R. et N.B. Davies, p.42-68. Oxford: Blackwell Science.
- Giraldeau, L.-A.,T.J. Valone et J.J. Templeton. 2002. «Potential disadvantages of using socially acquired information». *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Serie B*, vol. 357, p. 1559-1566.

- Godin, J.-G.J., E.J.E. Herdman et L.A. Dugatkin. 2005. «Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour». *Animal Behaviour*, vol. 69, p. 999-1005.
- Goldschmidt, T., T. C. M. Bakker et E. Feuth-De Bruijn. 1993. «Selective copying in mate choice of female sticklebacks». *Animal Behaviour*, vol. 45, p. 541-547.
- Grant, P.R. et B.R. Grant. 1997. «Genetics and the origin of bird species». *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, vol. 94, p. 7768-7775.
- Gubernick, D.J. et R.L. Addington. 1994. «The stability of female social and mating preferences in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*». *Animal Behaviour*, vol. 47, p. 559-567.
- Gubernick, D.J. et T. Teferi. 2000. «Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 267, p. 147-150.
- Höglund, J., R.V. Alatalo, R.M. Gibson et A. Lundberg. 1995. «Mate-choice copying in black grouse». *Animal Behaviour*, vol. 49, p. 1627-1633.
- Holland, B. et W.R. Rice. 1998. «Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance». *Evolution*, vol. 52, p. 1-7.
- Houde, A.E. 1997. *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Jennions, M.D. et M. Petrie. 1997. «Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences». *Biological Reviews*, vol. 72, p. 283-327.
- Johnstone, R.A. 1997. «The evolution of animal signals». In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Krebs, J.R. et N.B. Davies, p. 155-178. Oxford: Blackwell Science.
- Kirkpatrick, M. et L.A. Dugatkin. 1994. «Sexual selection and the evolutionary effects of copying mate choice». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 34, p. 443-449.
- Kirkpatrick, M. et M.J. Ryan. 1991. «The evolution of mating preferences and the paradox of the lek». *Nature*, vol. 350, p. 33-38.
- Kokko, H., R. Brooks, M.D. Jennions et J. Morley. 2003. «The evolution of mate choice and mating biases». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 270, p. 653-664.
- Kraak, S.B.M. 1996. «Copying mate choice: which term deserves this term?». *Behavioural Processes*, vol. 36, p. 99-102.

- Lafleur, D.L., G.A. Lozano et M. Sclafani. 1997. «Female mate-choice copying in guppies, *Poecilia reticulata*: a re-evaluation». *Animal Behaviour*, vol. 54, p. 579-586.
- Laland, K.N. 1994. «Sexual selection with a culturally transmitted mating preference». *Theoretical Population Biology*, vol. 45, p. 1-15.
- Losey, G.S. Jr., F.G. Stanton, T.M. Telecky, W.A. Tyler III et Zoology 691 Graduate Seminar Class. 1986. «Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice: A model». *The American Naturalist*, vol. 128, p. 653-664.
- Maynard-Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford: Oxford University Press.
- Mccomb, K. et T. Clutton-Brock. 1994. «Is mate choice copying or aggregation responsible for skewed distributions of females on leks?». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 255, p. 13-19.
- Milinski, M. et T.C. Bakker. 1990. «Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males». *Nature*, vol. 344, p. 330-333.
- Mock, D.W. et M. Fujioka. 1990. «Monogamy and long-term pair-bonding in vertebrates». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 5, p. 39-42.
- Munger, L., A. Cruz et S. Applebaum. 2004. «Mate choice copying in female Humpback Limia (*Limia nigrofasciata*, Family Poeciliidae)». *Ethology*, vol. 110, p. 563-573.
- Nordell, S.E. et T.J. Valone. 1998. «Mate choice copying as public information». *Ecology letters*, vol. 1, p. 74-76.
- Patriquin-Meldrum, K.J. et J.-G.J. Godin. 1998. «Do female three-spined sticklebacks copy the mate choice of others?». *The American Naturalist*, vol. 151, no 6, p. 570-577.
- Patris, B. et C. Baudoin. 1998. «Female sexual preferences differ in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience». *Animal Behaviour*, vol. 56, p. 1465-1470.
- Price, T.D. 2002. «Domesticated birds as a model for the genetics of speciation by sexual selection». *Genetica*, vol. 116, p. 311-327.
- Pruett-Jones, S.G. 1992. «Independent vs nonindependent mate choice: do female copy each other?». *The American Naturalist*, vol. 140, p. 1000-1009.
- Reader, S.M. et K.N. Laland. 1999. «Do animals have memes?». *Journal of Memetics*, vol. 3, p. 100-108.
- Servedio, M.R. et M. Kirkpatrick. 1996. «The evolution of mate choice copying by indirect selection». *The American Naturalist*, vol. 148, p. 848-867.

- Sherman, P.W., H.K. Reeve et D.W. Pfennig. 1997. «Recognition systems». In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Krebs, J.R. et N.B. Davies, p. 69-96. Oxford: Blackwell Science.
- Sirot, E. 2001. «Mate-choice copying by females: the advantages of a prudent strategy». *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 14, p. 418-423.
- Slagsvold, T. et H. Viljugrein. 1999. «Mate choice copying versus preference for actively displaying males by female pied flycatchers». *Animal Behaviour*, vol. 57, p. 679-686.
- Stöhr, S. 1998. «Evolution of mate-choice copying: a dynamic model». *Animal Behaviour*, vol. 55, p. 893-903.
- Swaddle, J., M. Cathey, M. Correll et B. Hodkinson. 2005. «Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological sciences*, vol. 272, p. 1053-1058.
- Tobias, M.C. et G.E. Hill. 1998. «A test of sensory bias for long tails in the house finch». *Animal Behaviour*, vol. 56, p. 71-78.
- Valone, T.J. 1989. «Group foraging, public information, and patch estimation». *Oikos*, vol. 56, p. 357-363.
- Valone, T.J. et J.J. Templeton. 2002. «Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon». *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Serie B*, vol. 357, p. 1549-1557.
- Wade, M.J. et S.G. Pruett-Jones. 1990. «Female copying increases the variance in male mating success». *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, vol. 87, p. 5749-5753.
- Westneat, D.F., A. Walters, T.M. McCarthy, M.I. Hatch et W.K. Hein. 2000. «Alternatives mechanisms of nonindependent mate choice». *Animal Behaviour*, vol. 59, p. 467-476.
- Westneat, D.F., A. Walters, T.M. McCarthy, M.I. Hatch et W.K. Hein. 2000. «Alternatives mechanisms of nonindependent mate choice». *Animal Behaviour*, vol. 59, p. 467-476.
- White, D.J. et B.G. Galef. 1999. «Affiliative preferences are stable and predict mate choices in both sexes of Japanese quail, *Coturnix japonica*». *Animal Behaviour*, vol. 58, p. 865-871.
- White, D.J. et B.G. Galef. 2000. «Culture in quail: social influences on mate choices of female *Coturnix japonica*». *Animal Behaviour*, vol. 59, p. 975-979.
- Widemo, M.S. 2006. «Male but not female pipefish copy mate choice». *Behav. Ecol.*, vol. 17, p. 255-259.

- Witte, K. 2006. «Time spent is a good indicator for the mate preference in zebra finch females». *Ethology, Ecology and Evolution*, vol 18, p. 195-204.
- Witte, K. et B. Noltemeier. 2002. «The role of information in mate choice copying in female sailfin mollies (*Poecilia latipinna*)». *Behavioural ecology and sociobiology*, vol. 52, p. 194-202.
- Witte, K. et M. J. Ryan. 1998. «Male body length influences mate-choice copying in the sailfin molly *Poecilia latipinna*». *Behavioral Ecology*, vol. 9, p. 534-539.
- Witte, K. et N. Sawka. 2003. «Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ». *Animal Behaviour*, vol. 65, p. 195-203.
- Zann, R.A. 1996. *The Zebra Finch: A synthesis of field and laboratory studies*. Oxford: Oxford University Press.