



HAL
open science

Emotions et personnalité : au cœur des décisions chez un poisson monogame

Chloé Laubu

► **To cite this version:**

Chloé Laubu. Emotions et personnalité : au cœur des décisions chez un poisson monogame. Evolution [q-bio.PE]. Université Bourgogne Franche-Comté, 2018. Français. NNT : 2018UBFCK049 . tel-02052824

HAL Id: tel-02052824

<https://theses.hal.science/tel-02052824>

Submitted on 28 Feb 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE
FRANCHE-COMTE**

Préparée à l'Unité Mixte de Recherche CNRS 6282 Biogéosciences

Ecole doctorale n°554, Environnement-Santé

Discipline : Sciences de la vie

Spécialité : Ecologie Evolutive

Emotions et personnalité :
au cœur des décisions chez un poisson monogame

Chloé Laubu

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 19 décembre 2018

Composition du Jury :

François-Xavier Dechaume-Moncharmont , Maître de Conférences, université Bourgogne Franche-Comté	Directeur
Audrey Dussutour , Chargée de recherche CNRS, université Paul Sabatier	Rapporteure
Philippe Louâpre , Maître de Conférences, université Bourgogne Franche-Comté	Codirecteur
Odile Petit , Directrice de recherche CNRS Strasbourg	Examinatrice
Clémentine Vignal , Professeure, Sorbonne université	Rapporteure
Erica van de Waal , Professeure, université de Lausanne	Examinatrice

Titre : Emotions et personnalité : au cœur des décisions chez un poisson monogame

Mots clés : état émotionnel ; personnalité ; prise de décision ; appariement ; choix de partenaire ; *Amatitlania siquia*

Résumé : Au cours de leur vie, les animaux doivent sans cesse prendre des décisions qui impactent leur survie et leur succès reproducteur. L'objectif de cette thèse était d'étudier le rôle de deux sources de variabilité dans la prise de décision — la personnalité et l'état émotionnel — en contexte sexuel chez un poisson monogame, le cichlidé zébré. Nos travaux sur la personnalité ont mis en évidence son importance sur la compatibilité comportementale et le succès reproducteur des partenaires. De plus, les individus les plus réactifs se sont ajustés à leur partenaire et ont augmenté leur succès reproducteur. Ceci supporte l'hypothèse d'une plus grande flexibilité de ces individus qui compenseraient ainsi leur faible compétitivité. Les différents profils de personnalité peuvent ainsi être considérés comme des stratégies alternatives. Le maintien de la variabilité interindividuelle pourrait ainsi s'expliquer par le succès équivalent de ces stratégies.

Les émotions sont, elles, une cause de variabilité intra-individuelle souvent négligée qui pourrait pourtant représenter une information interne utilisée par l'individu pour prendre ses décisions. En transposant le test cognitif du biais de jugement aux poissons, nous avons pu observer un lien étroit entre leur état émotionnel et la présence/absence du partenaire. Ces résultats suggèrent un rôle des émotions dans les processus d'appariement et interrogent sur leur utilisation dans les prises de décision. Les individus se basent-ils sur leurs émotions pour choisir un partenaire de manière adaptative ? À travers l'étude de ces sources de variabilité comportementale, nous avons observé que, loin d'être distribuée aléatoirement, la variabilité était liée à des stratégies décisionnelles et pouvait influencer le succès reproducteur des individus. Il serait donc crucial de la prendre en compte pour appréhender l'évolution des processus décisionnels.

Title: Importance of emotions and personality in decision-making in a monogamous fish

Keywords: mood; personality; decision-making; pair-bonding; mate-choice; *Amatitlania siquia*

Abstract: During their lives animals constantly need to make decisions that influence their survival and their reproductive success. The objective of this thesis was to evaluate the role of two variability sources in decision-making — personality and emotional states — in a sexual context in a monogamous fish, the convict cichlid. Our work about personality highlights its importance on pair compatibility and reproductive success. We also observe that reactive individuals adjusted their behaviour to their partner and thus increased their reproductive fitness. This result supports the hypothesis that reactive individuals are more flexible and thus compensate for their weak competitiveness. Personality traits are thus to be considered as co-existing alternative strategies. The maintenance of this inter-individual variability can be results from their equal success on the long run.

Emotional states are source of intra-individual variability that has been largely underestimate. However they may represent an internal information used by individuals to make choice. We developed a protocol of cognitive judgment bias test in fish to evaluate their emotional states, and we observed a strong relationship with the presence/absence of the preferred partner. These results suggest that emotions is a key component of pair-bonding and then question how animals use them to make decision. Do they choose a partner based on their emotional states in an adaptive way? Through these different studies, we have shown that behavioural variability is not randomly distributed. On the contrary, it is linked to different strategies and it can influence reproductive success. It is thus crucial to take this parameter into account in order to understand the evolution of decision processes.

Remerciements

On parle régulièrement des difficultés et du mal-être des thésards (Levecque et al. 2017), ce problème mériterait une vraie réflexion sur les moyens à mettre en œuvre pour y remédier et réduire le nombre d'abandons de thèse en cours de route. Si je me permets de commencer par ce constat c'est que j'estime pour ma part avoir été extrêmement chanceuse tout au long de ma thèse. J'ai pu travailler sur un sujet que j'ai modelé en fonction de ce qui me passionnait, j'ai été encadrée par des directeurs toujours à l'écoute et enfin, lorsque mon enthousiasme baissait, la participation à des rencontres de vulgarisation me faisait retrouver immédiatement la passion pour mon projet. Même à 15 jours du rendu de ce manuscrit, lorsque les contraintes de temps et de forme liées à la rédaction (Sand-Jensen 2007, *Chicken-chicken-chicken talk*) peuvent éloigner du plaisir de la recherche, participer à la Nuit des Chercheurs m'a requinquée pour finir cette rédaction.

Je souhaite bien évidemment commencer par remercier mes deux directeurs de thèse : F-X et Philippe. Travailler avec vous est non seulement incroyablement stimulant et enrichissant, mais correspond en plus à des moments sympathiques et conviviaux. Merci de m'avoir dès le début considérée comme une collègue, d'avoir toujours été à l'écoute et de m'avoir poussée à me dépasser. Merci aussi de m'avoir laissé l'autonomie et la flexibilité dont j'avais besoin pour m'épanouir dans la recherche tout en étant toujours là pour m'accompagner, challenger mes idées et me remotiver quand rien ne marchait. F-X, ça fait maintenant 5 ans qu'on travaille ensemble. Je me souviens de mes premières semaines de stage de master 1 avec toi où j'ai rapidement proposé de réorienter un peu le sujet. Tu as tout de suite été attentif à mes idées, et tu m'as dit « *pour faire de la bonne science, il faut avant tout se faire plaisir* ». Là, j'ai tout de suite su que j'allais adorer travailler avec toi (et ce fut en effet le cas !). Philippe, merci d'avoir tout de suite accepté de rejoindre ce projet (avant même qu'on sache de quoi il s'agissait d'ailleurs !). Cela a été hyper enrichissant de t'avoir comme codirecteur dans cette thèse. Merci de m'avoir toujours poussée à voir le côté positif des choses, merci pour ton empathie et tes encouragements (comme tes sms pour prendre de mes nouvelles à la suite de refus d'éditeurs ou après des discussions un peu mouvementées). La découverte de la recherche aussi enthousiasmante soit-elle, passe aussi par la découverte de ses travers (compétition, précarité des postes après la thèse, courses aux financements...), ce à quoi, jeune padawan que j'étais, je n'avais jamais pensé. Merci à tous les deux d'avoir toujours pris du temps pour discuter longuement de tout ça avec moi. Ces trois années de thèse sont très positives pour moi, bien qu'elles soient passées beaucoup, beaucoup trop vite ! Mais notre collaboration ne fait que commencer ☺

Je souhaite aussi remercier les membres de mon comité de thèse. D'abord Ludovic Dickel, Jérôme Moreau et Jean-Sébastien Pierre qui m'ont amenée à faire des choix dans mon projet et surtout à réorienter mes recherches vers ce qui m'enthousiasmait le plus, les émotions (même si le chemin était bien moins balisé). Merci à Alain Boissy qui a rejoint ce comité de thèse et dont le travail a largement inspiré mes expériences. Ton expertise sur les émotions animales m'a beaucoup apporté lors des discussions. Merci aussi pour tes nombreux encouragements pour mon travail.

Je remercie aussi les membres de mon jury qui ont accepté d'évaluer ma thèse et qui rendront sans aucun doute les discussions particulièrement enrichissantes. Merci aux deux rapporteuses Audrey Dussoutour et Clémentine Vignal et aux deux examinatrices Odile Petit et Erica van de Waal.

L'écriture de ce manuscrit a aussi été l'occasion d'un peu d'introspection sur mes premiers pas dans le comportement animal. Je remercie Aimée et Luc Desmarest, les premiers à m'avoir initiée au bien-être des animaux et à l'importance d'observer leurs comportements. Dès l'âge de 7 ans, le séjour annuel dans leur ferme était le moment le plus attendu de l'année, surpassant largement Noël ! En cherchant à me remémorer mon intérêt pour le comportement, je me suis aussi souvenue qu'au collège j'écrivais sur toutes les fiches de rentrée (*quel métier souhaiterais-tu faire plus tard ?*) : « éthologue ». Sans bien savoir à quoi ça correspondait, j'étais très fière d'énoncer que je voulais étudier et comprendre le comportement des animaux. Je ne sais où j'avais appris ce terme, mais j'ai tout de suite été séduite. Les agissements toujours surprenants de mes différents colocataires félins ont dû aussi susciter mon intérêt vers ce domaine. J'ai ensuite réalisé mon stage de 3ème auprès d'une éthologue dans une école de chiens guide d'aveugle (merci maman d'avoir organisé ça !). L'idée s'est finalement envolée, ne connaissant pas le métier de chercheur et n'étant pas tentée par le métier de vétérinaire que les conseillers d'orientation recommandaient.

Mon parcours a ensuite été parsemé de bonnes étoiles qui ont joué des rôles décisifs sur mon orientation. Un peu par hasard, je me suis retrouvée à faire des études dans le paramédical, en podologie et Robert Darmana mon directeur de mémoire, fut la première de ces bonnes étoiles. Bien que mon idée de sujet soit éloignée de son domaine de prédilection, il a tout de suite embarqué pour me suivre dans mon projet un peu particulier de comparaison des comportements locomoteurs Hommes/Grands-singes. Ce mémoire a été une vraie révélation et une première approche du monde de la recherche. Je remercie Claude Huertas, directeur de l'école de podologie, qui m'a ensuite fait intervenir dans plusieurs congrès pour que je présente ce travail. Merci aussi à Annie Rodriguez, professeure à l'institut de podologie, qui lors du bilan annuel alors que je lui expliquais que j'avais adoré faire ce mémoire et que j'avais surtout aimé les cours théoriques (neurophysiologie, biomécanique, *etc.*), mais assez peu le côté appliqué de la formation m'a demandé si j'étais bien certaine de me plaire dans le métier de podologue : « *beu... bin non... en fait* ». Et me voilà, le diplôme en poche, embarquée dans une réorientation correspondant à mes intérêts.

Bien que je ne l'ai jamais rencontré, je souhaite remercier Mathieu Vidard. C'est son émission La Tête au Carré sur France Inter qui m'a fait connaître concrètement le métier de chercheur dont j'ignorais tout et qui m'a en conséquence aidée à concrétiser mon projet. Ses émissions m'ont toujours accompagnée depuis, que ce soit sur mes trajets pour aller à la fac (en France ou au Québec) ou pendant les manips. Ayant découvert ce métier j'ai, à ce moment-là contacté le professeur Luc-Alain Giraldeau dont les ouvrages de vulgarisation sur le comportement animal m'avaient enthousiasmée. J'ai ainsi repris des études d'écologie à Montréal. J'ai une pensée particulière pour tous mes professeurs de Montréal (Uqàm et UdeM). Dès mon premier jour de cours là-bas, ma réorientation a été une évidence et je n'ai plus eu aucun doute sur mon désir de poursuivre mes études pour devenir chercheuse. J'étais tout simplement surexcitée pendant les cours tant ce que je découvrais me passionnait (je me souviens encore comme mon cœur battait la chamade pendant certains cours !). Évidemment, je remercie particulièrement Luc-Alain Giraldeau grâce à qui je suis arrivée à Montréal. En plus d'avoir pu suivre ses excellents cours, j'ai vécu ma première initiation à la recherche lors d'un stage de découverte dans son labo. C'est à cette occasion que j'ai rencontré Malika Ihle et Morgan David, j'en profite pour les remercier pour tous leurs bons conseils. Je souhaite aussi remercier Denis Réale qui m'a tout de suite intégrée au groupe de recherche en comportement animal de l'Uqàm et m'a proposé de travailler quelques heures par semaine pour entrer des données sur le comportement social des mouflons. Aucun doute sur le fait que sa conférence grand public sur la personnalité animale à laquelle j'ai assisté en première année a été déterminante dans mon parcours ! Merci à tous les enseignants géniaux que j'ai eu l'occasion de rencontrer pendant mes études là-bas. Je pense en particulier à Jacques Brisson, à Jorys Bolduc qui sait rendre captivante l'étude du système digestif d'une éponge (!), à François-Joseph Lapointe qui m'a fait découvrir des méthodes d'enseignement différentes (et qui m'avait prévenue que le retour au système d'enseignement français serait dur), à Daniel Brocard, et enfin à Daniel Gagnon qui m'a poussée à me projeter en doctorat dès le début de mes études. Louise Cloutier est aussi une sacrée bonne étoile montréalaise. J'ai d'abord travaillé pour elle à la collection entomologique de l'UdeM, mais elle est rapidement devenue une bonne amie. Merci pour ton soutien et tes encouragements depuis toutes ces années. Pendant que je suis au Québec, j'en profite pour remercier Mélissa & Julie, notre amitié a été initiée via l'enthousiasme que nous partageons durant les cours que nous suivions à l'Uqàm. Votre certitude à toutes les deux que j'étais faite pour la recherche a été très efficace lors des moments de doute.

Après trois ans d'étude à Montréal, il a été temps de rentrer et comme me l'avait prédit François-Joseph, le retour n'a pas été simple. Merci à Yves Carton pour tous ses conseils concernant mon retour, merci aussi à Jérôme qui m'a persuadée d'attendre le stage de master 1 avant de décider de repartir ou non au Québec. Je souhaite aussi remercier Valérie Dufour qui m'a accueillie pour un stage volontaire en 2013. J'ai adoré cette expérience et l'ambiance du laboratoire à Strasbourg.

Je souhaite enfin remercier tous les membres du laboratoire Biogéosciences. Merci à Cécile de m'avoir accueillie dans l'équipe cichlidés dès mon M1 et de m'avoir intégrée dans la mission Nicaragua. Merci à Sébastien d'avoir toujours des réponses super efficaces à m'apporter à chacun de mes problèmes dans la salle cichlidés. Merci aussi pour ton ingéniosité concernant les dispositifs expérimentaux (et d'avoir été mon cobaye principal pour l'inventaire des prototypes scientifiques). Merci à Aude de m'avoir donné l'idée de la pâte fimo pour les boîtes. Merci évidemment à la dream team initiale de thésards (« *les maîtres inconstestés du fond du couloir* ») Sophie, Manon, Julien et Cédric (bien qu'ils m'aient tous abandonnée sous prétexte qu'eux avaient fini). Merci à Sophie pour tous les moments partagés (que ce soit les activités d'arts plastiques, les discussions autour de la vulgarisation ou les verres de woo-woo) et surtout pour avoir partagé « the best colloque ever », où on a quand même gagné la gloire éternelle *via l'Isbe bingo (selfie* avec Dawkins à

l'appui !). Merci pour tous tes précieux conseils « d'ancienne » sur la thèse, jusqu'à la relecture détaillée de ce manuscrit. Merci à Manon pour ton enthousiasme communicatif et ton don pour animer le labo, et merci à Julien de m'avoir décomplexée par rapport à mon rire en faisant encore plus de bruit que moi ! Merci à Alice d'avoir partagé de nombreuses discussions enflammées sur la recherche. Merci aussi à la super nouvelle bande de thésards qui a su garder l'ambiance chaleureuse du fond du couloir: Corentin, mon filleul de thèse dont l'expertise administrative n'a pas d'égal (merci d'égayer les journées avec ton humour et de tes cache-cache dans les placards), Antoine (merci d'avoir rejoint le bureau et pour tes super conseils-antidotes !), notre homme-plante Adrien à l'énergie débordante, Charly, Silène, Marion et Clémentine (bienvenue !). Merci à mon compagnon préféré de « pause-thé » Alouex d'avoir partagé un an de un an de vie de doctorant avec moi. Merci à Maria, notre Alain Baraton du labo, pour ses précieux conseils en matière de botanique. Merci à Yannick et Thierry pour leur bienveillance à mon égard. Je remercie aussi les secrétaires du tonnerre qui nous accueillent toujours chaleureusement, merci tout particulier à Isabelle qui répond plus vite que son ombre ! Merci à Nicole d'être toujours de bonne humeur. Merci à Stéphane Gadreau pour son aide de dernière minute. Et merci aussi à tous les intérimaires de l'équipe cichlidés, les stagiaires toujours dynamiques et enthousiastes : Ellona, Coline, Sébastien, Mélissande, Quentin, Johanna (pour qui l'aventure cichlidés continue), Guillaume, Corentin, Clément, Karolina (pour qui j'ai dû me battre avec Corentin), Chloé, Mathis, Déborah, Océane et Camille.

Enfin, grâce à mes deux précieux directeurs de thèse qui considèrent qu'une thèse ce n'est pas seulement faire de la recherche, j'ai pu pendant ces deux dernières années rejoindre une autre équipe formidable, celle de la Mission Culture Scientifique de l'uB. Cette équipe est incroyable parce qu'elle ne compte que des gens super-chouettes : merci à Coralie-la-mama, Sophie, Juliette, Elise, Marie-Laure Lionel, Robin, Baptiste et Jérémie (petite vengeance pour *Chloé la franc-comtoise*, je t'infiltrerai dans l'équipe dijonnaise). En plus d'être un travail que je considère essentiel pour les chercheurs (en particulier quand on fait de la recherche fondamentale), la communication au grand public est une source d'idées, de réconfort, et de motivation incomparable dans une thèse. Je pense que les doctorants devraient être bien plus poussés (et valorisés) à intégrer des projets de vulgarisation. J'en profite pour remercier aussi la première qui m'a permis de m'initier à cette discipline : Cécile Breton, rédactrice en chef de la revue ESpèces, qui, alors que je n'étais qu'en licence m'a fait confiance (et le fait toujours !) pour écrire dans son journal.

Je remercie enfin toute ma famille, ma belle-famille et mes amis pour leur soutien sans faille tout au long de cette thèse. Merci tout particulier à toi maman, relectrice et auditrice infatigable de tous mes travaux. Merci de répondre toujours présente dès que j'ai besoin d'un œil ou d'une oreille naïve à qui expliquer mes travaux, ou simplement de réconfort. Merci papa, tu as tendance à l'oublier, mais c'est grâce à toi que je suis là aujourd'hui : merci de m'avoir encouragée et rassurée pour recommencer mes études. Merci aussi à ma cousine Marion et ma tante Josette pour leurs relectures au pas de course du manuscrit. Enfin, je remercie celui qui partage mon quotidien, mon Edouard, devenu mari pendant cette thèse. Merci pour ton optimisme communicatif dans chacun de mes moments de panique. La thèse s'est souvent incrustée dans notre vie, tu t'es ainsi retrouvé à faire des moulages en pâte fimo le soir en rentrant du boulot, à écouter des w-e à la campagne car je devais passer compter les pontes, à m'entendre parler seule pendant des heures quand je répétais des talk (même en vacances à Bali !), à me découper des plaques en plexi aux bonnes dimensions pour les aquariums, à passer de longs trajets en silence parce que « je devais réfléchir à un truc » ou à venir me chercher à la fac au milieu de la nuit parce qu'il « fallait soumettre l'article avant l'été ». Mais finalement quand on regarde l'orientation que prend mon projet de recherche (attachement au partenaire, amour, importance des soins biparentaux), on peut penser que toi aussi tu t'es bien incrusté dans ma thèse !

Enfin, celle à qui je voudrais dédicacer cette thèse n'est pas encore née. Elle se sera pourtant développée en même temps que ce manuscrit et aura partagé chacune des émotions qui y sont liées durant ces derniers mois. À toi ma petite colocataire...

Table des matières

Liste des communications	9
Partie I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	11
Chapitre I.1 Contexte général	13
Chapitre I.2 Variation interindividuelle : la personnalité	16
Chapitre I.3 Variation intra-individuelle : les états émotionnels.....	20
Chapitre I.4 Le contexte sexuel.....	24
Chapitre I.5 Modèle biologique : le cichlidé zébré	26
Chapitre I.6 Objectifs généraux et organisation de la thèse	30
Partie II. PERSONNALITÉ ET COMPATIBILITÉ COMPORTEMENTALE.....	33
Chapitre II.1 Introduction.....	35
Chapitre II.2 Absence de choix de partenaire (Article 1)	39
Chapitre II.3 Convergence post-appariement (Article 2).....	61
Chapitre II.4 Discussion	85
Partie III. ETATS ÉMOTIONNELS ET PARTENAIRE SEXUEL	89
Chapitre III.1 Mesure des états émotionnels chez les poissons.....	91
Chapitre III.2 Rôle du partenaire sur l'état émotionnel.....	97
Chapitre III.3 Emotions et partenaire chez les femelles (Article 3)	101
Chapitre III.4 Emotions et partenaire chez les mâles	125
Chapitre III.5 Discussion.....	132

Partie IV. CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	135
Références bibliographiques.....	147
ANNEXES.....	173
Partie A. Données scientifiques annexes.....	174
Chapitre A.1 : Personnalité et compatibilité hormonale (Article 4)	175
Chapitre A.2 : Données concernant l’homogamie sur le terrain.....	199
Partie B. Activités complémentaires	205
C-V	209

Liste des communications

Articles scientifiques

- **Article 1 (présenté dans le chapitre II.2)**

C. Laubu, F.-X. Dechaume-Moncharmont, S. Motreuil, & C. Schweitzer. 2016. Mismatched partners that achieve post-pairing behavioral similarity improve their reproductive success. *Science Advances*, 2, e1501013.

- **Article 2 (présenté dans le chapitre II.3)**

C. Laubu, C. Schweitzer, P. Louâpre, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. 2017. Mate choice based on behavioural type: Do convict cichlids prefer similar partners? *Animal Behaviour*, 126:281–291.

- **Article 3 (présenté dans le chapitre III.3)**

C. Laubu, P. Louâpre & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Pair-bonding induces an optimistic-pessimistic mood in a monogamous fish species. *In review in Proceedings of the Royal Society London B*.

- **Article 4 (présenté en annexe A.1)**

C. Schweitzer, G. Melot, C. Laubu, M. Teixeira, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. 2017. Hormonal and fitness consequences of behavioral assortative mating in the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *General and Comparative Endocrinology*, 240:153–161.

Communications orales en congrès scientifiques

- C. Laubu, P. Louâpre & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Biais cognitif et choix de partenaire chez un poisson monogame. Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA), Rennes, juin 2018. *Prix de la meilleure communication orale*
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil, P. Louâpre & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Personnalité et sélection sexuelle chez un poisson monogame. Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon, juin 2017. *Prix de la meilleure communication orale*
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil, P. Louâpre & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Qui s'assemble finit par se ressembler : convergence comportementale chez un poisson monogame. 85ème congrès de l'ACFAS, Montréal, Canada, mai 2017
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Fitness consequences of personality convergence between partners of convict cichlids. Sféologie 2016 (SFE), Marseille, France, octobre 2016
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Mismatched partners that achieve postpairing behavioral similarity improve their fitness. International Society for Behavioural Ecology (ISBE), Exeter, UK, juillet 2016
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Fitness consequences of personality convergence between partners of convict cichlids. European Conference on Behavioural Biology (ECBB), Vienne, Autriche, juillet 2016
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Personality and behavioural convergence within pairs of convict cichlids. Ecology & Behaviour (E&B), Lyon, juin 2016.
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil, P. Louâpre & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Absence of sexual preference for behavioural similarity in convict cichlids. Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA), Caen, mars 2016.
- C. Laubu, C. Schweitzer, S. Motreuil & F.-X. Dechaume-Moncharmont. Qui s'assemble finit par se ressembler : personnalité et convergence comportementale au sein des couples. Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA), Strasbourg, avril 2015. *Prix de la meilleure communication orale étudiante*
- C. Laubu, C. Huertas & R. Darmana. Bipédie humaine et locomotion des grands primates. Congrès d'anatomie de la faculté de médecine, Montpellier, juin 2009. Publication du résumé dans « Muscle, nouveaux concepts : anatomie, biomécanique, chirurgie-rééducation », Bonnel, F., et Marc, T. 2009. *Edition Sauramps*

- C. Laubu, C. Huertas & R. Darmana. Bipédie humaine et locomotion des grands primates. Congrès de l'Association pour le Développement de la Podologie, Toulouse, mai 2009.

Articles de vulgarisation

- Revue d'histoire naturelle ESpèces
 - La science par les objets : L'aspi-trieur de crabes. *ESpèces*, 28:90-91
 - La science par les objets : Vacciner les insectes. *ESpèces*, 27:90-91
 - La science par les objets : L'olfact'eau'mètre pour gammars. *ESpèces*, 26:84-85
 - La science par les objets : Le lanceur de billes ou comment effrayer un poisson à distance. *ESpèces*, 25:76-77
 - La science par les objets : L'ovipositomètre ou comment résistent les chenilles ? *ESpèces*, 24:68-69
 - Actus : Des bourdons optimistes ? *ESpèces*, 22:10
 - Actus : L'art de la guerre chez le calmar. *ESpèces*, 22:10
 - À lire : Dans l'oeil du pigeon, Luc-Alain Giraldeau 2016. *ESpèces*, 22:80
 - Actus : Qui s'assemble se ressemblera. *ESpèces*, 20:6
 - Actus : De l'importance de faire le bon choix *ESpèces*, 19:8
 - Actus : Émotif comme une drosophile ? *ESpèces*, 17:10
 - Actus : Impossible d'arnaquer le rat ! *ESpèces*, 16:9
 - Actus : De la confiance dans le couple chez les geais. *ESpèces*, 16:10. Republié dans La Nature est-elle bien faite ? Quand le vivant nous surprend. Cécile Breton. Editions le Cavalier bleu 2016
 - Actus : L'appel du petit mammifère. *ESpèces*, 15:8
 - À lire : Méduses, à la conquête des océans, Robert Calcagno & Jacqueline Goy 2014. *ESpèces*, 15:80
 - Actus : Des singes à plumes dans le jardin. *ESpèces*, 10:8
 - Recherche : Le choix de partenaire : une force évolutive sous-estimée. *ESpèces*, 10:34-39. Republié dans La Nature est-elle bien faite ? Quand le vivant nous surprend. Cécile Breton. Editions le Cavalier bleu 2016
 - Actus : Chez les orques, les mères ménopausées prennent soin de leurs garçons. *ESpèces*, 6:7
 - Actus : L'ADN environnemental : un outil de détective. *ESpèces*, 6:6
 - Actus : L'évolution évolue. *ESpèces*, 5:6
- Comment être heureux et avoir beaucoup d'enfants quand on est un poisson ? 2016. The Conversation. Republié dans Slate
- Qui s'assemble... finit par se ressembler ! 2016. Blog Les poissons n'existent pas
- Bande-Dessinée par Thibault Roy : Les boîtes de Chloé. 2018.

Communications orales grand public

- Ma recherche à la bougie. 2018. Nuit Européenne des Chercheur.e.s
- Quoi de neuf chercheur.e.s ? 2017. Radio Campus Dijon.
- C'est bon à savoir. 2016. France Bleu Bourgogne
- C'est tout naturel. 2016. France Inter
- Concours Ma Thèse en 180 secondes. 2016.
- Rencontres avec les scolaires (des CM2 jusqu'aux Terminales) et participation à des événements de vulgarisation grand public (médiathèques, marchés, à la ferme, festival APIDays, festival « Vivo ! Entrez en nature », festival des Expérimentarium à Arles et à Rouen) via l'Expérimentarium (110 heures).

Partie I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

*“Everyone is a genius but if you judge a fish by its ability
to climb a tree it will spend its whole life believing it is stupid”*

Aesop Jr., An Educational Allegory, Journal of Education, 1899

Chapitre I.1 Contexte général

Au cours de leur vie, les animaux doivent sans cesse prendre des décisions, que ce soit concernant leur nourriture, leurs territoires, ou leurs partenaires sociaux et sexuels. Une décision est le fait d'exprimer un choix non aléatoire entre plusieurs options possibles (sans supposer que la décision soit consciente). Ces décisions impactant la survie et le succès reproducteur des individus, la sélection naturelle devrait favoriser les plus efficaces au cours de l'évolution (Stevens 2008; Fawcett et al. 2013, 2014). C'est le postulat que pose le domaine de recherche de l'écologie comportementale pour comprendre la signification évolutive des comportements. L'analyse économique des comportements et l'application du concept d'optimalité permettent ainsi dans une certaine mesure, de prédire les stratégies comportementales que les animaux devraient adopter face à chaque problème. Il est en effet attendu que les stratégies comportementales retenues par la sélection naturelle minimisent les coûts et maximisent les bénéfices pour la survie et le succès reproducteur (le pari phénotypique, Krebs and Davies 1997; Danchin et al. 2005; Fawcett et al. 2012a). Ces prédictions ont longtemps été considérées à un haut niveau d'intégration en supposant que si les individus tiraient un bénéfice de certaines décisions, la sélection naturelle avait dû favoriser l'émergence et le maintien des capacités cognitives nécessaires à ces décisions (Bateson and Healy 2005; Castellano 2009; Fawcett et al. 2013; Mendelson et al. 2016). Ceci explique que l'étude des mécanismes cognitifs liés aux prises de décision a été négligée (Wagner 1998; Stevens 2008; Fawcett et al. 2013; Giske et al. 2013).

Pourtant, de manière similaire à ce qui est décrit en économie comportementale, un décalage est fréquemment observé chez les animaux non-humains entre les stratégies comportementales optimales identifiées par des modèles prédictifs et les comportements réellement exprimés au laboratoire ou sur le terrain (Gigerenzer and Todd 1999; Ryan et al. 2007; McNamara and Houston 2009; Kahneman 2011; Santos and Rosati 2015). Les individus peuvent par exemple se montrer impulsifs et préférer une faible récompense immédiate plutôt qu'une meilleure récompense qui nécessite un délai d'attente. Ils préfèrent aussi conserver une ressource qu'ils possèdent déjà plutôt que de l'échanger contre une meilleure ressource (*endowment effect*, Kahneman et al. 1990; Brosnan et al. 2007; Dufour et al. 2007; Lakshminaryanan et al. 2008; Kahneman 2011; Fawcett et al. 2012; Flemming et al. 2012; Wascher et al. 2012; Drayton et al. 2013; Galipaud et al. 2015; Santos and Rosati 2015). Les

êtres humains préfèrent systématiquement obtenir une somme de 10 \$ immédiatement plutôt que de recevoir 11\$ le lendemain (Santos and Rosati 2015) et les corneilles préfèrent manger immédiatement un petit morceau de fromage plutôt que d'attendre pour l'échanger contre une plus grande quantité (Wascher et al. 2012). Les décisions des individus peuvent aussi être directement influencées par l'état émotionnel dans lequel ils se trouvent (Loewenstein 2000; Mendl et al. 2010; Bateson 2016). Ces décisions sont décrites comme biaisées parce qu'elles s'écartent de l'optimal théorique et qu'elles violent les principes de rationalité économique (Schuck-Paim et al. 2004).

Plusieurs hypothèses non exclusives ont été avancées pour tenter de résoudre ce décalage entre modèles normatifs et observations (Pierce and Ollason 1987; Fawcett et al. 2014; Trimmer 2016). Certains pointent l'artificialité des tests expérimentaux trop éloignés des conditions naturelles (l'isolation des individus lors des tests ou des animaux qui ne connaissent pas les risques liés à la prédation ou la famine par exemple) pour que soit correctement évaluée la performance des comportements (Todd and Gigerenzer 2007; Houston et al. 2007a; Fawcett et al. 2014; Niemelä and Dingemanse 2014). Des chercheurs proposent d'évaluer les comportements non pas sous une perspective de rationalité économique, mais plutôt sous une perspective biologique (la rationalité biologique), c'est-à-dire en fonction de l'environnement dans lequel ils ont évolué (Hutchinson and Gigerenzer 2005; Kacelnik 2006; Houston et al. 2007b, a, Fawcett et al. 2012, 2014; Todd and Gigerenzer 2012; Marshall et al. 2013; Santos and Rosati 2015). Dans un environnement changeant, avec de la compétition, il peut par exemple être avantageux pour un individu de préférer une faible ressource immédiate plutôt que de risquer d'être affamé (Stephens 2001; Kacelnik 2003; Stephens et al. 2004; Santos and Rosati 2015). Par ailleurs, les modèles d'économie classique considèrent généralement un faible nombre de solutions optimales et s'intéressent peu aux bénéfices de la variabilité (Schuck-Paim et al. 2004; Kacelnik 2006; Houston et al. 2007a; Dall et al. 2012a; Santos and Rosati 2015). Les observations comportementales montrent pourtant une forte variabilité non seulement intra-individuelle, mais aussi interindividuelle dans la prise de décision (Dall et al. 2012a). Ainsi certains comportements qui violent les principes de rationalité économique peuvent par exemple s'expliquer par des variations de l'état physique (quantité de réserves énergétiques) de l'animal (Schuck-Paim et al. 2004; Houston et al. 2007b). Le maintien au cours de l'évolution des variabilités inter et intra-individuelles laisse penser qu'elles pourraient avoir une importance évolutive non négligeable et devraient être prises en compte pour la compréhension des processus décisionnels. D'autres chercheurs mettent aussi en avant le problème des capacités cognitives très importantes qu'il faudrait pour trouver les stratégies

optimales à chaque situation. L'environnement dans lequel les règles de décision évoluent est souvent complexe, dynamique et imprévisible, et il semble impossible que la sélection naturelle ait pu façonner des réponses comportementales optimales pour chaque situation rencontrée par l'animal (Welton et al. 2003; Stevens 2008; McNamara and Houston 2009; Nettle and Bateson 2012; Fawcett et al. 2013). Cette hypothèse supposerait qu'un individu omniscient soit capable d'évaluer immédiatement et à faible coût l'état de l'environnement et les différentes options qui s'offrent à lui. Une explication plus parcimonieuse suppose que des mécanismes cognitifs particuliers permettent à l'individu d'exprimer des comportements globalement performants sans connaître les meilleures stratégies en toutes circonstances. Ces mécanismes simples, utilisant peu d'informations sont appelés des heuristiques (aussi fréquemment appelées *rules of thumb* en écologie comportementale, Gigerenzer and Todd 1999; Hutchinson and Gigerenzer 2005). Elles permettent, non pas de répondre de manière optimale à chaque situation, mais de répondre de manière performante sur le long terme à une grande diversité de situations (Todd and Gigerenzer 2007; Gigerenzer 2008; McNamara and Houston 2009; Louâpre et al. 2010; Fawcett et al. 2014). Les heuristiques permettent de faire des inférences à propos de l'environnement physique et social avec un minimum de temps et de connaissances préalables ainsi que des capacités cognitives limitées, afin de décider entre plusieurs choix possibles celui qui serait raisonnablement performant. Ainsi pour choisir un partenaire sexuel, certaines femelles inexpérimentées copient le choix de femelles plus expérimentées (*mate copying*) s'évitant ainsi l'évaluation complexe et coûteuse en temps et en énergie de la qualité des mâles potentiels (Dugatkin 1996; Galef and White 1998; Danchin et al. 2004; Ryan et al. 2007, 2009). L'heuristique d'imitation permet ainsi aux individus de se baser sur l'expérience de leurs congénères pour faire un choix performant, rapide et avec peu de connaissances (Laland 2004; van de Waal et al. 2013, 2015; Aplin et al. 2015). On comprend alors aussi tout l'intérêt de la prise en compte de la variabilité inter et intra-individuelle. Les processus décisionnels ne sont par exemple pas les mêmes entre des femelles expérimentées qui décident par rapport à leur propre expérience, et des femelles inexpérimentées. Ces choix peuvent aussi varier pour une même femelle selon la situation, une femelle inexpérimentée peut porter son choix sur un type de mâle donné en fonction de ses propres critères lorsqu'elle est avec d'autres femelles inexpérimentées, alors que sa préférence change en présence de femelles expérimentées (Kirkpatrick et al. 2006; Ryan et al. 2007).

Le concept d'heuristique détaillé ci-dessus apporte un nouvel éclairage écologique et évolutif sur des concepts considérés bien souvent comme du bruit dans les comportements : les variabilités inter et intra-individuelles. En effet, les heuristiques suggèrent qu'il n'y aurait pas

une, mais des solutions efficaces, et ce, non pas dans un contexte donné, mais sur le long terme. Cette notion d'heuristique est donc étroitement liée à celle de la variabilité des stratégies comportementales. Durant cette thèse, j'ai fait le choix de m'intéresser à deux sources de variabilité des réponses comportementales : la personnalité et les états émotionnels. L'étude de la personnalité met en lumière la présence de différentes stratégies comportementales individuelles coexistant au sein d'une population. Les états émotionnels sont une cause de variabilité intra-individuelle souvent négligée et qui pourrait pourtant représenter une information interne utilisée par l'individu pour prendre des décisions efficaces (heuristique émotionnelle).

Chapitre I.2 Variation interindividuelle : la personnalité

La personnalité animale se définit par la constance de différences comportementales entre les individus d'une même population à travers le temps et/ou les contextes (Wilson et al. 1994; Budaev 1997; Wilson 1998; Réale et al. 2007, 2010b). Cette variabilité comportementale entre les individus a longtemps été considérée comme négligeable par rapport à une valeur moyenne populationnelle adaptative (Wilson 1998). Elle est néanmoins devenue objet d'intérêt depuis une quinzaine d'années lorsque des relations entre les différents profils de personnalité et les performances ou l'écologie des individus ont été décrites, suggérant l'importance de ces différences individuelles dans la compréhension des mécanismes évolutifs et écologiques (Wilson et al. 1994; Dall et al. 2004; Dingemanse and Réale 2005; Réale et al. 2007; Wolf and Weissing 2012). La personnalité d'un individu peut par exemple être liée au choix de son habitat, sa charge parasitaire, sa dispersion, ses stratégies de communication ou ses interactions sociales (Wilson et al. 1993; Fraser et al. 2001; Botero et al. 2010; Schurch and Heg 2010; David et al. 2011; Dall et al. 2012b; Aplin et al. 2013; Friel et al. 2016).

Le concept de personnalité n'implique pas une stabilité des comportements, les individus peuvent modifier l'expression de leurs comportements, mais ils occupent des rangs stables les uns par rapport aux autres au sein de la population (Réale et al. 2007; Réale and Dingemanse 2012, Fig. I.1). Certains individus sont par exemple très agressifs et seront plus agressifs que les autres quel que soit le contexte (alimentaire, reproductif, ...), même si leur niveau d'agressivité peut changer selon la situation. La notion de personnalité n'a d'ailleurs de sens qu'au niveau populationnel, c'est son évaluation comparative qui permet de discriminer

les individus (Bell et al. 2009; Réale and Dingemanse 2012). La présence de traits de personnalité a été décrite chez une grande diversité d'êtres vivants incluant les mammifères, les oiseaux, les poissons, les reptiles, les amphibiens, les mollusques et les arthropodes (Gosling 2001, 2008). À l'échelle d'une population, ces traits de personnalité sont souvent corrélés entre eux formant un syndrome comportemental (Sih et al. 2003, 2004, 2012; Bell 2007). Bien que les individus soient souvent caractérisés pour un type de personnalité (réactif-proactif par exemple), les profils varient le long d'un continuum (Réale et al. 2007). Le syndrome proactif-réactif distingue ainsi les individus les plus agressifs, actifs et téméraires (les proactifs) des individus réactifs : les moins agressifs, les moins actifs et les plus timides (Sih et al. 2004; Castanheira et al. 2013).

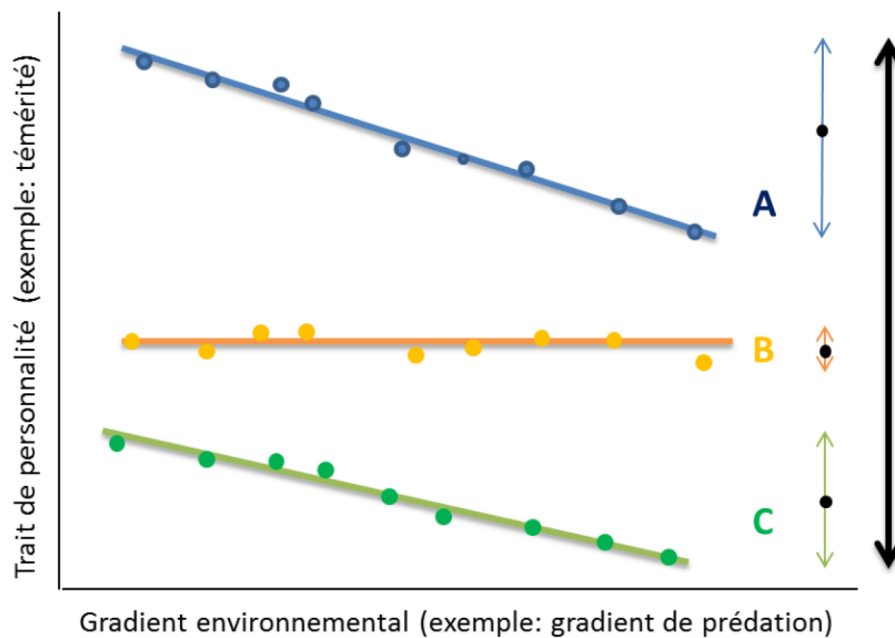


Figure I.1 : Graphique illustrant la constance des différences interindividuelles pour un trait comportemental à travers les contextes. A, B et C représentent trois individus de différents niveaux d'agressivité. Le concept de personnalité n'implique pas une stabilité de l'expression des comportements, mais la conservation des différences comportementales interindividuelles : la variation interindividuelle (la double flèche noire) est supérieure aux variations intra-individuelles (les trois doubles flèches de couleur). Modifié d'après Reale & Dingemanse (2012).

Au-delà de l'aspect descriptif, l'explication évolutive du maintien de ces différences comportementales reste une question non résolue (Réale et al. 2007; Biro and Stamps 2008; Nettle and Penke 2010; Wolf and Weissing 2010; Dall and Griffith 2014). Les profils de personnalité peuvent influencer la survie et le succès reproducteur des individus (Réale et al. 2000; Réale and Festa-Bianchet 2003; Smith and Blumstein 2008; Biro and Stamps 2008; Ariyomo and Watt 2012) et peuvent être héréditaires (van Oers et al. 2004; Kortet et al. 2014),

on s'attendrait donc à ce que la sélection naturelle ait érodé la variance. La vision évolutionniste classique prédit en effet que les variants phénotypiques éloignés de l'optimal devraient être contre-sélectionnés et progressivement balayés d'une population. Comment, dès lors, expliquer le maintien au travers des générations de profils de personnalité très contrastés ? De nombreuses hypothèses non mutuellement exclusives ont été proposées (Dingemanse and Wolf 2010). Certains auteurs mettent par exemple en avant le possible rôle de la sélection sexuelle dans le maintien des différentes personnalités (hypothèse de la pression de la sélection sexuelle, Groothuis and Carere 2005; Schuett et al. 2010; Ingleby and Johnson 2014). Le profil de personnalité peut être un critère sur lequel les individus se basent pour choisir leur partenaire sexuel. Si cette préférence n'est pas directionnelle (tous les individus préfèrent le même type de personnalité), mais relative (les préférences sont variables selon la propre personnalité des individus), elle pourrait alors maintenir la variabilité comportementale (Schuett et al. 2010). Chez les mésanges charbonnières *Parus major* et les diamants mandarins *Taeniopygia guttata*, les individus s'apparient préférentiellement avec des partenaires ayant une personnalité similaire à la leur (Groothuis and Carere 2005; Schuett et al. 2011b). Cette préférence relative pourrait s'expliquer par un bénéfice sur le succès reproducteur (Schuett et al. 2011a; Harris and Siefferman 2014; Colchester and Harrison 2016). La similarité (ou homogamie) pour la personnalité pourrait permettre une meilleure compatibilité génétique ou comportementale entre les partenaires leur permettant d'augmenter leur succès reproducteur (Schuett et al. 2010; Royle et al. 2010). D'autres chercheurs ont proposé que les différents profils de personnalité soient maintenus du fait de pressions de sélection environnementale variables dans l'espace et au cours du temps (hypothèse de la pression de sélection fluctuante, Réale et al. 2000; Dingemanse and Réale 2005; Groothuis and Carere 2005; Boon et al. 2007; Kight et al. 2013; Teyssier et al. 2014; Nicolaus et al. 2016). Ainsi, les mésanges charbonnières les plus agressives sont favorisées les années où la nourriture est rare, possiblement parce qu'elles s'approprient les meilleurs territoires. Mais lorsque la nourriture devient abondante les individus peu explorateurs sont à leur tour avantagés (Dingemanse et al. 2004). Enfin, ces profils de personnalité pourraient être associés à des différences de stratégies décisionnelles (les styles cognitifs, Sih and Del Giudice 2012; Sih 2013; White et al. 2016). La personnalité pourrait par exemple être liée au compromis vitesse/précision qui implique un choix entre optimiser la rapidité ou la précision d'une décision (Chittka et al. 2009; David et al. 2014; Wang et al. 2015). Dans le cas du syndrome proactif-réactif, les individus proactifs feraient des choix rapides, mais de manière peu précise. Ils seraient aussi peu sensibles à de nouvelles informations dans leur environnement, ce qui les rendrait peu flexibles pour ajuster leur comportement (le style

cognitif peut être défini comme routinier et impulsif). À l'inverse, les individus réactifs prendraient des décisions de manière lente, mais précise (style cognitif réfléchi et flexible). On s'attend par exemple à ce qu'ils prennent plus de temps à échantillonner et évaluer les options avant de prendre une décision. Ces individus seraient ainsi plus sensibles à leur environnement et donc plus flexibles pour s'y ajuster (Koolhaas et al. 1999; Coppens et al. 2010; Sih and Del Giudice 2012, Fig. I.2). Les individus réactifs compenseraient ainsi leur faible compétitivité en ajustant de manière performante leurs prises de décision aux contextes environnementaux et sociaux. Les individus proactifs pourraient dominer la compétition dans des environnements stables, alors que les individus réactifs — capables de s'ajuster — les surpasseraient dans les environnements changeants. Ces stratégies alternatives pourraient alors avoir des succès équivalents pour coexister au sein des populations, ce qui expliquerait leur maintien au cours de l'évolution.

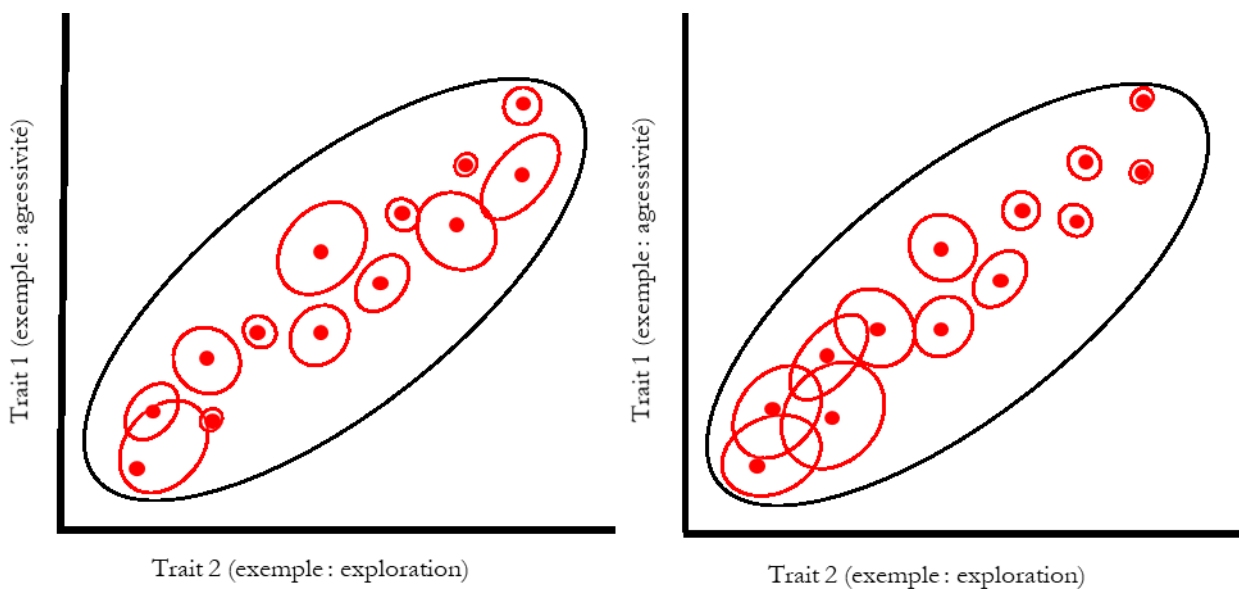


Figure I.2 : Illustration du syndrome comportemental en lien avec la flexibilité. Les traits d'agressivité et d'exploration sont corrélés au niveau populationnel (syndrome proactif-réactif). Chaque point représente un individu avec sa propre combinaison des deux traits de personnalité. Les cercles rouges représentent la flexibilité comportementale des individus. À gauche, la flexibilité n'est pas liée à la personnalité des individus. À droite, la flexibilité est directement liée à la personnalité (hypothèse des styles cognitifs). Les individus réactifs (peu agressifs et peu explorateurs) sont plus flexibles que les individus proactifs (très agressifs et très explorateurs). Modifié d'après Bell (2007) et Réale (2013, communication orale SQEBC).

Chapitre I.3 Variation intra-individuelle : les états émotionnels

L'étude des émotions chez les animaux non-humains a longtemps été un sujet tabou au sein du monde scientifique (Veissier et al. 2009; Paul and Mendl 2018). La peur d'être anthropomorphique a inhibé les chercheurs en comportement animal et les a souvent dissuadés d'utiliser le terme d'émotion (Bekoff 2000; de Waal 2011; Arbilly and Lotem 2017; Paul and Mendl 2018) et ce n'est que récemment que ce champ d'étude s'est développé. Nul doute que les travaux sur l'homologie des structures associées aux émotions entre les humains et les autres animaux (Panksepp 1998, 2005, 2011; Giske et al. 2013) et la dénonciation par Frans de Waal de l'anthropodéni (1999; 2011) ont joué un rôle prépondérant dans cette avancée majeure. Le terme d'anthropodéni proposé par de Waal interroge le rejet à priori et systématique de caractéristiques partagées entre les humains et les autres animaux. Le principe de parcimonie cognitive (Canon de Morgan) ne devrait pas toujours prévaloir, un principe de parcimonie évolutive devrait inciter à considérer que si les humains et d'autres animaux répondent similairement dans des circonstances similaires (via des mécanismes similaires), l'explication à ces réponses pourrait être similaire également (de Waal 1999, 2011; Arbilly and Lotem 2017).

Les émotions se définissent par une réponse multidimensionnelle (subjective, physiologique, comportementale et cognitive) à une situation environnementale (Boite I.1). Elles sont souvent décrites par leur intensité, faible ou forte, et leur valence, positive ou négative (Boissy et al. 2007; Mendl et al. 2010; Nettle and Bateson 2012; de Vere and Kuczaj 2016, Boite I.1). La composante subjective des émotions (l'expérience privée ou le ressenti) continue néanmoins à être mise en avant par les chercheurs en psychologie humaine pour différencier les émotions des êtres humains de celles des autres animaux. Puisque son étude passe par la verbalisation, la composante subjective n'a pas pu être, jusqu'à présent, étudiée chez les autres animaux, ce qui ne signifie nullement qu'elle n'existe pas (Mendl et al. 2010; Arbilly and Lotem 2017). Cette limitation reste pourtant un fort obstacle à l'étude des émotions chez les animaux non-humains (Anderson and Adolphs 2014; Boissy and Erhard 2014; Dawkins 2017; Paul and Mendl 2018). Cet argument invaliderait toute tentative d'étude des émotions chez les espèces non-humaines sous prétexte d'une trop faible base scientifique (Bekoff 2000; Anderson and Adolphs 2014). Or, comme nous l'avons vu, une émotion est définie de manière objective par différentes composantes. Bien que représentant un vrai défi méthodologique, l'étude des émotions chez une grande diversité d'espèces est permise via le développement de mesures

physiologiques, comportementales et cognitives des états émotionnels (Mendl et al. 2010). Ces développements méthodologiques ont ainsi permis de montrer l'existence d'émotions chez de nombreuses espèces vertébrées et invertébrées (Mendl et al. 2010; Anderson and Adolphs 2014; Perry et al. 2016; Roelofs et al. 2016; Perry and Baciadonna 2017). Par ailleurs, il est vrai que nous n'avons pas d'accès direct à l'état mental des animaux pour évaluer la composante subjective des émotions, mais ceci est aussi le cas pour les individus de notre propre espèce (Bekoff 2000). La composante subjective en psychologie n'est étudiée qu'indirectement par le biais de l'introspection et de la verbalisation des sujets (Bekoff 2000; Anderson and Adolphs 2014; Bliss-Moreau 2017), mesure qui peut paraître imprécise. Comment savoir si les sujets verbalisent de façon juste et honnête leurs sentiments ? Comment savoir si ces expériences privées sont similaires entre les sujets ? Un autre point concernant la pertinence des études sur les émotions chez les animaux non-humains est que d'un point de vue évolutif, il serait étonnant que la composante subjective des émotions ne soit apparue que chez l'être humain, sans précurseurs chez d'autres espèces (Bekoff 2000; Dawkins 2000, 2017; de Waal 2011; Braithwaite et al. 2013; Bethell 2015). Du fait de ces considérations, comprendre le rôle des émotions chez les animaux non-humains semble être non seulement une question possible, pertinente et stimulante, mais aussi cruciale pour comprendre leur évolution.

Boite I.1 : Glossaire des termes relatifs aux émotions. De nombreuses définitions et désaccords existent au sein de la communauté scientifique (Paul et al. 2005 ; Paul and Mendl 2018 ; de Vere 2016), nous présentons ici les définitions les plus employées dans le domaine du comportement animal.

Affect ou état affectif : terme générique qui regroupe les émotions et les états émotionnels.

Emotion : terme souvent utilisé de manière générique et interchangeable avec affect. Les émotions sont définies par plusieurs composantes : une composante subjective (ou consciente), une composante physiologique (rythme cardiaque, réaction hormonale, ...), une composante comportementale (comportement moteur, expression faciale...), et enfin une composante cognitive (biais d'attention, de perception, de jugement, de mémoire, ...). Il y a de nombreux débats sur la façon dont doivent être classifiées les émotions. Elles peuvent être catégorisées de manière discrète selon des états distincts les uns des autres (par exemple la joie et la tristesse pour les émotions primaires, et la jalousie ou le regret pour les émotions plus complexes) ou d'une manière dimensionnelle via un continuum. En comportement animal, cette dernière approche est celle qui est le plus souvent adoptée, car elle offre un cadre théorique applicable à tous les organismes. Les émotions sont alors définies selon deux axes : la valence (positive/négative) et l'intensité (faible/forte).

Lorsqu'on parle d'une émotion au sens strict (pour la distinguer de l'humeur), il s'agit d'un état affectif intense, de courte durée et lié directement à un stimulus ou à un évènement (par exemple l'émotion de peur).

État émotionnel ou humeur : état affectif plus stable, durable et généralement de plus faible intensité qu'une émotion (par exemple l'état d'anxiété). L'état émotionnel est aussi plus diffus, c'est-à-dire pas directement lié à un seul stimulus, il est le résultat de l'ensemble des évènements passés récents. Autrement dit, il a une fonction intégrative des expériences émotionnelles récentes de l'individu. Dans cette thèse, c'est au rôle de ces états émotionnels sur la prise de décision que nous nous sommes intéressés.

Sentiment : perception consciente d'un état affectif. Il s'agit de l'expérience privée ou subjective liée à une émotion.

Au fur et à mesure que les réticences à étudier les émotions animales ont reculé, de nombreux travaux ont pu être conduits et ont mis en évidence que, de manière similaire à ce qui est observé chez l'être humain (Cabanac 1992; Loewenstein 2000; Schwarz 2000; Clore and Huntsinger 2007; Bandyopadhyay et al. 2013), les états émotionnels influencent directement les processus cognitifs des individus. Ces influences des émotions sont décrites comme des biais cognitifs menant à des comportements irrationnels (Trimmer et al. 2011; Marshall et al. 2013; Bateson 2016). Ainsi pendant des siècles, les émotions ont été opposées à la raison parce qu'elles représentaient une entrave au fonctionnement de la raison, et même une pollution de la pensée pour de nombreux philosophes (Dolan 2002; Clore and Palmer 2009; Lempert and Phelps 2014). L'état émotionnel d'un individu affecte par exemple directement les souvenirs qu'il se remémore (*biais de mémoire*) : une humeur positive induit un rappel plus

facile des souvenirs positifs et inversement (Paul et al. 2005; Mendl et al. 2009; Roelofs et al. 2016; Burman and Mendl 2018). Les états émotionnels peuvent aussi affecter directement les processus de traitement de l'information. Il a été observé qu'un état émotionnel négatif implique des processus décisionnels plus longs et détaillés avant la prise de décision par rapport à un état émotionnel positif impliquant des processus rapides et plus routiniers (Hertel et al. 2000; Schwarz 2000; Nettle 2005; Clore and Huntsinger 2007; Clore and Palmer 2009; Marzouki et al. 2014). L'état émotionnel affecte aussi directement la prise de décision (Mendl et al. 2010; Bateson 2016). Un individu dans un état émotionnel positif prend des décisions optimistes par rapport à un individu dans un état émotionnel négatif qui fera des choix plus pessimistes (*biais de jugement*).

A priori, il semble étonnant et peu rationnel que les états émotionnels qui ne sont pas liés à un stimulus immédiat dans l'environnement influencent les processus cognitifs. Pourtant récemment, une nouvelle hypothèse a proposé que les états émotionnels ne soient pas une simple interférence dans l'élaboration d'une décision rationnelle, mais soient une partie intégrante de la rationalité (au sens large) du choix (Muramatsu and Hanoch 2005; Slovic et al. 2005, 2007; Peters et al. 2006). Cette hypothèse rejoint les travaux sur la rationalité biologique et les heuristiques décisionnelles, et suggère que les états émotionnels ont une valeur adaptative, car ils permettraient de réaliser des choix rapides et efficaces dans de nombreuses circonstances (Mendl et al. 2009, 2010; Nettle and Bateson 2012; Trimmer et al. 2013; Fawcett et al. 2014; Bateson 2016; Trimmer 2016; Bach and Dayan 2017). Cette approche a été initiée par le neuroscientifique Antonio Damasio (1994) dont les travaux ont mis en lumière le rôle essentiel des émotions chez l'être humain en observant que des patients atteints de lésions cérébrales les privant de leurs émotions prenaient souvent de mauvaises décisions pour eux-mêmes. Récemment, il a d'ailleurs été proposé de doter les robots de systèmes mimant les émotions pour améliorer les processus décisionnels (Pessoa 2017). L'observation de l'influence des états émotionnels sur les prises de décision chez de nombreuses espèces animales parfois très éloignées phylogénétiquement renforce cette hypothèse d'une fonction adaptative (Nettle and Bateson 2012; Trimmer et al. 2013).

Plusieurs auteurs proposent ainsi que les émotions soient considérées comme des heuristiques décisionnelles (l'heuristique émotionnelle : *how do I feel about that ?*, Schwarz 2000; Peters et al. 2006; Kralik et al. 2012; Trimmer et al. 2013). L'état émotionnel d'un individu, résultant de ses expériences récentes, pourrait lui fournir une information rapide et globale sur la situation actuelle (l'environnement physique et social ou bien sa propre condition physique) et lui permettre ainsi d'ajuster son comportement (Slovic et al. 2005; Zeelenberg et

al. 2008; Trimmer et al. 2011, 2013; Nettle and Bateson 2012). Un individu ayant subi diverses menaces de prédation dans son environnement les semaines précédentes se trouve dans un état émotionnel négatif (état d'anxiété), et a ainsi tendance à répondre de manière pessimiste à une situation ambiguë. Par exemple, à l'écoute d'un bruissement dans les arbres, il fait le choix de fuir plutôt que de s'en approcher ou de l'ignorer. Du fait de la fréquente autocorrélation spatiale et temporelle des conditions environnementales (un danger de prédation a une forte probabilité de se produire à nouveau peu de temps après ou à proximité), il est probable qu'il y ait un fort risque de prédation ce jour-là aussi (Nettle and Bateson 2012; Fawcett et al. 2014; Bateson 2016). La fonction adaptative des états émotionnels serait d'intégrer l'information à propos des expériences récentes pour évaluer une situation (risquée ou non par exemple) sans information complète, et ajuster ses prises de décisions de manière rapide et performante (Nettle and Bateson 2012; Fawcett et al. 2014). Pour plusieurs auteurs, un état émotionnel positif indique une situation bénigne ou sécurisée qui ne requiert pas d'attention particulière ni de changement immédiat de la part de l'individu (Schwarz 2000; Nettle 2005). Dans cette situation, l'intérêt de l'individu est plutôt de tout faire pour rester dans ce contexte favorable. Un animal dans un état émotionnel positif à la fin d'un évènement de reproduction pourrait donc choisir sur la base de cette information de conserver par exemple le même site de nidification pour la prochaine reproduction. À l'inverse, un état émotionnel négatif signale une situation problématique qui requiert une analyse fine et implique des changements pour retrouver un contexte plus favorable. Un animal pourrait être dans un état émotionnel négatif à la suite d'un échec de reproduction et décider alors de changer son site de nidification ou son partenaire avant la prochaine reproduction.

Chapitre I.4 Le contexte sexuel

Pour explorer le rôle de la personnalité et des états émotionnels sur les processus décisionnels, nous nous sommes concentrés sur un contexte particulier, le contexte sexuel. En effet, les décisions dans ce contexte sont cruciales pour le succès reproducteur des individus et donc directement soumises à la sélection naturelle. Elles présentent aussi certaines particularités : les évènements de reproduction sont peu fréquents et impliquent des coûts en temps et en énergie qui peuvent être très importants. Dans ces conditions, les stratégies décisionnelles par essai/erreur, souvent invoquées dans les choix en contexte alimentaire, semblent peu

appropriées (Ryan et al. 2009). De plus, les coûts et les bénéfices de chaque décision sont difficilement évaluables par l'individu, ce qui rend l'apprentissage plus compliqué (Ryan et al. 2009). Les décisions en contexte sexuel impliquent aussi des ressources (les partenaires sexuels) qui ne sont pas passives et qui peuvent directement influencer les décisions de l'individu focal (Vignal et al. 2004; Johnstone and Hinde 2006; Ryan et al. 2009; Boucaud et al. 2016a; Shaw et al. 2017). C'est particulièrement le cas chez les espèces qui forment des couples durables. Chez ces espèces, les interactions fréquentes, stables et répétées entre les partenaires influencent directement le succès reproducteur du couple et impliquent des capacités sociocognitives particulières (Emery et al. 2007; Schuett et al. 2010; Mariette and Griffith 2012; Kight et al. 2013; Boucaud et al. 2015; Ihle et al. 2015; Leniowski and Węgrzyn 2018).

La monogamie est un régime d'appariement que l'on ne retrouve pas avec la même fréquence dans le règne animal. Elle concerne seulement quelques espèces d'invertébrés, de poissons, d'amphibiens, de reptiles et de mammifères, tandis que chez les oiseaux elle représente le régime le plus fréquent et de ce fait c'est dans ce groupe qu'elle a été le plus étudiée (Clutton-Brock 1991; Royle et al. 2010). Chez les espèces monogames à soins biparentaux, les partenaires doivent se coordonner pour se partager les soins parentaux et élever leurs jeunes. De nombreux travaux ont mis en lumière les comportements complexes que les partenaires ont développé dans cette relation afin de concerter leurs efforts et d'assurer la survie de leurs jeunes (Emery et al. 2007; Royle et al. 2014). Le succès reproducteur du couple dépend directement de la qualité des interactions entre le mâle et la femelle, c'est-à-dire de leur compatibilité comportementale (Coulson 1966; Gabriel and Black 2012; Ihle et al. 2015). Celle-ci peut s'exprimer en termes de synchronisation des activités et de coordination des soins parentaux (Spoon et al. 2006; Johnstone and Hinde 2006; Leniowski and Węgrzyn 2018). Les partenaires peuvent par exemple se coordonner pour l'incubation des œufs et synchroniser leurs comportements de défense du territoire (Spoon et al. 2006; Mariette and Griffith 2012, 2015; Bebbington and Hatchwell 2015; Boucaud et al. 2017). La bonne coordination des parents peut passer par différents types d'interactions entre les parents : des comportements affiliatifs ou agressifs lorsque l'un des deux n'investit pas assez dans les soins parentaux (Itzkowitz et al. 2001; Spoon et al. 2006; Johnstone and Hinde 2006), ou bien des comportements de synchronisation comme les duos de chant chez certaines espèces d'oiseaux qui jouent un rôle majeur sur la coordination parentale (Hile et al. 2000; Elie et al. 2010; Boucaud et al. 2015, 2016b, 2017; Villain et al. 2017). Les partenaires peuvent aussi s'entraîner à se coordonner avant la reproduction afin d'être efficaces le moment venu ; c'est le cas de la grue blanche *Grus*

americana, chez laquelle l'association entre les partenaires se fait de nombreux mois avant la reproduction (Teitelbaum et al. 2017) ou des partenaires choucas *Corvus monedula*, dont la capacité à se partager de la nourriture avant la reproduction déterminera la stabilité du couple (Emery et al. 2007)

Le contexte sexuel fournit un excellent modèle pour étudier les processus décisionnels et le rôle des variations individuelles sur le succès reproducteur des individus (Kirkpatrick et al. 2006; Ryan et al. 2007). Plusieurs études ont montré que les couples homogames pour la personnalité avaient un meilleur succès reproducteur que les couples hétérogames (Budaev et al. 1999; Both et al. 2005; Sinn et al. 2006; Schuett et al. 2011a; Gabriel and Black 2012; Kralj-Fišer et al. 2013; Ariyomo and Watt 2013; Harris and Siefferman 2014; Rangassamy et al. 2015). L'origine de cette homogamie apparente pour la personnalité au sein d'un couple reste néanmoins souvent inconnue. La décision lors du choix du partenaire est-elle directement influencée par ce potentiel bénéfice à la similarité ? Et dans ce cas, comment les individus évaluent-ils la personnalité des partenaires potentiels ? Le rôle des états émotionnels en contexte sexuel a lui été très peu étudié. Pourtant comme dans d'autres contextes, les émotions pourraient représenter une source d'information pour les décisions. L'état émotionnel pourrait par exemple résumer la nature (positive et négative) des interactions récentes avec le partenaire afin de permettre à l'individu de choisir de rester ou non avec ce partenaire. Chez plusieurs espèces, lorsque les partenaires n'arrivent pas à se coordonner de manière efficace, les copulations extra-couples sont plus importantes et les partenaires finissent par se séparer (Johnston and Ryder 1987; Spoon et al. 2007), mais nous ne connaissons pas les mécanismes qui influencent directement ces décisions, ni le rôle des états émotionnels.

Dans ce contexte, nous avons étudié le rôle de la personnalité et des états émotionnels sur le choix de partenaire, la compatibilité du couple et le succès reproducteur chez une espèce de poisson monogame à soin biparentaux : le cichlidé zébré *Amatitlania siquia*.

Chapitre I.5 Modèle biologique : le cichlidé zébré

Environ 30% des familles de poissons connues à ce jour effectuent des soins parentaux. Dans la plupart des cas (78%), les soins sont prodigués par un seul parent, souvent le mâle (Clutton-Brock 1991; Balshine 2012). Les soins biparentaux sont peu fréquents hormis dans la famille des Cichlidés (Clutton-Brock 1991; Barlow 2000; Mank et al. 2005). Le cichlidé zébré

Amatitlania siquia est un poisson d'eau douce originaire d'Amérique centrale, du Guatemala jusqu'au nord du Panama (Wisenden 1995). On le retrouve aussi bien dans les eaux vives que dans les systèmes lacustres. Il existe un fort dimorphisme sexuel chez cette espèce : les mâles sont généralement de taille supérieure aux femelles (Fig. I.3). Le critère de taille est d'ailleurs connu pour être un critère de choix de partenaire important pour les deux sexes, il pourrait être un indicateur de la capacité à défendre le nid ou de la fécondité des femelles (Noonan 1983; Budaev et al. 1999; Gagliardi-Seeley and Itzkowitz 2006; Gagliardi-Seeley et al. 2009; Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013; Bloch et al. 2016). Le mâle et la femelle se différencient via la coloration orangée des femelles sur le ventre et les flancs ainsi que des reflets irisés sur les nageoires (Beeching et al. 1998; Barlow 2000; Schweitzer et al. 2015). Cette coloration peut changer en fonction du statut reproducteur de la femelle : elle est très faible pour les femelles non reproductives, plus forte au moment de l'appariement, et elle diminue après la reproduction (Robart and Sinervo 2018). La coloration des femelles pourrait servir de signal visuel dans la compétition intrasexuelle (Beeching et al. 1998; Schweitzer et al. 2015).



Figure I.3 : Couple de cichlidés zébrés au laboratoire. Le mâle (à gauche) est plus grand tandis que la femelle (à droite) est de plus petite taille et arbore une coloration orangée sur les flancs et des reflets irisés sur les nageoires

Le cichlidé zébré est un modèle biologique de référence dans le domaine de la sélection sexuelle (Alonzo et al. 2001; Bloch et al. 2016). Il s'agit d'un poisson socialement monogame pour un événement de reproduction (McKaye 1986). Après une période de parade sexuelle auprès de différents partenaires potentiels, un mâle et une femelle s'apparient. Puis, une fois en

couple, les partenaires défendent un territoire sur lequel ils creusent une cavité dans le substrat ou sous une grosse pierre pour faire leur nid dans lequel la femelle pond ses œufs que le mâle fécondera ensuite (Wisenden 1994, 1995; Itzkowitz et al. 2003). Les jeunes se développent en trois phases distinctes : le stade d'œuf (environ 3 jours), le stade larvaire où les alevins sont peu mobiles et transportent un sac vitellin (environ 6 jours), et le stade libre après résorption du sac vitellin où les alevins nagent librement pendant plusieurs semaines avant de prendre leur indépendance (Wisenden 1995; Itzkowitz et al. 2003; Snekser et al. 2011). Les soins parentaux s'étalent ainsi sur plusieurs semaines et comprennent de nombreuses activités effectuées par les deux parents. Les soins commencent dès la ponte par la ventilation constante des œufs pour les oxygéner. Après l'éclosion, les parents aident leurs jeunes à trouver de la nourriture en fouissant le sol pour eux. Ils rapatrient aussi leurs alevins le soir venu. Enfin, depuis la ponte des œufs jusqu'à l'indépendance des alevins, les parents défendent leur progéniture contre les menaces permanentes de prédation de la part des conspécifiques et d'autres espèces de poissons (Wisenden 1994; Alonzo et al. 2001; Snekser and Itzkowitz 2009). Bien que la plupart des tâches soient partagées et que les deux parents participent à toutes les activités, on observe une division partielle du travail : le mâle passe plus de temps à patrouiller et défendre le territoire tandis que la femelle passe plus de temps au nid à prodiguer des soins directs (Keenleyside et al. 1990; Itzkowitz et al. 2005). Ces rôles sont néanmoins très flexibles, le mâle rejoint ou remplace régulièrement la femelle au nid pendant que celle-ci patrouille ou s'alimente tandis que, lors d'une menace, la femelle assiste le mâle dans la défense du nid en pratiquant des attaques synchronisées (Itzkowitz et al. 2001; Richter et al. 2005, Fig. I.4). En l'absence de menace sur leur territoire, les parents se relaient pour aller se nourrir de sorte que le nid ne soit jamais laissé sans surveillance. La capacité des parents à se coordonner pour défendre le nid est un élément crucial pour leur reproduction. Les soins biparentaux chez cette espèce sont supposés avoir évolué en réponse à la menace importante de prédation sur les œufs et les alevins (Wisenden 1994; Lamprecht and Rebhan 1997; Gagliardi-Seeley and Itzkowitz 2006; Gumm and Itzkowitz 2007; Santangelo 2015; Wisenden et al. 2016). En milieu naturel, seulement 25% des couples arrivent à amener des jeunes jusqu'à l'indépendance. Lorsqu'un seul parent est présent, cette probabilité chute drastiquement et sans parent les jeunes survivent environ 6 minutes seulement (Smith-Grayton and Keenleyside 1978; Clutton-Brock 1991; Alonzo et al. 2001).



Figure I.4 : Couple de cichlidés zébrés (à droite) défendant par des attaques synchronisées son nid contre un intrus (à gauche). Lac Xiloà, Nicaragua (mission de janvier 2016).

S'il y a beaucoup d'études concernant les processus d'appariement et la compatibilité entre partenaires chez les oiseaux, il y en a peu chez les autres espèces monogames à soins biparentaux. Notre compréhension de ces mécanismes provient donc essentiellement des études sur les espèces aviaires (Amundsen 2003; Leese 2012). L'étude d'un modèle poisson nous permet d'enrichir les approches comparatives sur la compatibilité comportementale entre les partenaires. Ce modèle a aussi l'avantage de se reproduire rapidement et facilement au laboratoire. Par ailleurs, les études sur la cognition chez les poissons ont non seulement montré une forte similarité dans l'organisation du cerveau des poissons et des autres vertébrés, particulièrement dans les structures associées aux fonctions cognitives et émotionnelles (Braithwaite et al. 2013; Giske et al. 2013; Kittilsen 2013; Bshary et al. 2014), mais aussi des capacités cognitives surprenantes que ce soit concernant l'apprentissage social ou individuel, les compétences numériques, la mémoire, la flexibilité cognitive, les comportements de jeu, et même très récemment la perception de soi (Helfman and Schultz 1984; Bshary et al. 2002, 2014; Brown and Laland 2003; Reader et al. 2003; Burghardt 2005; Stanley et al. 2008; Pike and Laland 2010; Brown et al. 2011; Laland et al. 2011; Agrillo et al. 2016; Satoh et al. 2016; Vila Pouca and Brown 2017; Miller 2017; Kohda et al. 2018). Le modèle poisson est donc tout à fait approprié pour étudier les processus cognitifs, le poisson-zèbre *Danio rerio* est par

exemple devenu un modèle de prédilection dans les études biomédicales sur le déclin des fonctions cognitives dans certaines maladies humaines (Lucon-Xiccato and Bisazza 2017; Vila Pouca and Brown 2017).

Chapitre I.6 Objectifs généraux et organisation de la thèse

Le sujet de cette thèse est l'étude des processus de décision et leurs conséquences adaptatives en contexte sexuel chez un poisson monogame à soins biparentaux, le cichlidé zébré. Cette thèse a pour objectif d'étudier deux sources de variabilité comportementale intra et interindividuelle, souvent considérées comme du bruit — la personnalité et l'état émotionnel — et d'évaluer leurs potentiels rôles adaptatifs dans le contexte de la reproduction. La thèse était à l'origine centrée sur la personnalité, puis, au fur à mesure que je m'appropriais mon sujet, j'ai tenu à développer un second volet concernant les émotions. Nous nous sommes donnés le temps d'en évaluer la faisabilité. En raison de premiers résultats préliminaires, nous avons continué à explorer cette piste. La thèse se compose donc de deux parties relativement distinctes.

La première partie traite du rôle de la personnalité sur la compatibilité du couple. Une mission de terrain au Nicaragua lors de ma première année de thèse a permis d'étudier l'homogamie pour la personnalité en milieu naturel (Annexe, chapitre A.1). Au laboratoire, nous avons étudié les origines possibles de cette homogamie (choix de partenaire ou convergence comportementale) et ses bénéfices directs sur le succès reproducteur des couples. La convergence comportementale entre les partenaires est une question qui n'était pas encore apparue dans les études sur la personnalité animale alors qu'elle fait l'objet de nombreuses études et de débats en psychologie humaine (Anderson et al. 2003; Humbad et al. 2010, 2013; Gonzaga et al. 2010; Ask et al. 2013). Nous nous sommes alors largement inspirés de cette littérature pour l'étudier chez les couples de cichlidés zébrés. En parallèle, une étude sur le lien entre personnalité et compatibilité hormonale des partenaires a été réalisée (Annexe, chapitre A.1). J'ai participé à cette dernière étude pour le volet comportement. Au travers de ces différents travaux, nous avons montré l'importance de la similarité comportementale des partenaires sur leur succès de reproduction. La similarité des partenaires proviendrait davantage d'une convergence comportementale post-appariement que d'un choix préalable vers un partenaire similaire. Un autre résultat majeur de ce travail était que les individus réactifs étaient

plus flexibles que les individus proactifs pour s'ajuster au comportement de leur partenaire sexuel. Ces travaux ont donné lieu à trois articles scientifiques publiés et un article en préparation.

Le second chapitre de la thèse concerne le lien entre le choix de partenaire et les états émotionnels. L'un des défis majeurs posés par cette problématique est que nous n'avons aucune expertise ni théorique ni méthodologique sur le sujet. Un travail important a d'abord été mis en œuvre pour lever un verrou méthodologique concernant le développement d'un dispositif de mesures objectives et quantifiables des états émotionnels chez les poissons. L'existence d'émotions chez les poissons ne fait pas de doute du fait de mesures physiologiques, neuro-moléculaires et comportementales (Braithwaite et al. 2013; Kittilsen 2013; Millot et al. 2014; Cerqueira et al. 2017), mais ces mesures convenaient peu à nos questions pour plusieurs raisons. Elles ne permettent pas d'évaluer précisément la valence des états émotionnels. Par exemple, un battement cardiaque accéléré peut être le signe d'un état émotionnel positif ou négatif : état d'anxiété dans une situation dangereuse ou d'excitation face à un partenaire sexuel. Les mesures physiologiques ou comportementales sont principalement utilisées pour l'évaluation d'émotions négatives plus facilement identifiables. Enfin, ces méthodes peuvent être invasives ce qui rend compliquée la mesure d'états émotionnels positifs. Nous nous sommes finalement orientés vers des mesures de biais cognitif permettant de qualifier avec certitude la valence de l'état émotionnel et qui ont l'avantage de ne pas être invasives (Mendl et al. 2010; Bethell 2015). De nombreuses expériences préliminaires ont été nécessaires afin de mettre au point un dispositif de test de biais de jugement (Harding et al. 2004; Bethell 2015; Roelofs et al. 2016) adapté aux poissons. Ce test n'avait jusqu'à aujourd'hui jamais été transposé à ce modèle. À la suite de la validation de notre méthodologie du test du biais de jugement chez les cichlidés, nous avons évalué l'influence de la présence du partenaire choisi sur l'état émotionnel des femelles. Nous avons prévu de mesurer ensuite son influence sur le succès reproducteur, mais la lourdeur des expériences n'a pas permis cette étude et nous avons dû mesurer le succès reproducteur dans un second temps sur un autre groupe de femelles. Nous avons ensuite répété cette expérience chez les mâles cichlidés zébrés puisqu'il s'agit d'une espèce monogame à choix mutuel (Santangelo and Itzkowitz 2004). Nous avons ajouté une expérience pour tester l'effet des retrouvailles avec la femelle préférée sur l'état émotionnel des mâles. Ces différents travaux ont d'abord permis de développer une méthodologie d'évaluation des émotions chez les poissons. Ils ont ensuite mis en lumière l'influence du partenaire sur les états émotionnels. La séparation avec le partenaire choisi rend les individus pessimistes. Nous n'avons pas observé d'effet des retrouvailles lors de la seconde

expérience chez les mâles, mais il nous est, à ce stade, impossible de savoir s'il s'agit d'une difficulté méthodologique ou d'un résultat biologique. De nombreuses questions restent en suspens sur cette partie, en particulier concernant l'heuristique émotionnelle. Les individus se basent-ils sur leurs émotions pour choisir un partenaire et juger ensuite de la qualité de leur relation ? C'est ce travail sur la valeur adaptative des émotions que je souhaite poursuivre à l'avenir. Pour cette raison, la discussion générale de la thèse traite davantage du rôle des émotions.

Partie II. PERSONNALITÉ ET COMPATIBILITÉ COMPORTEMENTALE

“Qui se ressemble s’assemble ”

Proverbe français

“Birds of a feather flock together”

William Turner, The Rescuing of Romish Fox, 1545

Chapitre II.1 Introduction

Dans cette partie, nous nous sommes intéressés à l'hypothèse du rôle de la sélection sexuelle dans le maintien des variations comportementales interindividuelles. L'homogamie est l'objet d'études considérables parce qu'elle est un des mécanismes majeurs de maintien du polymorphisme au sein d'une espèce. Elle peut également à plus long terme favoriser une isolation reproductrice entre individus partageant les mêmes traits, ce qui peut conduire à une spéciation sympatrique (van Doorn et al. 2009; Rodríguez et al. 2013; Jiang et al. 2013; Ingley and Johnson 2014).

Nous avons étudié l'influence de la personnalité des partenaires sur la compatibilité du couple et le succès reproducteur. D'une part, l'existence de traits de personnalité chez les poissons en général, et chez les cichlidés zébrés plus particulièrement, est maintenant bien établie (Godin and Dugatkin 1996; Wilson and Godin 2009; Toms et al. 2010; Jones and Godin 2010; Budaev et al. 2015; Mazue et al. 2015; Moscicki and Hurd 2015; Moss et al. 2015; Schweitzer et al. 2015; Lucon-Xiccato and Bisazza 2017; Miller 2017; Scherer et al. 2018), et d'autre part, les comportements reproducteurs et les stratégies de choix sexuels sont à la fois riches et bien documentés (McKaye 1986; Wisenden 1995; Alonzo et al. 2001; Dechaume-Moncharmont et al. 2011). Nous disposons donc d'un cadre méthodologique pour l'étude de la personnalité en contexte sexuel. Nous avons d'abord étudié le patron d'appariement des cichlidés zébrés en milieu naturel en fonction de la personnalité des partenaires. J'ai participé à une mission de terrain (lac Xiloà, Nicaragua) en janvier 2015 au cours de laquelle nous avons observé une forte homogamie entre les partenaires pour leur score de personnalité (Annexe chapitre A.2 et Fig II.1). Ce résultat concorde bien avec plusieurs études sur le modèle aviaire (Both et al. 2005; Gabriel and Black 2012; Harris and Siefferman 2014; Burtka and Grindstaff 2015).

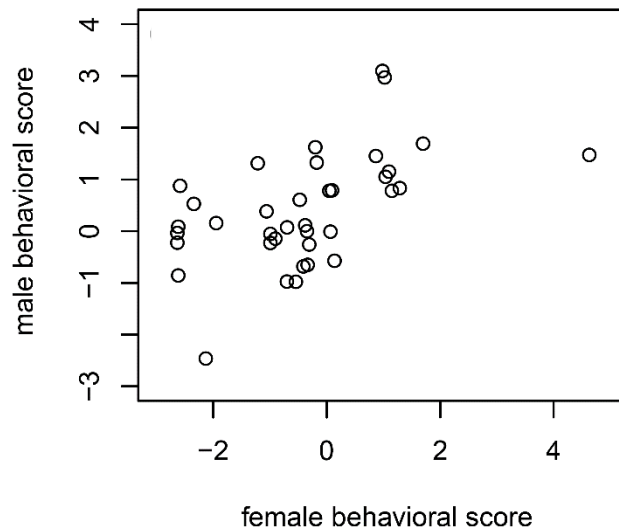


Figure II.1 : Patron d’homogamie pour la personnalité ($\rho = 0.53$, IC95% = [0.35; 0.67]) estimé à partir d’un score selon un continuum réactif (score négatif) / proactif (score positif) au sein des couples de cichlidés zébrés observés en milieu naturel, dans le lac Xiloà, Nicaragua (détails en annexe).

Connaître les causes du patron d’homogamie pour la personnalité est essentiel pour évaluer l’hypothèse du rôle de la sélection sexuelle dans le maintien de la variabilité, car seul le choix de partenaire implique un rôle direct de la sélection sexuelle (Schuett et al. 2010; Harris and Siefferman 2014; Burtka and Grindstaff 2015). Cependant, l’observation d’un patron d’homogamie est trop souvent considérée dans la littérature comme la signature d’une sélection vers un individu similaire. Or, il n’est pas du tout certain qu’il résulte d’un mécanisme de choix ou qu’une préférence homogame conduise nécessairement en patron d’homogamie (Burley 1983; Jiang et al. 2013). Même s’il y a un avantage reproductif observé à s’apparier avec un partenaire similaire, trouver et choisir ce type de partenaire n’est pas une tâche anodine. En plus d’être coûteuse en temps et en énergie de recherche, la quête d’un partenaire implique le risque de laisser passer des opportunités et même de manquer un évènement de reproduction parce que tous les partenaires seront déjà appariés avant que l’individu ne fasse finalement son choix (Etienne et al. 2014; Dechaume-Moncharmont et al. 2016). Cette tâche requiert également une charge cognitive importante, car elle implique que les individus soient capables d’évaluer la personnalité des partenaires potentiels qu’ils rencontrent et de la comparer à la leur.

Afin d’évaluer le rôle du choix de partenaire sur le maintien de la variabilité des profils de personnalité, il est donc nécessaire de mettre en place des tests expérimentaux dans ce sens et de ne pas se fier à l’observation du seul patron d’homogamie (Burley 1983; Galipaud et al. 2013). En effet, un patron d’homogamie décrit une corrélation pour un trait donné entre les mâles et les femelles au sein des couples, mais ne résulte pas nécessairement d’une préférence

sexuelle s'exprimant au moment du choix du partenaire (Taborsky et al. 2009; Galipaud et al. 2013, 2015b). Par exemple, l'homogamie pour des traits comportementaux peut résulter d'une convergence comportementale entre les partenaires après l'appariement (Burley 1983). Dans ce cas, il est possible que des partenaires initialement dissimilaires deviennent similaires après la mise en couple en s'ajustant l'un à l'autre. Nous avons testé cette hypothèse dans les articles 1 et 2 (Fig. II.2). Nous avons donc étudié en situation contrôlée le lien entre personnalité et choix du partenaire au sein des couples de cichlidés zébrés, en explorant notamment les deux hypothèses décrites plus haut : le patron d'homogamie pour la personnalité (observé sur le terrain) résulte-t-il d'une préférence antérieure à la mise en couple (article 1) ou au contraire d'une convergence comportementale entre partenaires postérieure à l'accouplement (article 2) ?

Dans l'article 1, nous avons évalué dans quelle mesure la personnalité du partenaire était un critère de choix sexuel. Du fait du patron d'homogamie observé en milieu naturel et d'une précédente étude réalisée par Budaev et al. (1999) montrant que les couples de cichlidés zébrés homogames pour la personnalité avaient un meilleur succès reproducteur que les couples hétérogames, nous nous attendions à observer un choix de partenaire orienté par la similarité. Nos expériences n'ont néanmoins pas révélé de rôle primordial de la personnalité dans le choix de partenaire. Lors de tests de choix sexuels binaires, nous n'avons pas observé de préférence des individus (mâle ou femelle) vers un partenaire présentant un profil de personnalité particulier. Nous n'avons pas non plus observé d'appariement homogame quand nous avons effectué plusieurs séries d'expériences de choix libre, autorisant les interactions directes et prolongées (plusieurs jours) entre les individus d'une même population constituée d'une vingtaine d'individus. Dans de grands aquariums autorisant l'installation d'au moins une dizaine de nids en même temps, nous avons laissé des individus préalablement profilés former librement des couples. L'homogamie pour les traits de personnalité que nous avons observée en milieu naturel ne semble donc pas résulter d'un choix préférentiel de partenaire.

L'article 2 traite de la seconde hypothèse pour expliquer l'homogamie pour la personnalité : la possibilité d'une convergence comportementale entre partenaires post-appariement. Nous avons aussi évalué le succès reproducteur des différents couples pour quantifier un éventuel avantage adaptatif à cette convergence. L'expérience se décomposait en trois étapes. (1) Nous avons évalué la personnalité des individus, ainsi que la répétabilité de cette mesure, avant toute mise en couple. (2) Nous avons formé des couples homogames ou hétérogames (d'après leur personnalité évaluée précédemment). (3) Nous avons évalué à nouveau leur comportement lorsqu'ils étaient en couple ainsi que leur succès reproducteur. Nous avons ainsi pu montrer une convergence chez les individus en couples hétérogames. En

outre, cette convergence comportementale s'est traduite par un meilleur succès reproducteur de ces couples par rapport à ceux qui n'ont pas augmenté leur similarité.

Un autre résultat intéressant de cette expérience était que la convergence comportementale était asymétrique puisque ce sont les individus réactifs qui ont convergé vers leur partenaire proactif. Les individus réactifs étaient ainsi plus flexibles pour s'ajuster à leur partenaire.

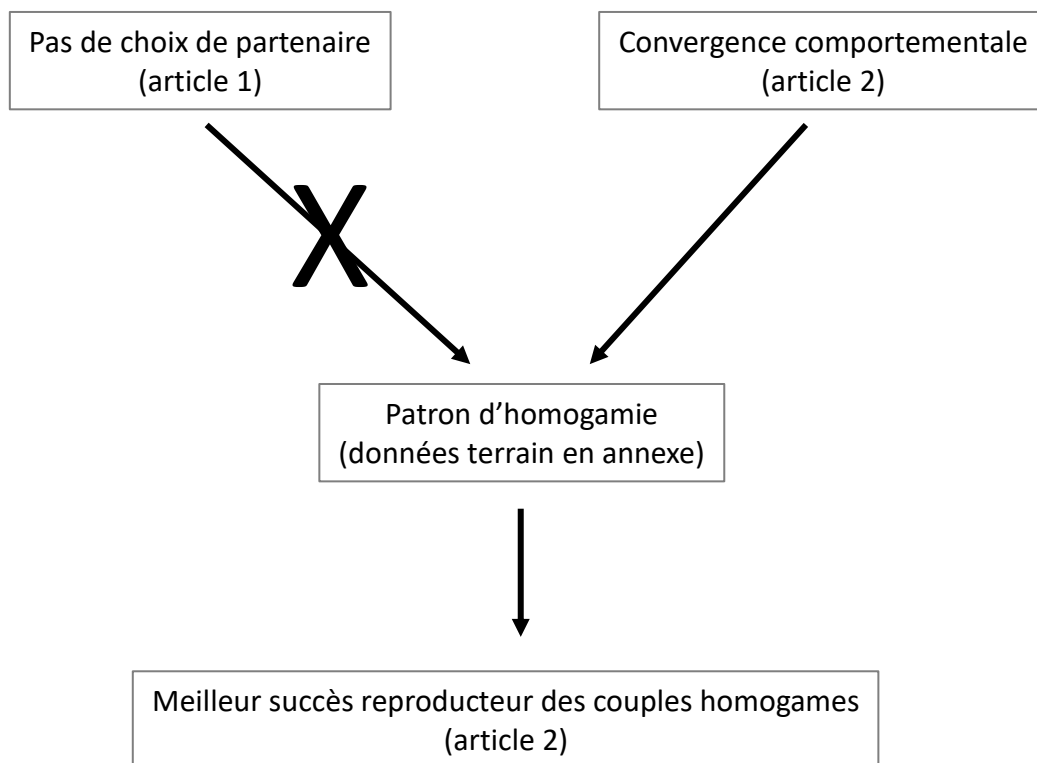


Figure II.2 : Résumé des résultats présentés concernant la personnalité et la compatibilité comportementale. Nous avons observé un patron d'homogamie pour la personnalité en milieu naturel. D'après des tests expérimentaux au laboratoire, le choix vers un partenaire similaire ne semble pas être l'explication la plus probable à l'observation de ce patron d'appariement. Par contre, nous avons observé un phénomène de convergence comportementale post-appariement au sein des couples, qui pourrait expliquer la similarité observée au sein des couples. Les couples homogames ont eu un meilleur succès reproducteur que les couples dont les partenaires sont contrastés, ce qui explique l'intérêt des individus à s'ajuster à leur partenaire.

Chapitre II.2 Absence de choix de partenaire (Article 1)

Mate choice based on behavioural type: Do convict cichlids prefer similar partners?

Chloé Laubu, Cécile Schweitzer, Sébastien Motreuil, Philippe Louâpre,
François-Xavier Dechaume-Moncharmont

Authors' affiliations: Biogéosciences UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté. 6 Bd. Gabriel, F-21000 Dijon, France

Article information: *Animal Behaviour*, 126:281–291 (2017)

DOI : <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.02.020>

Abstract

In monogamous species that provide biparental care, partners with similar behavioural types generally have a better reproductive success than dissimilar ones. The pattern of assortative mating for behavioural type is thus often interpreted as resulting from a mate choice process. However, an alternative process is also possible when the partners become similar through post-pairing adjustments (behavioural convergence). The disentanglement of these two non-exclusive mechanisms is an important evolutionary question. Only pre-pairing sexual selection based on behavioural similarity can explain the maintenance of the behavioural type variability. In a previous study, we have reported the existence of behavioural convergence for aggressiveness between partners in convict cichlids *Amatitlania siquia*, a monogamous tropical fish. We tested herein the assumption of mate choice based on behavioural similarity for aggressiveness using either short-term binary choice or long-term group level pairing. Pairing was not based on behavioural similarity between potential partners. Choosing a behaviourally compatible partner is a complex task because it requires profiling the potential mates. Individuals would thus achieve higher fitness benefits from choosing a partner on more conspicuous criteria (such as size for instance) and then attempt to increase partner similarity by post-pairing convergence. Sexual selection does not appear to drive the maintenance of aggressiveness type variability in convict cichlids.

Keywords: aggressiveness; *Amatitlania siquia*; assortative mating; behavioural convergence mate choice; personality

Introduction

Benefits from choosing a mate can either be direct due to the behaviours of the partner (e.g. its ability to defend a territory, or to provide food or take care of young) or indirect when the genetic contribution of the partner improves the quality of the offspring (Ihle et al. 2015). Preferences for a given phenotype can be shared by all same-sex individuals because it reflects the absolute quality of the mate. For instance, female guppies *Poecilia reticulata* express a directional preference for bolder males because it reflects the viability of the males (Godin and Dugatkin 1996). However, this preference can also be relative and varies among individuals (Dechaume-Moncharmont et al. 2013; Ihle et al. 2015). In this case, individuals choose a partner according to a criterion relative to their own genotype or phenotype (Schuett et al. 2010; Quinard et al. 2014). For instance, preference for a dissimilar mate can promote genetic compatibility between mates because it favours heterozygous offspring (Tregenza and Wedell 2000). Conversely, preference for a behaviourally similar partner could promote cooperation between partners (Gabriel and Black 2012). This behavioural compatibility seems particularly relevant for monogamous species with biparental care because partners need to efficiently coordinate parental activities in order to achieve high reproductive success (Spoon et al. 2006; Ihle et al. 2015). For instance, parents can either synchronize their nest defence and feeding

behaviours, or they can make joint visits to their offspring which limits nest localization by predators (Mariette and Griffith 2012; Bebbington and Hatchwell 2015; Burtka and Grindstaff 2015).

A key component of reproductive success is the combination of the partners' behavioural type (Schuett et al. 2010). Behavioural types (also named personality or temperament) are defined by the consistency of inter-individual differences for behavioural traits across time or context (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007). Across a wide range of taxa, individuals are frequently distributed alongside the proactive-reactive syndrome used to assign each individual to a discrete behavioural type, either proactive (i.e. aggressive and explorative) or reactive (i.e. less aggressive and less explorative) (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007). It is tempting to consider *a priori* that within a mate choice context proactive individuals should always be preferred because they appear more competitive and able to defend the nest than reactive individuals. However, this directional preference is not necessarily expected in species with a long-lasting pair bond. Firstly, reactive individuals may prefer similar partners because they cannot cope with the risk of within-pair aggression (Yabuta 2008). There is a trade-off between the benefits of pairing with a proactive partner that is highly efficient in nest defence and the costs of pairing with this over-aggressive partner resulting in chronic stress, injury or even cannibalism for the individual and its young (Manica 2002; Yabuta 2008; Dechaume-Moncharmont et al. 2013). Secondly, the behavioural types can correspond to different strategies of parental care (Réale et al. 2007). Proactive parents may locate and monopolize the best territory more efficiently than reactive individuals which, for their part, could be more flexible in their response to unstable environments and invest more in direct parental care (Koolhaas et al. 1999; Duckworth 2006; Bergmüller and Taborsky 2010). Having a similar parental style thus can increase coordination between the parents and the reproductive success of the pair (Both et al. 2005; Schuett et al. 2011a; Gabriel and Black 2012; Harris and Siefferman 2014; Burtka and Grindstaff 2015; Rangassamy et al. 2015; Laubu et al. 2016).

The fitness benefits experienced by similar pairs should favour the evolution of relative (also called self-referent or homotypic) preferences leading to a pattern of assortative mating at the population level (Carere et al. 2005; Schuett et al. 2010, 2011b). Therefore, a preference for a similar partner could be an evolutionary force maintaining the diversity of the behavioural types (Schuett et al. 2010). The persistence of within-population variance in terms of personality traits is a strongly debated question and several mechanisms have been proposed so far (Dall et al. 2004; Réale et al. 2007; Schuett et al. 2010). One of these possible mechanisms emphasizes the role of sexual selection based on relative preferences leading to assortative

mating (Schuett et al. 2010; Ingleby and Johnson 2014). Such assortative mating may have major evolutionary consequences because it may favour reproductive isolation between phenotypically divergent individuals, and may ultimately lead to speciation (van Doorn et al. 2009; Rodríguez et al. 2013; Jiang et al. 2013). Note however that the observation of a pattern of assortative mating cannot be straightforwardly interpreted as evidence for a relative preference (Taborsky et al. 2009; Galipaud et al. 2013, 2015b). An alternative and non-exclusive mechanism is that initially dissimilar partners become similar after pair formation, which has been called behavioural convergence (Burley 1983; Laubu et al. 2016). The existence of such convergence has been reported in at least one monogamous fish species, the convict cichlid *Amatitlania siquia* (Laubu et al., 2016). As a consequence, the maintenance of personality traits by sexual selection cannot be inferred from the sole pattern of assortative mating. Thus, in order to properly investigate this question it is necessary to discern between prior-pairing selection (mate choice based on consistent heritable traits) and post-pairing behavioural adjustment (convergence assuming behavioural flexibility). Only non-random pairing, i.e. arising from a relative preference without post-pairing behavioural convergence, can account for the maintenance of behavioural type diversity by sexual selection (Schuett et al. 2010).

We investigated the interplay between behavioural type and mate choice in the convict cichlid *A. siquia*, a model species for studies on both sexual selection (Galipaud et al. 2013; Lee-Jenkins et al. 2015; Bloch et al. 2016) and personality (Jones and Godin 2010; Mazue et al. 2015; Moscicki and Hurd 2015; Moss et al. 2015; Schweitzer et al. 2015). More specifically, we assessed the relative preference for a similar partner in male and female cichlids.

In this territorial fish, the pair bond lasts several weeks after spawning, and both parents perform active parental care of the offspring from the egg stage to free-swimming fry (Keenleyside et al. 1990; Snekser et al. 2011). Parents synchronize their behaviours to guard the nest and chase away intruders because offspring are highly vulnerable to predation and cannibalism from conspecifics (Wisenden 1994; Alonzo et al. 2001; Gumm and Itzkowitz 2007; Santangelo 2015; Wisenden et al. 2016). Parental coordination for defensive behaviours is thus under strong selection (Wisenden 1994; Lamprecht and Rebhan 1997). When observed after pairing, partners appeared more similar in terms of behavioural type than expected in the case of random mating, and the more similar partners had a higher reproductive success than dissimilar ones (Budaev et al. 1999; Budaev and Zworykin 2002; Laubu et al. 2016). The pattern of assortative mating can, at least partially, be explained by a process of post-pairing convergence: dissimilar partners can converge after pair formation to increase their similarity

and thus improve their reproductive success (Laubu et al. 2016). Therefore, the mechanism leading to assortative mating in this species is complex and does not necessarily imply a strong relative preference for behaviourally similar partners. It is thus crucial to test whether a pre-pairing strategy involving sexual preference for a similar partner co-exists with a post-pairing process of convergence.

We estimated the behavioural type of our fish from measurements of their aggressive behaviour. Firstly, such behaviour is ecologically relevant in a reproductive context due to the strong predation pressure against the fry in this species (Wisenden 1994). A key component of the pair reproductive success is their ability to coordinate their nest defence behaviour. The first phase of courtship behaviours is dominated by aggressive displays (Baerends 1986) which could be a cue for the coordination ability of the potential partners. Secondly, in previous studies, we have validated the aggressiveness score as a relevant proxy for the proactive-reactive score in convict cichlids (Schweitzer et al. 2015, 2017; Laubu et al. 2016). Mate choice for behavioural type was assessed on two scales. The first experiment assessed the existence of a group level pattern of assortative mating for behavioural type. It was performed in large tanks in which profiled individuals had the possibility to pair freely based on mutual mate choice. The aim of the second experiment was to evaluate the sexual preference at the individual level in both sexes in absence of intra-sexual competition. It was performed using a standardized binary choice protocol in which one focal individual had to choose between one similar and one dissimilar partner. The preference was assessed in both sexes because mutual mate choice is expected in this monogamous species with prolonged biparental care of the young (Santangelo & Itzkowitz, 2004).

Methods

Study animals and housing conditions

Individuals came from the breeding stock of the University of Burgundy which originally came from local commercial distributors. All fish were sexually mature and individually marked with passive integrated transponder (PIT) tags. They were housed in same sex tanks (96 L, 15-20 fish per tank) at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, under a 12:12 light:dark cycle. The fish were fed daily with Cichlid XL flakes (Tetra, Germany). The sexes were kept separate for at least six months before starting the mate choice experiments in order to ensure sexual receptivity. Four to five days before the beginning of the profiling test, fish were isolated in a 20 litres tanks with opaque dividers (40 x 20 x 25 cm). Each tank was equipped with an artificial shelter (a tube that was 8 cm in diameter), an air stone, and gravel substrate. Fish were profiled and were returned to their original 96 litres

tank with the same conspecifics. The mate choice tests were performed between 30 and 60 days after the profiling phase.

Behavioural profiling of the individuals

The aggressiveness scores of 265 adult convict cichlids was assessed in two groups of different fish corresponding to the two experiments described below: the group level experiment (females: $N = 60$, mean standard body length \pm SD = 46 ± 4 mm; males: $N = 60$, mean body length \pm SD = 60 ± 4 mm) and the individual level experiment (females: $N = 85$, mean body length \pm SD = 49 ± 5 mm; males: $N = 60$, mean standard body length \pm SD = 61 ± 8 mm). We followed the standard procedure described by Arnott and Elwood (2009), Schweitzer et al. (2015) and Laubu et al. (2016). Briefly, we staged intra-sexual agonistic encounters between isolated individuals and suddenly disturbed the agonistic interaction in order to measure the startle response. The test began by pushing two visually isolated adjacent tanks together and removing the opaque divider between them, enabling the focal fish to interact with the stimulus. After the first agonistic interaction, the focal fish was startled by dropping a 4.95 g glass marble on top of the tank. The marble landed behind a narrow opaque tape on the wall separating the two fish in such way that only the focal fish was startled by the marble drop. We recorded the latency to resume an agonistic interaction after the startle and the frequency of agonistic behaviours (extended gills, lateral and frontal displays and attempted bites). Agonistic behaviours were scored with the event-recording programme JWatcher (Blumstein & Daniel, 2007). All tests were recorded using a CCD professional 21 series camcorder (The Imaging Source, Bremen, Germany) equipped with a CCTV lens (2.8-12MM, F1.3, Computar, Commack, NY, USA). We assessed the repeatability of this aggressiveness test after a one-week interval with another opponent. In order to limit the number of tests, we only performed this measurement on fish from the second group (60 males and 60 females). The level of repeatability for these tests was high (see supplementary materials Tab. II.1) and consistent with the values previously reported in the same species (Schweitzer et al. 2015, 2017; Laubu et al. 2016). In order to limit the risk of type I error, we reduced the dimensionality of these measurements to only one score through a principal component analysis (PCA) (see supplementary materials Tab. II.2). As previous studies (Schweitzer et al. 2015, 2017; Laubu et al. 2016), the first axis of the PCA was considered as a relevant synthetic score according to the proportion of variance explained (respectively 55.1% and 43.7% for the two experiments, see supplementary materials Tab. II.1) and because its eigenvalue was greater than 1 (Manly, 2004, p. 103). In addition, this score was the main component of the proactive-reactive

syndrome (Schweitzer et al. 2015, 2017; Laubu et al. 2016). Therefore, we used it as a proxy to quickly characterize a large number of individuals ($N = 265$) along the proactive-reactive continuum. Negative values indicate proactive individuals and positive values indicate reactive individuals.

Experiment 1: mutual mate choice at the group level

The aim of this first experiment was to assess the preference for behavioural traits at the group level based on the measurement of the strength of the assortative mating resulting from mutual choice. Mutual mate choice is expected in species characterized by a long-lasting pair bond (Courtiol et al. 2016). Our experimental setup was thus designed to let groups of males and females freely interact together over a period of several days (Keenleyside, 1985). The observation of a significant pattern of positive assortative mating could indicate relative preferences (Puebla et al. 2012). The study was conducted under controlled conditions with fish that were behaviourally profiled before the experiment in order to discern the effect of a prior-pairing preference from the confounding effect of a post-pairing convergence. As our experimental facilities could house up to 24 fish in the same tank, we replicated the same experiment five times. Previously profiled males and females were randomly sampled from our stock regardless of their body length or behavioural type. We only verified that the sex-ratio was balanced and that there was no sibling in a given replicate to avoid any confounding effect due to preferences based on relatedness (Szulkin et al. 2013). These constraints limited the group size in each replicate: 12 males and 12 females for replicates A and C, and 10 males and 10 females for replicates B, D and E. These five replicates did not differ in terms of the average behavioural score (see supplementary materials Fig. II.6.a, females: $F_{4,49} = 1.872$, $P = 0.130$; males: $F_{4,49} = 0.861$, $P = 0.494$) or body length (see supplementary materials Fig. II.6.b: females: $F_{4,49} = 1.349$, $P = 0.265$; males: $F_{4,49} = 1.020$, $P = 0.406$). For each replicate, the individuals were simultaneously introduced into a 450 L tank (150 x 50 x 60 cm) containing gravel substrate, artificial plants, rocks, and air stones. The tank was divided into the same number of territories as females (see supplementary materials Fig. II.7.a). Each territory was freely accessible and included an artificial nest. In order to limit the number of nest defence behaviours and to ease the settlement of the pairs, the territories were separated by opaque partitions (30 x 50 cm) which rose vertically from the bottom of the tank up to the water surface. Individuals were allowed to freely interact with each other and form pairs. A stable pair was defined when partners defended their territory together against conspecifics without partner-oriented agonistic behaviour, stayed within close proximity to the nest and performed active

nest maintenance. The tank was visually inspected twice a day and the latency to pair was noted. At the end of the sixth day, pairs and single individuals were captured and identified. This duration was determined from unpublished preliminary experiments with different individuals. It was long enough for the majority of fish to form pairs while preventing unsuccessful individuals that were still unpaired after six days to finally accept a second-choice partner. Such late choices may result in an underestimation of the strength of assortative mating (Gimelfarb, 1988).

Experiment 2: binary choice at the individual level

While experiment 1 favoured mutual mate choice and assortative pairing, individual preferences for a behavioural trait may have been underestimated in experiment 1 because pairing at the group level is a complex process that involves multiple cues and the confounding effect of intra-sexual competition. In experiment 2, we therefore assessed mate preference at the individual level using a classical binary choice apparatus (Wagner 1998). The focal individual had to choose between two stimuli of the opposite sex with contrasted behavioural scores, i.e. either a similar or dissimilar fish (Fig. II.3). The difference in behavioural scores between the focal individual and the similar stimulus was smaller than half of the standard deviation of the distribution of the behavioural score of all the individuals profiled for this experiment, and the difference between the focal individual and the dissimilar stimulus was larger than twice the standard deviation. In experiment 1, the strength of assortative mating for body length appeared stronger than for behavioural type (see below), and a marked preference for body length was expected in this species (Alonzo et al. 2001; Dechaume-Moncharmont et al. 2013). In experiment 2, we therefore decided to carefully control for the body length of the two stimuli in addition to a criterion based on their behavioural score. Firstly, the body length difference between the two stimuli was always smaller than 5 mm. Secondly, sexual dimorphism was also controlled, where males were 10 to 50% larger than females, which corresponds to the ideal male/female size range in this species (Dechaume-Moncharmont et al. 2013). Each pair of stimuli was used only once. Due to the constraining conditions related to the behavioural scores and body lengths of both the focal fish and stimuli, we managed to record the preference of 19 females (nine defined as proactive and 10 as reactive) and 18 males (six proactive and 12 reactive).

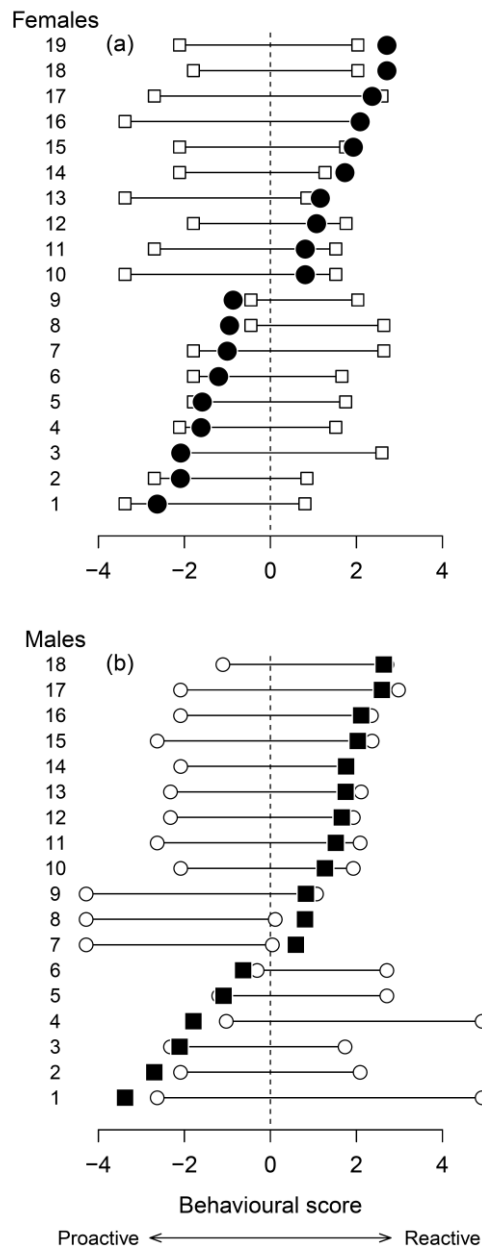


Figure II.3: Composition of the triplets (one focal individual and two stimulus individuals of the opposite sex) used in experiment 2 based on their behavioural score. (a) In the female choice experiment ($N = 19$), the focal female (solid circle) had to choose between a similar and dissimilar male (open squares). (b) In the male choice experiment ($N = 18$), the focal male (solid squares) had to choose between a similar and dissimilar female (open circles). The stimuli differed in terms of the behavioural score but not in body length (see details in the text).

The binary choice arena was a 96 litres rectangular tank (80 x 30 x 40 cm) partitioned into four compartments (see supplementary materials Fig. II.7.b): one compartment for each stimulus, one compartment for the acclimation of the focal individual and one large compartment. Stimuli were placed in their respective compartments 24 hours before the test in order to let them establish their territory. The compartment of each stimulus was equipped with an artificial nest, an air stone, and gravel substrate. Opaque partitions avoided any agonistic or

dominance behaviour between the stimuli. The focal individual was placed in the acclimation zone for 10 minutes and then the opaque partition was gently removed from a distance with a pulley system to let the focal individual enter in the large compartment where it could move freely in front of each stimulus compartment. The large compartment was virtually delineated into three areas: one association area in front of each stimulus compartment and one neutral area (see supplementary materials Fig. II.7.b). The time spent in each association area was recorded for 15 minutes. We also assessed the mate sampling strategy of individuals from the number of visits to the stimuli and the proportion of time spent in neutral area.

Statistical analysis

All statistical analyses were performed using the R 3.3.1 software (R Core team 2016). The strength of the assortative mating (for behaviour or body length) in experiment 1 was estimated as Pearson's correlation coefficient (Arnqvist et al. 1996; Jiang et al. 2013; Galipaud et al. 2015b). This coefficient was calculated separately for each one of the five replicates. We also calculated pooled coefficients using DerSimonian-Laird fixed effect meta-analysis based on Fisher's z-transformation of the correlations (Borenstein, Hedges, Higgins, & Rothstein, 2009, p. 79-86) using the R package 'meta' (Schwarzer, 2016). To analyse the effects of the behavioural score or body length on the latency to pair, we used a mixed-effect cox model with the replicate as a random variable. To assess the effect of the partners' similarity on latency to pair, we computed a similarity index S using the behavioural scores of the two partners: $S = |\text{Score}_{\text{male}} - \text{Score}_{\text{female}}|$. In experiment 2, the preference index P was calculated to assess the preference of the focal individual for a given stimulus (e.g. preference index for the similar stimulus, preference index for the proactive stimulus). It was defined as the proportion of time the focal individual spent in the association area of this stimulus divided by the total amount of time spent in the two association areas. A preference index higher than 50% indicated a preference for this stimulus. This measure has been shown to be a reliable predictor of the observed sexual preference in convict cichlids (Dechaume-Moncharmont et al. 2011). The preference index was modelled using beta regression (Cribari-Neto & Zeileis, 2010) with the classical transformation $P' = ((n-1)P+0.5)/n$ in order to comply with the beta regression assumption stating that the data are within the interval]0;1[(Smithson and Verkuilen 2006; Monestier et al. 2016). To test whether the focal fish expressed a preference for a given stimulus, we calculated the strength of its preference defined as the preference index for the preferred stimulus (regardless of its behavioural type). By definition, this strength of the preference was larger than 50% and could be compared with previously reported values

(Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013). Each preference (preference for the similar partner, or preference for the proactive, preference for the preferred stimulus) was analysed using the full model including the sex of the chooser, the behavioural score of the chooser and the interaction term between these two variables. We used a negative binomial generalized linear model to analyse the number of visits toward the stimuli. The full model also included the sex of the chooser, the behavioural score of the chooser and the interaction term between these two variables. For each model, we identified the covariates with a significant effect by sequentially comparing the nested sub-models (i.e. the two models including or not a given covariate) and backward stepwise elimination of non-significant variables or interaction term.

Ethical notes

Animal care and all experimental procedures were approved by the French Ministry of Research and Higher Education and the University of Burgundy Ethical Committee (approval number: 2016091911439315_v1#6788). There were no lesions or mortalities associated with the experimental procedures.

Results

Experiment 1: mutual mate choice at the group level

After six days of free interactions between males and females in the 450 litres tanks, on average eight stable pairs were formed in each replicate (number of pairs out of the maximum number of possible pairs in the replicates A: 8/12, B: 9/10, C: 8/12, D: 7/10, E: 8/10). We did not observe either homosexual or polygamous behaviours. There was no significant assortative mating for the behavioural score (Fig. II.4.a, pooled Pearson's correlation coefficient $r = 0.142$, 95% Confidence Interval [-0.244; 0.489], $P = 0.473$). The latency to pair was not explained by the individuals' behavioural score in either females (mixed effects Cox model: $\chi^2_1 = 1.715$, $P = 0.190$) or males ($\chi^2_1 = 1.483$, $P = 0.223$). Individuals that were still unpaired at the end of the experiment did not differ in behavioural scores from the paired individuals (females: $\chi^2_1 = 2.859$; $P = 0.091$; males: $\chi^2_1 = 1.862$; $P = 0.172$). The latency to pair was not explained by the similarity between partners ($\chi^2_1 = 0.763$, $P = 0.383$). As a mate choice based on body length was expected (Dechaume-Moncharmont et al. 2013), we also assessed the strength of the assortative mating for body length. It was consistent with previous studies (Wisenden 1995; Alonzo et al. 2001) and tended to be larger than for the behavioural score, although non-significant (Fig. II.4.b, pooled $r = 0.341$, 95% CI [-0.037; 0.634], $P = 0.076$). Males that remained single were significantly smaller than paired males ($\chi^2_1 = 12.706$, $P < 0.001$, single

males: mean body length = 56 mm, 95% CI [53; 58 mm]; paired males: mean body length = 62 mm, 95% CI [60; 64 mm]), and the latency to pair decreased significantly with the increase in male body length ($\chi^2_1 = 10.399$, $P = 0.001$). The opposite trend was observed in females, although non-significant: paired females tended to be smaller than single females ($\chi^2_1 = 3.621$, $P = 0.057$, single females: mean body length = 48 mm, 95% CI [46; 50 mm]; paired females: mean body length = 45 mm, 95% CI [44; 47 mm]). The latency to pair was not significantly explained by female body length ($\chi^2_1 = 2.105$, $P = 0.147$).

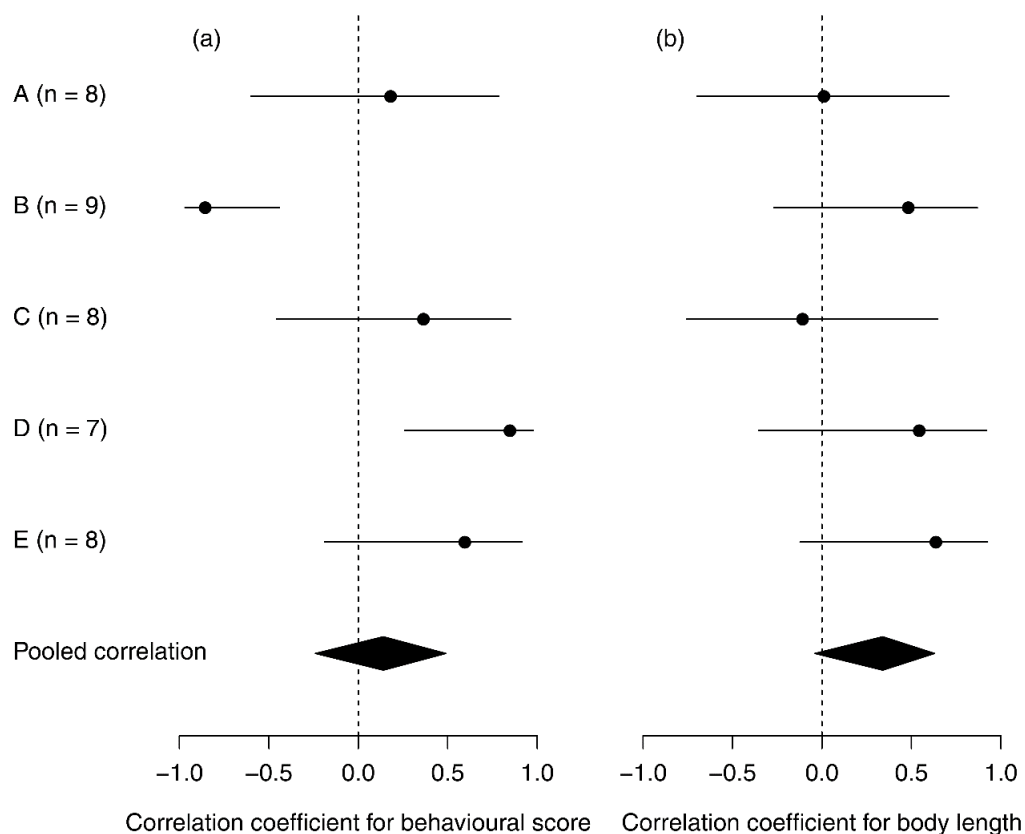


Figure II.4: Strength of assortative mating measured as Pearson's correlation coefficient (\pm 95% CI) between the partners' behavioural score (a), and the partners' body length (b) for the five replicates (A, B, C, D and E) of the group level experiment. For each replicate, the number of pairs is given in brackets. The pooled correlation coefficient (\pm bootstrapped 95% CI is indicated by the range of the diamond) was calculated using Fisher's z-transformation.

Experiment 2: binary choice at the individual level

Focal individuals did not significantly prefer the similar stimulus. On average, they spent 54.9% (95% CI [48.2; 61.7%], $t_{36} = 1.406$, $P = 0.168$) of their time on the side of the similar stimulus (Fig. II.5.a). There was no effect of the focal individual's behavioural score ($F_{1,36} = 0.214$, $P = 0.647$), sex ($F_{1,36} = 0.461$, $P = 0.502$) nor was there an interaction between these covariates ($F_{1,34} = 0.011$, $P = 0.919$) on the preference index for the similar stimulus (Fig. II.5.a). We also tested for a directional preference. Focal individuals did not significantly prefer one type of mate (preference index toward the proactive stimulus = 47.8%, 95% CI [40.6; 54.5%], t-test: $t_{36} = -0.629$, $P = 0.533$). There was no effect of the focal individuals' behavioural score ($F_{1,36} = 1.401$, $P = 0.245$), sex ($F_{1,36} = 0.078$, $P = 0.782$) nor was there an interaction between these covariates ($F_{1,34} = 0.064$, $P = 0.802$) on the preference index for proactive partner. This absence of preference for behavioural type did not indicate a weak preference because the focal individuals expressed clear preferences: on average they spent 66.6% (95% CI [62.2; 71.2%]) of their time in front of the preferred stimulus (Fig. II.5.b). This strength of preference was not explained by the focal individuals' behavioural score ($\chi^2_1 = 0.570$, $P = 0.450$), sex ($\chi^2_1 = 0.617$, $P = 0.432$) or interaction between these covariates ($\chi^2_1 = 0.310$, $P = 0.577$). Finally, we assessed the influence of the focal individual's behavioural type on its mate sampling strategy. There was no influence of the focal individuals' behavioural score ($\chi^2_1 = 0.094$, $P = 0.759$), sex ($\chi^2_1 = 2.316$, $P = 0.128$) nor was there an interaction between these covariates ($\chi^2_1 = 2.204$, $P = 0.138$) on the number of visits toward the stimuli. Likewise, the time spent in the neutral (no choice) area was not explained by the focal individuals' behavioural score ($F_{1,36} = 0.413$, $P = 0.525$), their sex ($F_{1,36} = 0.954$, $P = 0.335$) or the interaction between these covariates ($F_{1,34} = 0.627$, $P = 0.434$).

For both experiments, we also analysed our data with the total number of aggressive behaviours per unit of time instead of the behavioural score derived from the PCA. The two metrics were highly correlated (group-level experiment: $r = -0.982$; 95%CI [-0.987; -0.975]; individual-level experiment: $r = -0.958$; 95%CI [-0.980; -0.961]) and we obtained similar results (see supplementary materials Tab. II.3).

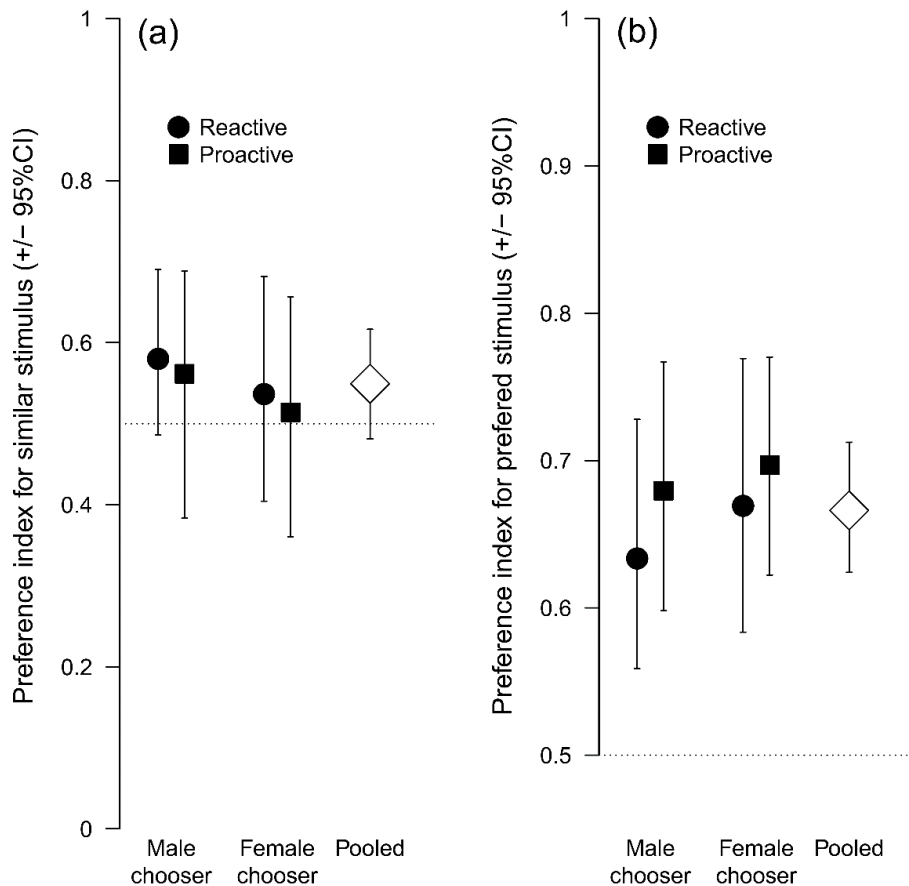


Figure II.5: (a) Preference index measured as the proportion of time spent on the side of the similar stimulus as a function of the sex of the focal individual and its behavioural type, and for all focal individuals pooled (white diamond). The horizontal dotted line indicates the absence of preference: a preference index significantly larger than 0.5 corresponds to a preference for the similar stimulus, and a value lower than 0.5 corresponds to a preference for the dissimilar stimulus. (b) Strength of the preference measured as the proportion of time spent on the side of the preferred stimulus (defined as the stimulus in front of which the focal fish spent more than 50% of its time). The higher is the value, the stronger is the preference. The error bars correspond to bootstrapped 95% confidence intervals which allow direct significance tests.

Discussion

The two experiments, one at the group level and the other at the individual level, provide evidence that the behavioural type of the partner is not a mate choice criterion in the convict cichlid. The preferences for a similar partner were not only non-significant, but the values of the effect size were also low which indicate that if there is a preference for behavioural type it would be a weak preference.

In the group level experiment, individuals could freely interact and form pairs based on mutual mate choice. Individuals had the possibility to gauge the behavioural profile of potential mates for a long time and across several contexts including intra-sexual competition, nest defence and courtship (Ariyomo and Watt 2013). However, preference for a behavioural type

might have been underestimated due to confounding factors associated with this setup mimicking natural conditions (Wagner, 1998). Firstly, the presence of competitors may have reduced the choosiness because the sampling strategy is affected by the trade-off between the benefits associated with finding a high-quality partner and the opportunity costs arising from the sampling (Etienne et al. 2014; Dechaume-Moncharmont et al. 2016). In monogamous species, even an unbiased operational sex-ratio is a strong enough competitive situation to inhibit the expression of any mate preference. In such a case, chooser individuals may have no other choice than to pick a partner randomly in order to secure reproduction, whereas they can express a stronger preference in less stringent conditions of competition (Dechaume-Moncharmont et al. 2016). Secondly, behavioural type may be only one mate choice criterion among multiple others that are more or less relevant to assess mate quality (Candolin 2003). The decision could be based on the hierarchical assessment of these cues (Brandstätter et al. 2006). For instance, body length is known to have an important role in sexual choice for both sexes in convict cichlids (Nuttall and Keenleyside 1993; Dechaume-Moncharmont et al. 2013; Bloch et al. 2016). The individual may thus prioritize morphological criteria because these cues are quicker and easier to assess accurately than behavioural traits. Contrary to behavioural traits, these cues are non-plastic and would not change unpredictably after pairing. In addition, they have been reported to be relevant proxies for skills in terms of nest defence, parental care and even coordination between partners (Gagliardi-Seeley and Itzkowitz 2006). In the first experiment, individuals differed in both body length and behavioural type. This protocol not only allowed the assessment of assortative mating per behavioural type, but it could also be used for a comparison with the assortative mating for body length. The strength of the assortative mating for the body length was twice the value of the assortative mating for behavioural type. In addition, there was a sex-specific effect of body length on the pairing status. Unpaired males were smaller on average than paired males, and the pattern was the opposite for females. This is consistent with the ideal size ratio between partners in this species where the ideal male is larger than the female (Dechaume-Moncharmont et al. 2013; Bloch et al. 2016). This "male-taller norm" (Gillis and Avis 1980; Courtiol et al. 2010; Stulp et al. 2013) leads to a pairing pattern where smaller males and larger females remain unpaired at the end of the mate choice process.

If it even exists at all, the preference for behavioural type was weaker than the preference for body length in the group-level experiment. In the second experiment, we therefore assessed the preference for behavioural type by controlling for the body length of the stimuli. Such binary choice set-ups are expected to provide a better assessment of individual preference than a more

natural setup based on free interactions between partners at the group level (Wagner, 1998). Instead of recording the choice made under competition condition, we measured the preference of one single focal fish in controlled conditions in absence of competitors. This individual could freely compare the two stimuli without being exposed to intra-sexual competition. In this case, the behavioural score of the individuals also did not play a significant role in the pairing decision. Focal fish did not show either a relative preference for the similar partner, or a directional preference for one specific behavioural type. However, the focal individual did prefer one of the two stimuli, with a preference index consistent with previous experiments in similar setups (Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013). These results can be interpreted as the ability of fish to discriminate between two stimuli based on the assessment of other criteria than size or aggressiveness, such as other morphological or behavioural traits (Schweitzer et al. 2015). It is still possible that the absence of preference for the partner's aggressiveness reported herein resulted from the limited sample size or experimental noise during the behavioural profiling of the fish, but even this case, it indicates that the preference for the behavioural type should be considered as weak in this species.

This experiment also addressed the question of the influence of the choosers' behavioural type on its sampling strategy (David and Cézilly 2011). Several authors have predicted that proactive individuals paired first due to their cognitive style favouring rapid choice, whereas reactive individuals take a longer time to make a choice based on a longer assessment of the alternatives (Schuett et al. 2011b; Sih and Del Giudice 2012). We therefore expected to observe this difference within a mate choice context. However, contrary to David and Cézilly (2011), we did not find any difference in sampling strategy between reactive and proactive choosers. They did not differ in either sampling strategy or strength of preference. This may be explained by the difference in cognitive complexity between these two studies. In the experiment carried out by David and Cézilly (2011), female zebra finch had to choose between four partners, whereas in our study there were only two potential mates and the travelling cost from one stimuli to the other was relatively low. This binary choice may have reduced the complexity of the cognitive task involved in the decision process (Ryan et al. 2007). The sampling task was more complex and the conditions were more ecologically relevant in the first experiment but we did not manage to continuously record the sampling behaviour of all individuals during the complete experiment period. Further work is therefore required to specifically assess the effect of the chooser's personality on its mate sampling strategy. The effort in assessing potential mates, both in terms of the number of mates sampled and the amount of time spent examining each one, should be investigated in several mate choice tests

that vary in complexity in order to assess the existence of a possible speed-accuracy trade-off linked with the behavioural type of the chooser.

Finally, we conclude that behavioural similarity does not play a crucial role in the sexual choice of individuals in this species. This result differs from previous observations of preference for similar partners in two monogamous birds with biparental care, the zebra finch *Taeniopygia guttata* and great tits *Parus major* (Carere et al. 2005; Schuett et al. 2011b). At least one other study reported preferences consistent with our results. In the guppy *Poecilia reticulata*, females did not prefer similar males which was unexpected because in this species, the behavioural similarity between partners was also positively correlated with reproductive success (Ariyomo and Watt 2013). Further work is required to address the question of behavioural assortative mating in monogamous species. Given the evolutionary importance of sexual selection, behavioural ecologists should pay attention to this question. If there is no preference for behavioural type, the maintenance of these behavioural types could not result from a mate choice process. The sole observation of a pattern of assortative mating in the field does not imply sexual selection for similar mates. Here, the absence of a pre-pairing strategy for assortative mating highlights the importance of post-pairing adjustments between partners to improve their coordination. Behavioural convergence may be a more efficient way for partners to coordinate parental care than searching for an initially similar mate which can be very costly (Dechaume-Moncharmont et al. 2016). Therefore, the process of mate choice does not appear to be an explanation for the evolution and maintenance of behavioural types in convict cichlids.

Acknowledgments: We are grateful to Aude Balourdet, L eticia Micaletto, Loic Baumann, Kelly Lyard, Mathieu Finkler, Corentin Polrot, Caroline Rebillard and Christopher Wurtz for technical assistance with the behavioural procedures. We also thank Matthias Galipaud, Morgan David, Ludovic Dickel, Jean-S ebastien Pierre, and Jer ome Moreau, Wiebke Schuett and one anonymous referee for valuable comments on this study. **Funding:** This research was supported by the French National Research Agency (ANR-12-PDOC-0034). CL was funded by the Minist ere de l' ducation nationale et de la recherche, France. **Competing interests:** The authors declare that they have no competing interests.

Supplementary materials

Table II.1: Repeatability of aggressiveness behaviours.

Repeatability (with 95% confidence intervals given in square brackets) for the five variables of aggressiveness over a one-week interval was assessed for the group of fish used in the second experiment (60 females and 60 males). Repeatability was estimated either by the intra-class correlation coefficient R (Nakagawa and Schielzeth 2010) when possible, or by rank repeatability based on Spearman's correlations ρ when the behavioural traits did not meet the assumptions for the parametric estimation of repeatability.

Aggressiveness variables	Repeatability	
	Females	Males
Extended gills	$R=0.37$ [0.06; 0.66]	$R=0.50$ [0.26; 0.66]
Frontal displays	$\rho=0.40$ [0.14; 0.60]	$\rho=0.32$ [0.05; 0.58]
Lateral displays	$R=0.56$ [0.34; 0.74]	$R=0.49$ [0.29; 0.70]
Attempted bites	$\rho=0.52$ [0.27; 0.72]	$\rho=0.58$ [0.36; 0.75]
Latency	$\rho=0.25$ [0.01; 0.46]	$\rho=0.10$ [-0.20; 0.38]

Table II.2: Loadings of aggressiveness behaviours on principal component analysis.

Loadings of the five variables of aggressiveness on the three principal components for the first group and second group of profiled fish. The behavioural score used to characterize the individual behavioural type was derived from the first principal component (PC1).

	First group			Second group		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Gills	-0.54	0.06	-0.39	-0.62	-0.018	-0.18
Frontal displays	-0.40	-0.58	0.17	0.17	0.74	0.31
Lateral displays	-0.52	0.14	-0.49	-0.36	0.11	0.79
Attempted bites	-0.46	-0.17	0.65	-0.64	-0.05	-0.03
Latency	0.27	0.78	-0.39	0.20	-0.66	0.50
% Variance explained	55.1	21.1	12.7	43.7	26.4	20.1
Eigen value	1.66	1.03	0.80	1.48	1.15	1.00

Table II.3: Comparison of results with two metrics of aggressiveness.

Comparison of results with two different metrics of behavioural type of individuals (BT): the PC score is derived from the PCA and the frequency of aggressiveness behaviour is the total of aggressiveness behaviour per unit of time. For each experiment, we have compared the results with these two metrics.

Group level experiment	Pooled Pearson correlation coefficient	PC score		Frequency of aggressive behaviours	
			$r=0.142$ 95% CI [-0.244; 0.489]		$r=0.09$ 95% CI [-0.29; 0.45]
Individual-level experiment	Preference for similar stimulus	BT	$F_{1, 36}=0.214,$ $P=0.647$	$F_{1, 36}=0.085,$ $P=0.77$	
		BT * sex	$F_{1, 34}=0.011,$ $P=0.919$	$F_{1, 34}=0.061,$ $P=0.807$	
	Preference for proactive	BT	$F_{1, 36}=1.401,$ $P=0.245$	$F_{1, 36}=1.163,$ $P=0.288$	
		BT * sex	$F_{1, 34}=0.064,$ $P=0.802$	$F_{1, 34}<0.001,$ $P=0.990$	
	Strength of preference	BT	$\chi^2_{1}=0.570,$ $P=0.450$	$\chi^2_{1}=0.654,$ $P=0.418$	
		BT * sex	$\chi^2_{1}=0.310,$ $P=0.577$	$\chi^2_{1}=0.317,$ $P=0.573$	
	Number of visits	BT	$\chi^2_{1}=0.094,$ $P=0.759$	$\chi^2_{1}=0.236,$ $P=0.627$	
		BT * sex	$\chi^2_{1}=2.204,$ $P=0.138$	$\chi^2_{1}=1.585,$ $P=0.208$	
	Time spent in the neutral area	BT	$F_{1, 36}=0.413,$ $P=0.525$	$F_{1, 36}=0.701,$ $P=0.408$	
		BT * sex	$F_{1, 34}=0.627,$ $P=0.434$	$F_{1, 34}=0.561,$ $P=0.459$	

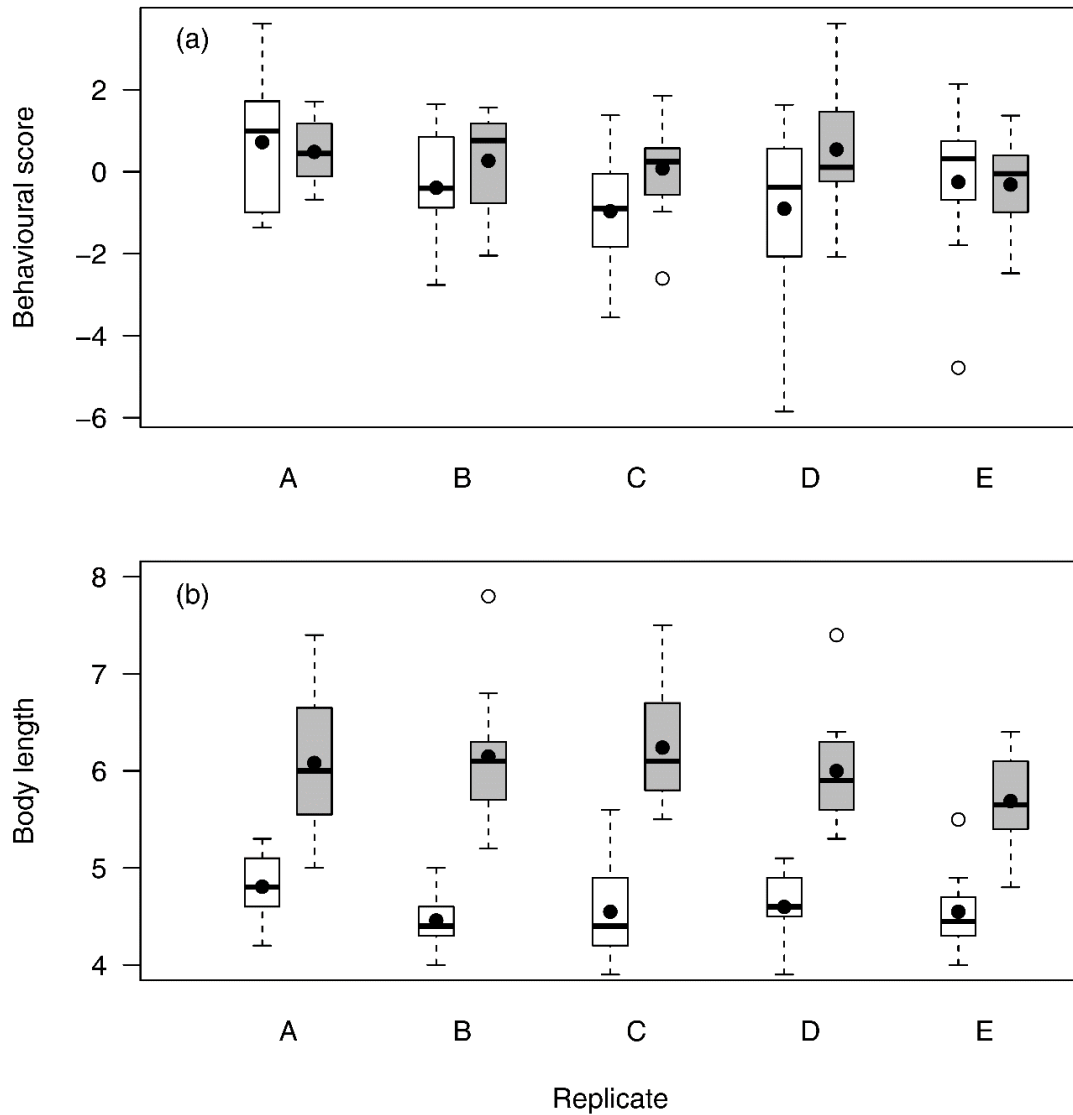


Figure II.6: Homogeneity for the behavioural score (a) and body length (b) in females (in white) and males (in grey) over the five replicates (A to E) in experiment 1. The thick line in the middle of each boxplot indicates the median, and the solid circle indicates the mean. The box indicates the interquartile range (IQR). The dashed vertical line indicates the range of data within 1.5 IQR. Any data outside this range of 1.5 IQR (outliers) are figured as open circles.

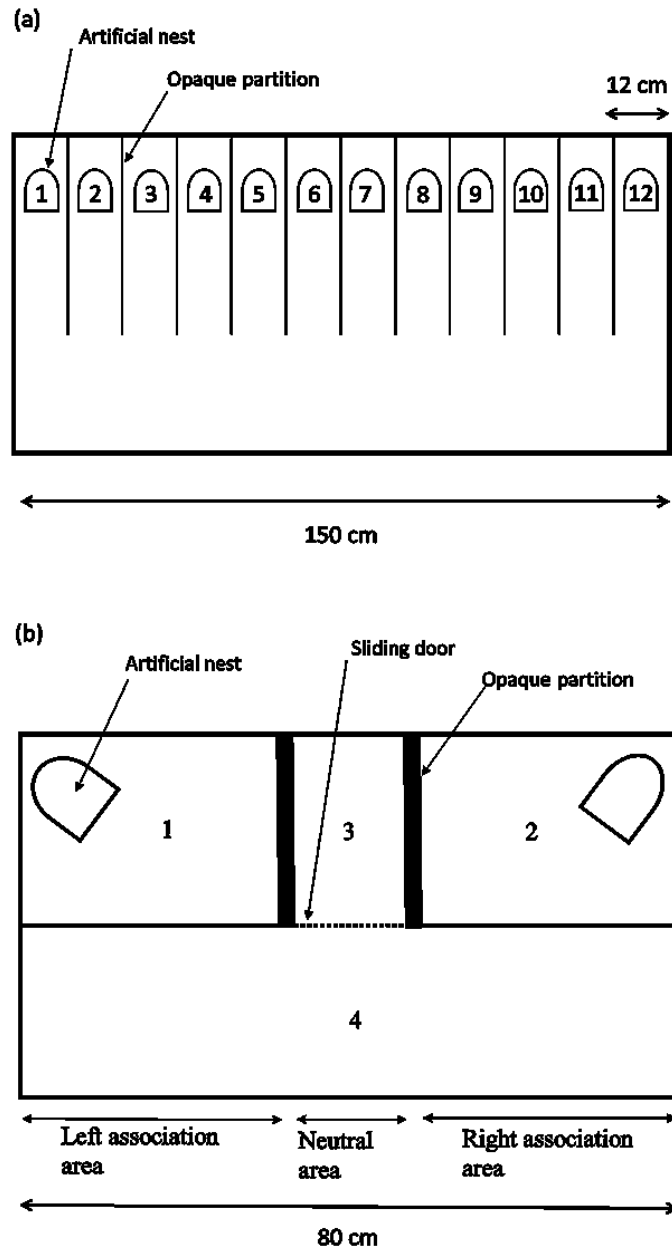


Figure II.7: (a) Top view of the apparatus used for the free mate choice setup. Ten or twelve individuals of each sex were introduced into a 450 L tank divided into 10 or 12 distinct territories by opaque partitions. Each territory was equipped with an artificial nest and the tanks contained gravel substrate, artificial plants, rocks, and air stones. (b) Top view of the apparatus used for the binary choice test. The tank consisted of two compartments for each stimulus (1 and 2), the acclimation zone for the focal fish with an opaque partition on each side to prevent contact with the stimulus before the beginning of the experiment (3), and the large compartment (4) that was virtually delineated in three areas: two association areas in front of the stimuli compartments and a neutral area. Dotted lines indicate the sliding door of the acclimation zone.

Chapitre II.3 Convergence post-appariement (Article 2)

Mismatched partners that achieve post-pairing behavioral similarity improve their reproductive success

Chloé Laubu, François-Xavier Dechaume-Moncharmont,
Sébastien Motreuil, Cécile Schweitzer

Authors' affiliations: Biogéosciences UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté. 6 Bd. Gabriel, F-21000 Dijon, France

Short title: Benefits of increasing within-pair similarity

Article information: *Science Advances*, 2, e1501013 (2016)

DOI : [10.1126/sciadv.1501013](https://doi.org/10.1126/sciadv.1501013)

Abstract

Behavioral similarity between partners is likely to promote within-pair compatibility and result in a better reproductive success. Therefore, individuals are expected to choose a partner that is alike in terms of behavioral type. However, mate searching is very costly and does not guarantee finding a matching partner. If mismatched individuals pair, they may benefit from increasing their similarity after pairing. Here, we show in a monogamous fish species, the convict cichlid, that the behavioral similarity between mismatched partners can increase after pairing. This increase resulted from asymmetrical adjustment because only the reactive individual became more alike its proactive partner, while the later did not change its behavior. Not only did the mismatched pairs that increased their similarity improved their reproductive success, but they also raised it up to the one of matched pairs. While most studies assume that assortative mating results from mate choice, our study suggests that post-pairing adjustment could be an alternative explanation for the high behavioral similarity between partners observed in the field. It also explains why inter-individual behavioral differences can be maintained within a given population.

Introduction

In species with a long-lasting pair bond and biparental care, the reproductive success of a pair is primarily determined by behavioral compatibility between the partners (Spoon et al. 2006; Schuett et al. 2010; Gabriel and Black 2012; Ihle et al. 2015). As their interactions are repeated, frequent and stable, compatible partners cooperate more efficiently by synchronizing their activities and coordinating their parental behaviors (Spoon et al. 2006). Synchronized behaviors can be very important, for instance, to defend their territory against intrusion or to pool nest visits to reduce the likelihood of the nest being detected by predators (Mariette and Griffith 2012). In zebra finches *Taeniopygia guttata* and cockatiels *Nymphicus hollandicus*, behavioral synchronization between partners is correlated with a better reproductive success (Spoon et al. 2006; Mariette and Griffith 2012). A key component of the behavioral compatibility is the behavioral similarity between partners, which is the tendency for two individuals to behave like each other (Spoon et al. 2006; Schuett et al. 2010; Gabriel and Black 2012). In numerous monogamous species, similar partners were reported to have better reproductive success (Budaev et al. 1999; Both et al. 2005; Schuett et al. 2011a; Gabriel and Black 2012; Harris and Siefferman 2014; Burtka and Grindstaff 2015; Rangassamy et al. 2015), and in humans, it was also shown that behavioral similarity is related to marital satisfaction and marriage duration (Gaunt 2006; Rammstedt et al. 2013).

Therefore, individuals are expected to search for a partner which is alike in terms of behavioral traits. In previous studies under controlled conditions in the laboratory, and using bird species with biparental care, individuals preferred a partner which is alike for behavioral traits (Carere et al. 2005; Schuett et al. 2011b). However, under natural conditions, finding a

similar partner is a complex task. Mate choice implies time and energy costs to search for potential partners and then to assess their behavioral traits. Moreover, individuals must deal with competitors. Thus, for a choosy individual, there is a risk that all potential partners have become mated before it reaches a decision; a high level of choosiness is thus an ineffective strategy to guarantee successful mating (Etienne et al. 2014). Thus, individuals may end up with a mismatched partner if a more similar option is not available. There is therefore a possibility for the individuals to make the best of a bad situation by adjusting, after pairing, their behaviors to be more alike their partner. This pattern of increasing similarity between partners, for one or several traits, is commonly referred as behavioral convergence (Hile et al. 2000; Anderson et al. 2003; Ask et al. 2013). In a broad sense, behavioral convergence could be either symmetrical (when both partners equally adjust their behavior) or asymmetrical (when it is mainly due to one partner) (Hile et al. 2000; Anderson et al. 2003). The question of post-pairing behavioral convergence is almost exclusively discussed in the psychology literature (Anderson et al. 2003; Humbad et al. 2010; Ask et al. 2013). Yet, the studies in human are inconsistent because behavioral convergence cannot be easily disentangled from the consequences of the mate choice process (Humbad et al. 2010; Ask et al. 2013): for obvious ethical reasons, protocols based on experimentally forced pairs with mismatched partners are complicated to design. Contrary to the research on human mating, the question of behavioral convergence and its benefits for monogamous partners have been poorly discussed in non-human animal species. Many studies investigating behavioral assortative mating and its evolutionary consequences implicitly assume that this pattern results from mate choice processes, and underestimate alternative possibilities such as post-pairing behavioral adjustments (Burley 1983; Budaev et al. 1999; Both et al. 2005; Gabriel and Black 2012). Unless the pattern of assortative mating results from mate choice, it does not provide evidence for sexual selection (Burley 1983; Schuett et al. 2010; Ingley and Johnson 2014).

Across a wide range of taxa, a growing body of evidence supports the existence of consistent inter-individual differences in behavioral traits, also named personality, temperament or behavioral types (Gosling 2001). The correlations between these behavioral traits characterized a behavioral syndrome (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007). For instance, the proactive-reactive syndrome is based on the computation of a synthetic behavioral score (mainly defined by the individual scores in aggressiveness, boldness and exploratory tests) which is used to assign each individual to a discrete behavioral type, either proactive or reactive (Sih et al. 2004). These behavioral types are expected to co-evolve with different strategies to cope with environmental or social constraints (Réale et al. 2007). For instance, in species with

parental care, there is a trade-off between direct parental care (oriented towards the young, such as brooding or food provisioning) and nest defense (oriented towards brood predators) (Lissåker and Kvarnemo 2006). The adopted parental style is linked to the parent's behavioral type (Réale et al. 2007; Harris and Siefferman 2014). Proactive individuals are better competitors, as they have access to better quality sites and they usually specialize in aggressive activities such as territorial defense. Reactive individuals are better at adjusting to unstable environments and they invest more in non-aggressive activities such as direct parental care (Koolhaas et al. 1999; Duckworth 2006; Bergmüller and Taborsky 2010). In eastern bluebird *Sialis sialis*, pairs of aggressive birds focus more on territorial defense, whereas pairs of non-aggressive birds forage more actively, and both pairs of similar partners (same parental style) are more successful than dissimilar ones (Harris and Siefferman 2014).

We investigated behavioral matching between partners in a monogamous fish species, the convict cichlid *Amatitlania siquia*. In this territorial species with biparental care, behavioral similarity between partners is likely to be related to the partners' compatibility because partners from successful pairs were more similar in behavioral type than those which fail to reproduce (Budaev et al. 1999). We formed matched (either proactive-proactive or reactive-reactive) and mismatched (proactive-reactive) pairs. We focused on individual aggressiveness to an unfamiliar conspecific because parental coordination in nest defense is highly relevant in this species. We estimated a behavioral similarity index between the two partners, and we assessed the increase in this index between isolated and pairing contexts and its fitness consequences in terms of reproductive success. We also investigated whether the increase in similarity was due to both partners (symmetrical convergence) or to only one (asymmetrical convergence).

Results

Using repeatable measures of four standardized tests commonly used in fish (aggressiveness, exploration, maintenance activity and food neophobia), we characterized the proactive or reactive behavioral type (Sih et al. 2004) of each individual prior to pairing. Pairs were then formed as matched (either proactive-proactive or reactive-reactive) or mismatched (proactive-reactive) pairs.

Fitness of matched versus mismatched pairs

Within the matched pairs, proactive-proactive and reactive-reactive pairs did not differ in fry number (generalized linear model correcting for female body length, $\chi^2_1 = 1.23$, $p = 0.27$) or intrapair conflicts ($p = 0.45$). Matched pairs had a better fitness than mismatched ones: they had

more fry (mean number = 70.06, 95% confidence interval = [31.60;112.60] vs. 38.39, 95%CI = [15.15;65.23], generalized linear model correcting for female body length, $\chi^2_1 = 4.522$, $p = 0.033$). We also recorded fewer intrapair conflicts (frequency of intrapair agonistic behaviors) during the tests between matched partners than between mismatched partners (mean frequency = 0.007, 95%CI = [0.004 ; 0.01]) vs. 0.025, 95%CI = [0.01 ; 0.043], permutation test, $p = 0.016$, see supplementary materials Fig. II.11), which suggests an overall better compatibility of matched pairs (Spoon et al. 2006). Therefore, we expected that mismatched pairs tend to correct for their dissimilarity in order to improve fitness.

Behavioral adjustment in mismatched pairs

We evidenced an increase in the behavioral similarity index in mismatched pairs of convict cichlids after pairing (Fig. II.8). We also showed that the reproductive success of the pair was significantly predicted by the similarity achieved after pairing (generalized linear model with a negative binomial distribution and correcting for female body length, $\chi^2_1 = 14.506$, $p = 0.00014$). Not only did the mismatched pairs that became the most similar have a larger number of fry compared to the least similar mismatched pairs, but they also did as good as the matched pairs (Fig. II.9). A comparable relationship was found between behavioral similarity and spawning latency ($r = 0.61$, 95%CI = [0.02; 0.89], range of spawning latency: [1 day; 14 days]). The least similar mismatched pairs reproduced later, while the ones that became the most similar reproduced as fast as the matched pairs (see supplementary materials Fig. II.12). However, the benefits of increasing similarity in mismatched pairs were not observed for every component of the pair compatibility. Increasing similarity did not significantly lower the frequency of intrapair conflicts between mismatched partners (linear model: $F_{1,10} = 4.53$, $p = 0.06$). This may indicate potential remaining costs for initial dissimilarity between partners.

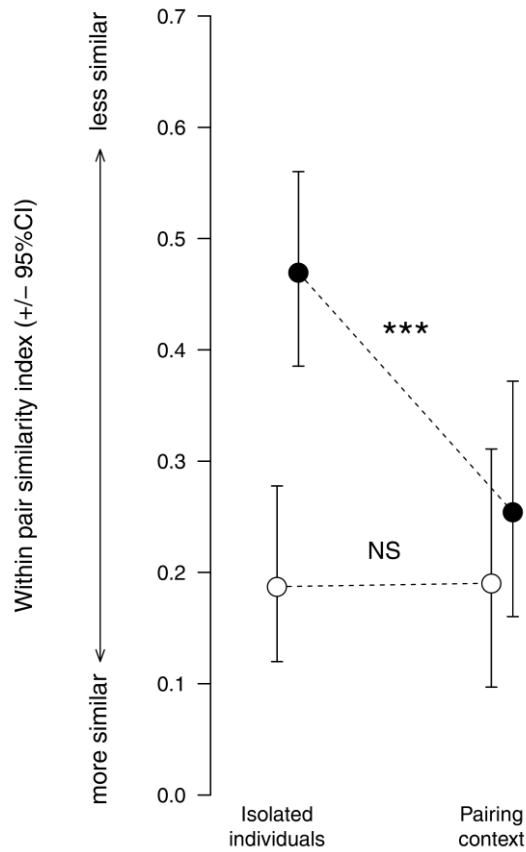


Fig. II.8: Change of the within-pair behavioral similarity between contexts.

Mean behavioral similarity index (\pm bootstrapped 95% confidence interval) for matched (open dots, $n=15$) and mismatched pairs (solid dots, $n=13$) as a function of the context: isolated individuals and a pairing context. There was a significant interaction between the nature of the pair (matched or mismatched) and the context (mixed-effect linear model: $\chi^2_{21} = 6.88$, $p = 0.0087$). The similarity index significantly decreased for mismatched pairs (mixed-effect generalized linear model, $\chi^2_{21} = 9.07$, $p = 0.0026$) while there was no significant difference between contexts for matched pairs ($\chi^2_{21} = 0.59$, $p = 0.443$). Between the contexts, only the significant post-hoc comparisons were included in the figure (***: $p < 0.001$). Mismatched pairs were significantly less similar than matched pairs in isolated context ($F_{1,27} = 21.39$, $p < 0.0001$) while there was no difference in the similarity index once individuals were paired ($F_{1,23} = 0.0028$, $p = 0.96$). Considering the continuous difference between partners instead of discrete categories (proactive or reactive) leads to consistent results: a larger initial difference in the behavioral score between partners significantly relates to a larger change in similarity ($r = 0.60$, $p = 0.0025$).

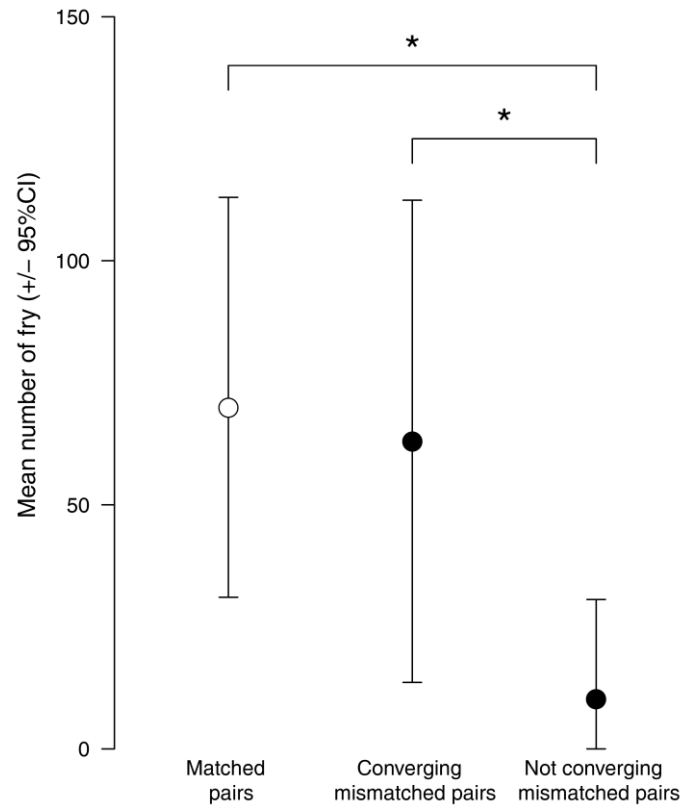


Fig. II.9. Reproductive benefits of convergence.

Reproductive success was assessed as the mean number of fry (\pm bootstrapped 95% confidence interval) for matched pairs (open dots) and mismatched pairs (solid dots). In order to allow the comparison with matched pairs, mismatched pairs were dichotomized in converging (the 50% most similar in the pairing context) and non-converging pairs (the 50% least similar in the pairing context). Non-converging mismatched pairs had significantly fewer fry than converging mismatched pairs (permutation test: $p = 0.04$) and significantly fewer than matched pairs ($p = 0.04$). Only the significant comparisons were included in the figure (*: $p < 0.05$ after correcting for multiple comparisons).

Proactive vs. reactive flexibility

The increasing pair similarity was due to reactive individuals that modified their behavior in a way to be more like their partners while, on average, proactive individuals behaved consistently (Fig. II.10). A floor effect, where reactive individuals had a greater scope for change due to lower initial aggressiveness, was unlikely because we did not find any change in the behavioral response in matched pairs, where both partners were reactive (mixed-effect generalized linear model, $\chi^2_1 = 0.29$, $p = 0.59$, for additional details see supplementary materials Figs. II.13, II.14). A difference in the average flexibility in terms of parental care between the sexes has also been reported in previous studies (Schuett et al. 2010; Royle et al. 2014)). However, we did not find a significant interaction between sex and context for aggressiveness towards an intruder ($\chi^2_1 = 1.95$, $p = 0.16$), nor a significant difference between the level of behavioral change in males and females ($\chi^2_1 = 0.003$, $p = 0.96$).

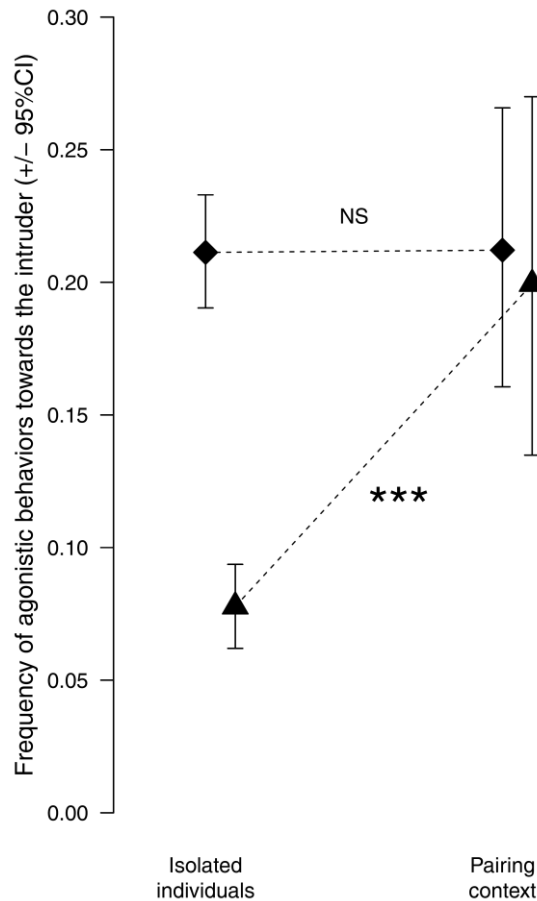


Fig. II.10: Proactive vs. reactive flexibility in mismatched pairs.

The mean frequency of agonistic behaviors (\pm bootstrapped 95% confidence interval) towards the intruder for reactive partners (triangles) and proactive partners (diamonds) in mismatched pairs as a function of the context: isolated and pairing context. There was a significant interaction between the behavioral type (reactive or proactive) and the context (mixed-effect linear model: $\chi^2_1 = 9.52$, $p = 0.0020$). For reactive fish, aggressiveness significantly increased between contexts ($\chi^2_1 = 11.93$, $p = 0.0006$) whereas it was consistent for proactive fish ($\chi^2_1 = 0.04$, $p = 0.85$). For each given behavioral type, only the *post-hoc* tests between the contexts were included in the figure (NS: $p > 0.10$ and ***: $p < 0.001$). Reactive and proactive fish significantly differ in the isolated context only ($\chi^2_1 = 39.59$, $p < 10^{-5}$) whereas there was no difference once they were paired ($\chi^2_1 = 0.29$, $p = 0.60$).

Discussion

Within-pair behavioral similarity is a key component of the reproductive success in monogamous species performing biparental care (Budaev et al. 1999; Both et al. 2005; Schuett et al. 2011a; Gabriel and Black 2012; Harris and Siefferman 2014; Burtka and Grindstaff 2015; Rangassamy et al. 2015). Our study experimentally provided evidence for an increase in behavioral similarity between partners after pairing. Among the initially mismatched pairs, those which were observed to become the most similar achieved a higher fitness than the other mismatched pairs in terms of spawning latency and fry number. In addition, they also did as well as the initially matched pairs. In the present study, we focused on the pattern of similarity between partners and its short term consequences on their fitness. Irrespective of whether or not individuals maintain the behavioral adjustment to their former partner, we were primarily

interested in the possibility of increasing similarity as a pattern in a pairing context and to link with the reproductive success of the pair. Further work could be required to address the question of the long term maintenance of this behavioral matching after the fry hatched and the pair split.

Our study also provides experimental evidence for a pattern of asymmetrical convergence of one pair member onto the other after pairing. The partners differed in behavioral flexibility in response to the pairing context, the reactive individuals being significantly more flexible than the proactive ones. Reactive individuals in mismatched pairs have been observed to change their behavior, which resulted in an increase in the similarity of the pairs. This can be interpreted as an adjustment toward their proactive partner and not just as a general increase due to the sexual context because, when paired with another reactive partner, reactive individuals did not change their behavior between contexts. This supports previous results reporting that reactive individuals exhibited greater behavioral flexibility in a social context (Sih and Del Giudice 2012). Adult convict cichlids do not form stable shoal and therefore social relationships are mainly limited to their sexual partner (Moss et al. 2015). Thus, in this species, the question of behavioral flexibility in response to the social context is only ecologically relevant in the pairing context. Our results are in line with the request made by several authors to consider the social context when studying the fitness implications of behavioral types (Réale et al. 2007; Réale and Dingemanse 2010; Webster and Ward 2011; Royle et al. 2014). The adaptive value of a given behavioral type cannot be assessed in an isolated context only because it may depend on the individuals' ability to adjust to the social environment and it depends on the behaviors of social partners (Sih and Watters 2005; Webster and Ward 2011; David et al. 2015). With the hypothesis of social niche specialization, the potential benefits of behavioral adjustment to the social environment have been addressed for individuals' group but never in a sexual context (Bergmüller and Taborsky 2010; Montiglio et al. 2013).

On average, mismatched partners had a lower fitness than matched pairs. However, this result should not conceal the fact that there was a difference in success among mismatched pairs as a function of their ability to increase their post-pairing similarity. This raises two questions. First, why would not all of the mismatched pairs have increased their similarity? There are possibly strong inter-individual differences in flexibility, even within the reactive type (Betini and Norris 2012). In addition, the adjustment by the reactive individuals which increase their aggressiveness can imply survival costs by exposing them to higher predation risk (Jones and Godin 2010). In natural condition, particularly under strong predation pressure, reactive individuals that do not adjust their behavior to their partner may favor long

term reproductive success at the expense of the immediate fitness gain. Among the reactive individuals, some low quality fish may be unable to cope with the flexibility costs, and pairing with such an individual negatively affects the reproductive success of the pair. Second, due to higher reproductive success in matched pairs, one could expect the individuals to search for an initially similar partner instead of relying on post-pairing adjustment. In situation of free choice with a wide range of variation for the partner's type, do the individuals preferentially mate with a matching partner? Additional experiments should be helpful to further investigate this question. However, finding a matching partner is a complex task which implies non-negligible sampling costs (in energy, time, predation risk, and lost opportunities) and is based on the assumption that it is possible to quickly and accurately assess the behavioral type of a potential partner. In the case of intense competition for access to a partner, it is unlikely that there is still available matching mate (Etienne et al. 2014). Thus, post-pairing adjustment could be a way for mismatched partners to make the best of a bad situation and ultimately improve their fitness. One individual can therefore limit the cost of searching for a similar partner by quickly pairing with a dissimilar one as long as the pair manages to increase their post-pairing similarity. Because they exhibit larger flexibility, the choosiness of reactive individuals may decrease with the increase in mate competition in the local population, whereas proactive individuals do not adjust their choosiness due to their general larger competitiveness (Duckworth 2006). In great tits and zebra finches, proactive individuals preferred similar partners, but reactive individuals did not exhibit any preference (Carere et al. 2005; Schuett et al. 2011b). In some circumstances, however, it could be argued that reactive individuals, rather than proactive ones, may be choosier. If the predation risk is low, reactive individuals may favor reactive mates, in order to limit the intrapair conflicts occurring when paired with a dissimilar partner. On the contrary, if aggressiveness towards potential predators is beneficial then a reactive individual should rather strongly favor proactive mates and then become more like their partner in order to efficiently deter predators and protect their young.

In our study, the fitness of reactive-reactive pairs did not differ from the fitness of proactive-proactive pairs. It could be explained by the fact that the success of a given pairing combination depends on the environmental conditions in nature. For instance, we did not let predators have access to the young. We cannot exclude that, under strong predation pressure, reactive-reactive pairs have higher brood loss due to their lower efficiency to deter predators. Only field comparisons of the fitness of matched and mismatched pairs would disentangle this question. However, there is some evidence suggesting that reactive-reactive pairs could still perform reasonably well in a natural population with low predation risk. In the trade-off

between direct parental care and nest defense (Lissåker and Kvarnemo 2006), partners are likely to benefit from a similar parental style in order to improve their coordination and subsequently their fitness (Harris and Siefferman 2014). Nest defense is not the only component of parental care. While two proactive partners may efficiently compete for the best territory and quickly chase away predators, two reactive partners focus their effort on direct parental care such as fanning and provisioning and may benefit from being well coordinated with regards to parental activities. Thus, reactive matched partners may compensate for their lack of aggressiveness by providing more direct parental care (Both et al. 2005).

Here, we highlight the importance of considering the post-pairing adjustment as a confounding factor in assortative mating studies. The observation of a pattern of assortative mating cannot be used to assume mate choice for similar partners. Hormonal and call convergence during reproduction has been exhibited in monogamous birds (Hile et al. 2000; Ouyang et al. 2014), and therefore, the adjustment of multiples parameters in monogamous partners may be a non-negligible phenomenon. Thereby, behavioral convergence could partly explain the maintenance of different behavioral types within a given population. The literature on assortative mating usually assumes significant evolutionary consequences via disruptive selection resulting from strong mating preference, which play a key role in speciation as a result of premating isolation (Jiang et al. 2013; Ingley and Johnson 2014). Thus, a decrease in the variability of the behavioral types in these divergent populations is expected (Ingley and Johnson 2014, but see van Oers et al. 2008) who argued that phenotypic variability in offspring is maintained by higher extrapair paternity in similar pairs of birds). However, our results highlight that elevated behavioral similarity between initially (prior to pair formation) mismatched partners can result from post-pairing adjustment. It is thus theoretically possible to observe a pattern of assortative mating at the population level without assuming any preference based on similarity. The mere observation of a pattern of behavioral assortative mating is not sufficient in itself to conclude to the existence of disruptive sexual selection.

Materials and methods

Profiling of individual behavioral types

All fish were housed in same sex tanks (52.5-96 L) with 10 fish per tank, at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, under a 12:12 light:dark cycle. Fish were fed daily with Cichlid XL flakes (Tetra, Germany). Four to five days before starting the behavioral tests, the fish were isolated in a 20 L tank (40 cm long, 20 cm wide, 25 cm high). Each tank was equipped with an artificial shelter (8 cm in diameter, typically used in breeding experiments), an air stone, and gravel substrate. Visual isolation was achieved by separation of the tanks with opaque dividers. Animal care and all experimental procedures were approved by the University of Burgundy Ethical Committee.

We characterized the proactive-reactive behavioral type (Sih et al. 2004) of $n = 108$ (44 males and 64 females) convict cichlids using four behavioral tests commonly used in fish: aggressiveness, exploration, maintenance activity and food neophobia (Mazue et al. 2015; Schweitzer et al. 2015). For each individual, each test was repeated with a one-week interval between sessions in order to assess the behavioral repeatability (Tab. II;4). Exploration, maintenance activity and aggression tests were recorded with DFK21AU04 video cameras (The Imaging Source, Bremen, Germany) connected to the Noldus Media Recorder 2 software (version 2.0.212, Noldus Information Technology, Wageningen, Netherlands).

Exploration - This test closely followed the procedure described by Bergmüller & Taborsky (Bergmüller and Taborsky 2007). The novel environment consisted of a 450 L tank (150 cm wide x 50 cm deep x 60 cm high) divided into two compartments: a small compartment (40 cm wide) separated from the larger compartment by opaque plastic partitions, equipped with a sliding door. The novel environment contained a gravel substrate, two plastic plants (25 cm high) and six artificial nests (8 cm in diameter, typically used in breeding experiments) to provide shelters to explore. After the fish spent 5 minutes to acclimatize in the small compartment, we gently opened the partition between the two parts with a pulley system and the fish was allowed to explore the large compartment for 15 minutes. The locomotor activity (swimming distance) was analyzed using an automated trajectometry software (Ethovision, Noldus Information Technology, The Netherland).

Food Neophobia - The test closely followed the procedure described by Schweitzer et al. (2015). A novel sort of food was presented to the fish at the usual feeding schedule and within the feeding area to record the latency to consume unfamiliar food. If a fish had not eaten after 15 minutes, a maximum score of 900 seconds was recorded. Two different novel foods (Tetra Delica Krill Freeze Dried Shrimp or colored pellets) were used in a randomized order to

avoid familiarization. To ensure uniformity in the hunger level, the fish were deprived of food for 24 hours prior test.

Maintenance activity - This test closely followed the procedure described by Bergmüller & Taborsky (2007). The shelter was covered with gravel and we measured the time that fish spent to clear the nest for 20 minutes. The individual was considered as having cleared the nest when it pushed the gravel outside the nest with its tail or with its mouth.

Aggressiveness toward an intruder - We used the procedure described by Schweitzer et al. (2015) to test for aggression. We measured the agonistic responses of each fish to a conspecific intruder by pushing two visually isolated adjacent tanks together and removing the opaque divider between them, enabling the two fish to interact. For each encounter, we recorded the latency to start an agonistic interaction and the frequency of agonistic behaviors (displays and bite attempts) for 15 minutes. The focal fish and the intruder were of the same sex and they matched for body size. Each individual was only tested once with a given intruder.

Synthetic behavioral score - These aggressiveness, exploration, territory maintenance activity and food neophobia measures were repeatable (see supplementary materials Tab. II.4) and correlated in syndrome (see supplementary materials Tab. II.5). For each fish, a synthetic behavioral score (S) was calculated from these measures using a principal component analysis (PCA, see supplementary materials Fig. II.15, Tab. II.6) (Rangassamy et al. 2015; Schweitzer et al. 2015). The first two principal components (PC1 and PC2) of the PCA explained 39% and 25% of the variance respectively (see supplementary materials Tab. II.6). For all subsequent analyses, PC1 defined the behavioral scores for each individual. The two sexes were evenly distributed along this score. The behavioral type was then quantified as the individual's behavioral score along a proactive-reactive continuum with positive values indicating proactive individuals (highly aggressive and explorative individuals) and negative values indicating reactive individuals (less aggressive and less explorative individuals) (Sih et al. 2004).

Pair formation

Twenty-eight males and females were chosen to form a pair, depending on their behavioral score (Figs. II.15, II.16) and their size (standard body length \pm standard deviation, $L_M = 62 \text{ mm} \pm 12 \text{ mm}$ in males and $L_F = 48 \pm 5 \text{ mm}$ in females). Four pairing combinations were thus obtained: 8 matched pairs with two reactive partners, 7 matched pairs with two proactive partners, 6 mismatched pairs with a reactive female and a reactive male, and 7 mismatched pairs with a proactive female and a reactive male (see supplementary materials Fig. II.16). Within a given sex, individuals from the matched and mismatched pairs did not differ in body

length (males: $t = -0.167$, $p = 0.87$, Cohen's $d = -0.068$, 95% CI = [-0.90; 0.79], females: $t = -0.113$, $p = 0.91$, Cohen's $d = -0.045$, 95% CI = [-0.76; 0.88]). Matched and mismatched pairs did not differ in body length contrast between the partners defined as $|L_M - L_F| / (L_M + L_F)$ ($t = 0.13$, $p = 0.89$, Cohen's $d = 0.053$, 95% CI = [-0.79; 0.87]). The behavioral score between partners did not significantly differ in matched pairs ($n = 15$, Cohen's $d = 0.03$, 95% CI = [-0.72, 0.75]), whereas it was highly contrasted in mismatched pairs ($n = 13$, Cohen's $d = 4.07$, 95% CI = [3.19, 6.20], see supplementary materials Fig II.16).

To prevent frequent injury between partners in the case of experimentally forced pairs, we designed a procedure to control for the behavioral type of the partners while letting the individual choose their partner. We used a 450 L tank divided into four distinct territories, each freely accessible. Each territory contained an artificial nest, gravel substrate, a plastic plant and a rock. For each pairing combination, 3 (resp. 4) males with a similar behavioral type were first introduced into the tank for 72 hours in order to let them establish their territory. We then introduced 3 (resp. 4) females with a similar behavioral type. For example, the introduction of 4 reactive males was followed by the introduction of 4 proactive females in order to form 4 mismatched pairs including a proactive female and a reactive male. After the introduction of the females, we let the individuals choose their partners. When a pair was formed in a territory (partner's close proximity near the nest, no agonistic interactions between them and nest defense toward conspecifics), the pair was moved into a 54 L breeding tank until the end of the experimental period. Each tank was visually isolated from the other tanks and contained an artificial nest, gravel substrate and a heater to maintain the water at 27°C. This procedure was used to let the individuals have the opportunity to choose between several potential partners while achieving the desired pairing combinations (see supplementary materials Fig. II.16). Hence, all the fish managed to find a partner, and we observed no injury among them.

Maintenance of individual differences and similarity index

The whole range of behavioral tests is a relatively long procedure and is likely to be stressful for fish. Therefore, only one behavioral test, included in the behavioral syndrome, has been retained to be tested in the pairing context. This allows to not only avoid the confounding effects of pairing and reproduction (because pairs can reproduce very quickly after pairing) but also to not disturb reproduction and avoid bias in the measure of the fitness of the pairs. We focused on individual aggressiveness in response to an intruder because it is highly relevant for parental coordination in territory defense in this species. Aggressiveness was estimated as the response to an unfamiliar juvenile conspecific (standard length, 55 mm \pm 3 mm, range = [52 mm; 58

mm]) which is a predator for fry in this cannibalistic species (Itzkowitz et al. 2001). The intruder was introduced into the tank in a hermetic clear glass jar during 5 minutes. The intruders used with the matched and mismatched pairs did not differ in mean body length ($\chi^2_1 = 2.32$, $p = 0.13$). On average, the intruder was 5.4 mm (95%CI = [2.2 mm; 8.6 mm]) smaller than the male partner, and 7.4 mm (95%CI = [5.8 mm; 8.9 mm]) larger than the female partner. In order to allow comparison, the aggressiveness was estimated in both contexts (isolated or pairing context) as the frequency of the agonistic behaviors (displays and bite attempts) toward the unfamiliar intruder. We also measured the frequency of agonistic behaviors expressed by the partners to each other (hereafter named intrapair conflicts) as a cue for pair compatibility (Spoon et al. 2006).

As reported in the literature about the consistency of behavioral type across contexts (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007), individuals' behavioral scores measured prior to pair formation significantly predicted aggressiveness in a pairing context for matched pairs (mixed-effect linear model: $\chi^2_1 = 9.365$, $p = 0.002$, standardized slope \pm s.e. = 0.62 ± 0.19). However, there was no similar relationship for mismatched pairs ($\chi^2_1 = 0.143$, $p = 0.705$, standardized slope \pm s.e. = 0.063 ± 0.18) and this discrepancy between matched and mismatched pairs ($\chi^2_1 = 5.196$, $p = 0.023$) can be explained by a change of behavior in mismatched pairs. We calculated a within-pair similarity index (D), based on the relative difference in the frequency of agonistic behaviors expressed by the male (AM) and female (AF): $D = |AM - AF| / (AM + AF)$. An index value close to 1 corresponds to dissimilar partners and an index value close to 0 indicates similar partners. Before pair formation, the mean similarity index was significantly lower than the expected similarity achieved by random pair formation ($DR = 0.30$, estimated by permutation) for matched pairs ($D = 0.19$, 95%CI = [0.12; 0.28]), and higher for mismatched pairs ($D = 0.47$, 95%CI = [0.39; 0.56]). The change in the similarity index was used to characterize the pattern of behavioral convergence. There was no effect of intruder body length ($\chi^2_5 = 0.0055$, $p = 0.94$) on the similarity index. Moreover, instead of focusing on the discrete categories (reactive vs. proactive), we also considered the continuous difference in the behavioral score between partners: $abs(S_M - S_F)$. We then calculated the correlation between this measure and the change in the similarity index ($D_p - D_i$) between isolated (D_i) and pairing (D_p) contexts.

Fitness of the pairs

The breeding tanks were visually inspected twice a day for spawning and hatching. Reproductive success was measured as the spawning latency and the number of fry, which was counted just after hatching.

Statistical analysis

Repeatability of the behavioral measures was assessed using the intra-class correlation coefficient from Nakagawa and Schielzeth (2010). When the data followed a non-standard distribution, we relied on the repeatability measurement based on rank, and the behavioral consistency over time was assessed by Spearman's rank correlation coefficients. Repeatability was achieved for each behavioral test. In order to analyze the effect of the pairing context on the similarity index (resp. the number of agonistic behaviors), we used a mixed-effect model with the pair (resp. the individual) identity as a random variable. We followed a stepwise selection model procedure in order to identify the best model. For covariates with a significant effect, we performed *post-hoc* pairwise comparisons. In order to limit the inflation of type I error we used permutation tests ($n = 10000$ permutations) (Good 2005) when comparing variables with small sample size.

Acknowledgments: We are grateful to Aude Balourdet, Diane Bonnet, Geoffrey Melot and Leticia Micaletto for technical assistance with the behavioral procedures, Carmela Chateau for proofreading and Jean-Guy Godin, Gabriele Sorci, Morgan David, Karine Monceau and Matthias Galipaud for valuable discussions and comments on this study. **Funding:** This research was supported by the French National Research Agency (ANR-12-PDOC-0034). **Author contributions:** All authors contributed extensively to the work presented in this paper. C.L., F.-X.D.-M. and C.S. designed the experiments, analyzed the data and wrote the paper; C.L. and C.S. performed all the experiments; S.M. developed and designed the experimental device. **Competing interests:** The authors declare that they have no competing interests. **Data and materials availability:** All data files are available upon request.

Supplementary materials

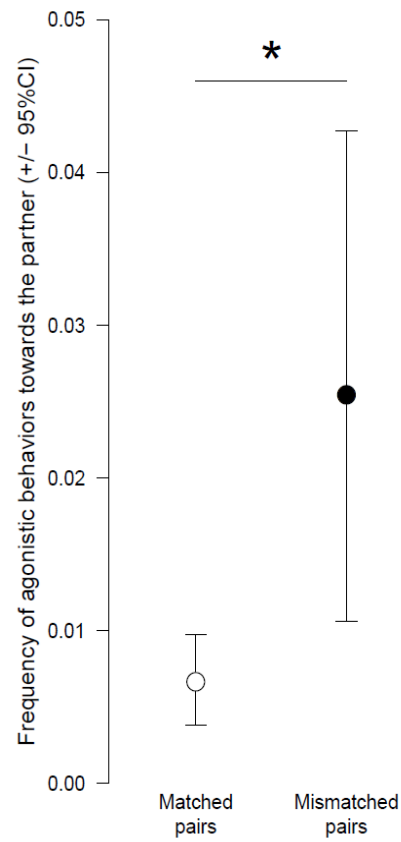


Figure II.11: Frequency of intrapair conflicts. The mean frequency of agonistic behaviors (\pm bootstrapped 95% confidence interval) expressed by one of the partners to the other partner for matched (open dots) and mismatched pairs (solid dots). Permutation test: * $p < 0.05$.

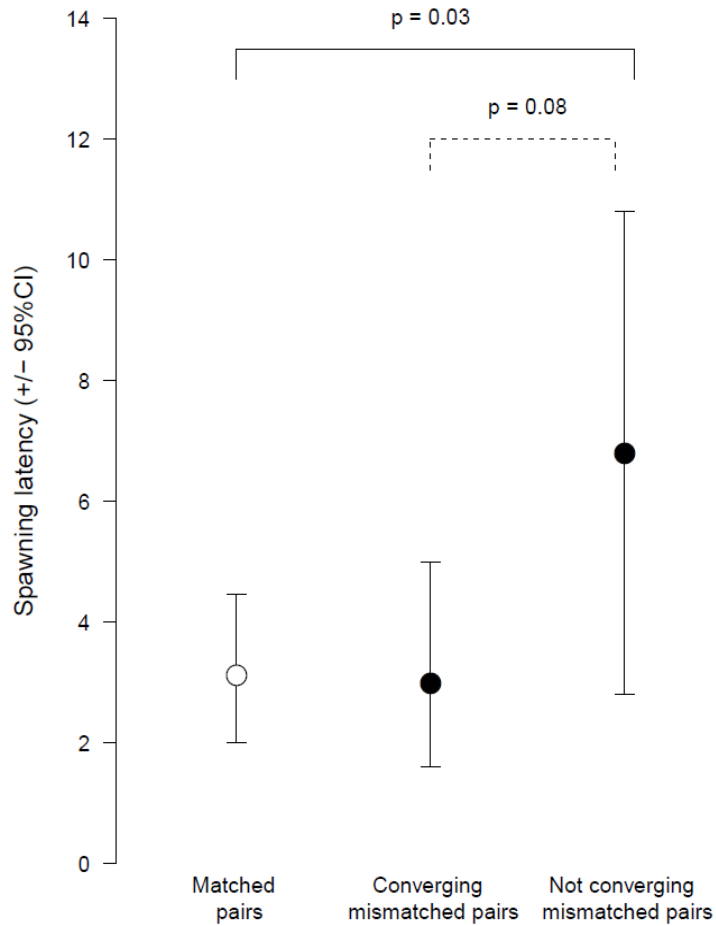


Figure II.12: Spawning latency (days) in matched and mismatched pairs. Reproductive success measured as the mean spawning latency (\pm bootstrapped 95% confidence interval) for matched (open dots) and mismatched pairs (solid dots). In order to allow a comparison with matched pairs, mismatched pairs were dichotomized in converging (the 50% most similar in the pairing context) and non-converging pairs (the 50% least similar in the pairing context). The significant permutation tests and tendencies were included in the figure.

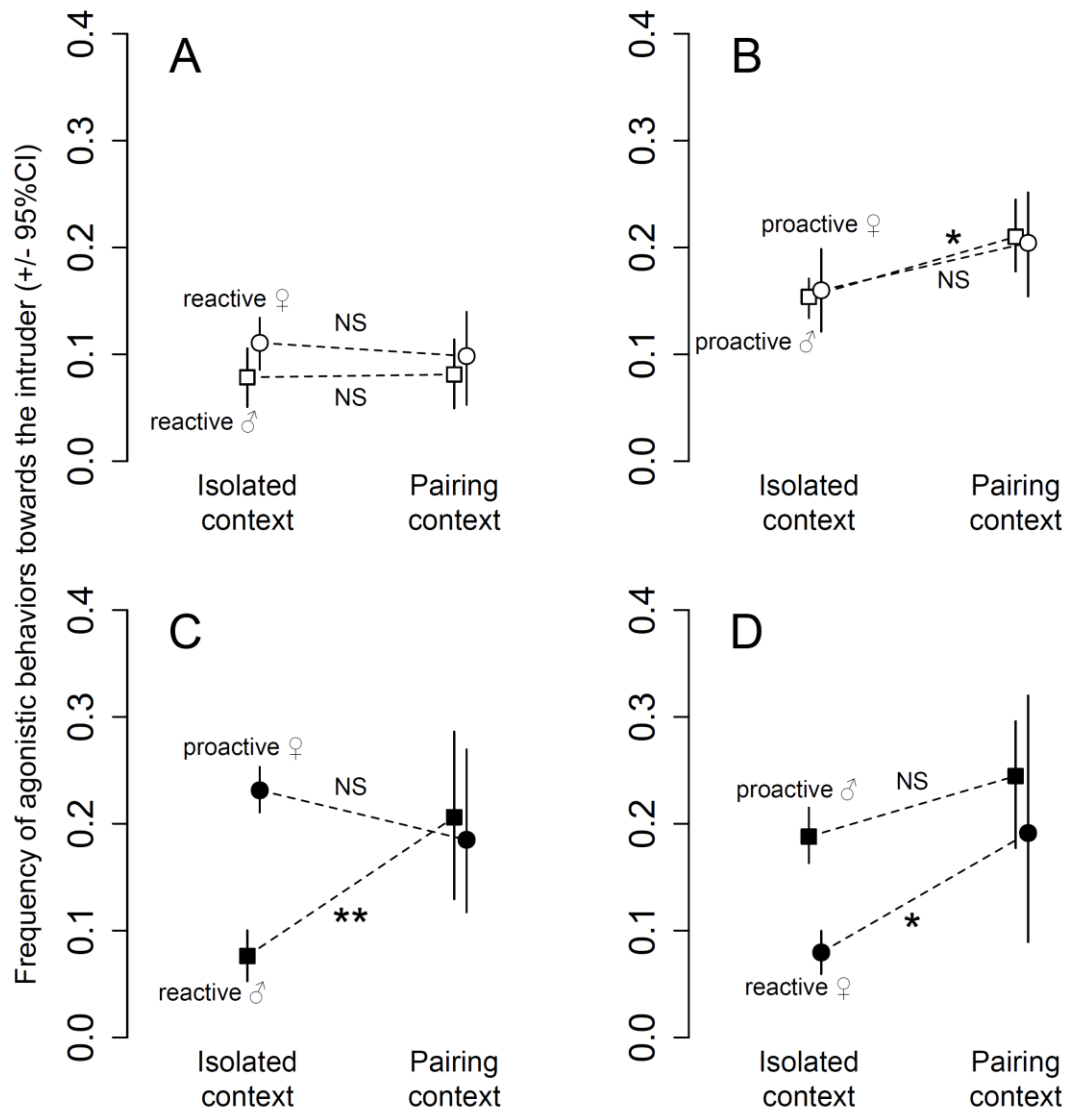


Figure II.13: Aggressive responses towards the intruder. Mean frequency of agonistic behaviors towards the intruder (\pm bootstrapped 95% confidence interval) of the male (squares) and female (circles) partners for the four pairing combinations, in the two contexts. Matched pairs (open symbols): (A) two reactive partners, (B) two proactive partners. Mismatched pairs (solid symbols): (C) a proactive female and a reactive male, (D) a reactive female and a proactive male. For a given sex and pairing combination, the comparison of the responses between context was done using paired permutation tests: NS $p > 0.10$, * $p < 0.05$ and ** $p < 0.01$.

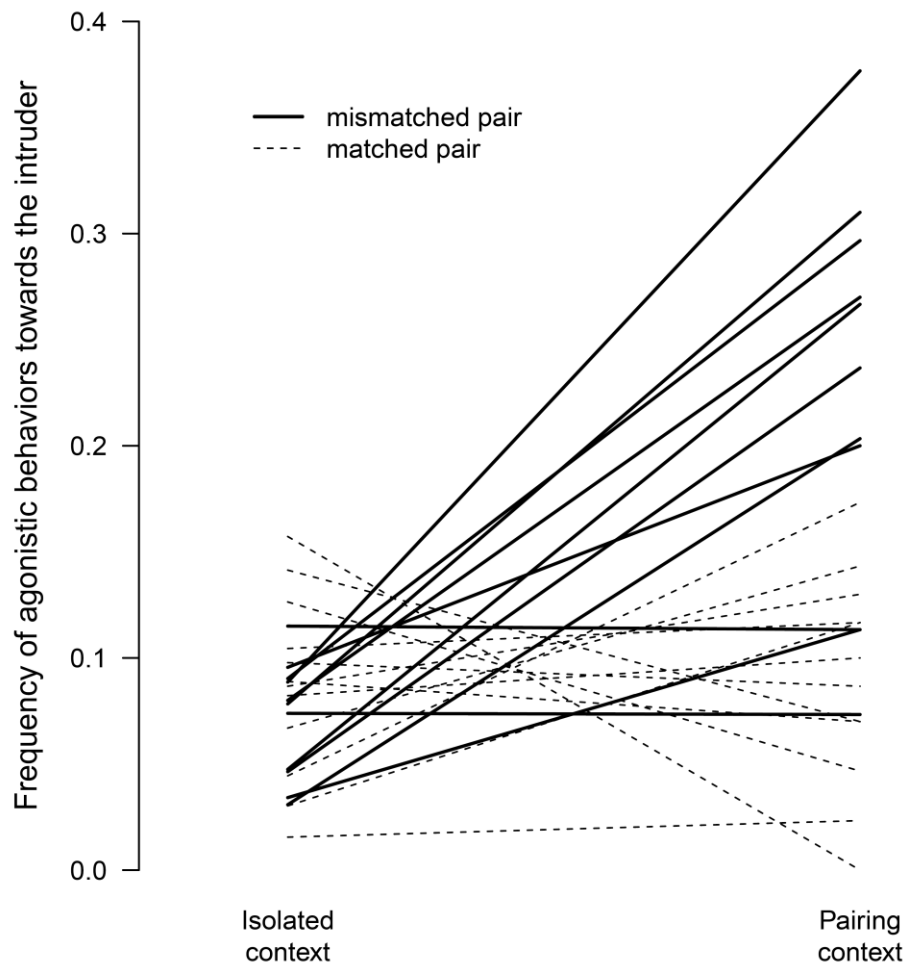


Figure II.14: Individual behavioral reaction norm across pairing for reactive individuals. Reactive individuals in mismatched pairs have been observed to increase their aggressive response towards the intruder between the two contexts (Fig. II.10). This can be interpreted as a convergence toward their proactive partner, and not just as a general increase due to the sexual context because reactive individuals in matched pairs did not change their behavior between contexts. In order to illustrate this point, we focused on reactive individuals to compare their behavioral reaction norms for agonistic behaviors towards the intruder as a function of the context: isolated and pairing context. There was a significant interaction between the nature of the pair (matched or mismatched) and the context (mixed-effect linear model: $\chi^2_1=9.97$, $p = 0.0016$). The aggressive responses of reactive individuals were consistent over time in matched pairs (dashed lines, $\chi^2_1 = 0.29$, $p = 0.59$), whereas they increased in mismatched pairs (solid lines, $\chi^2_1 = 11.9$, $p = 0.00055$).

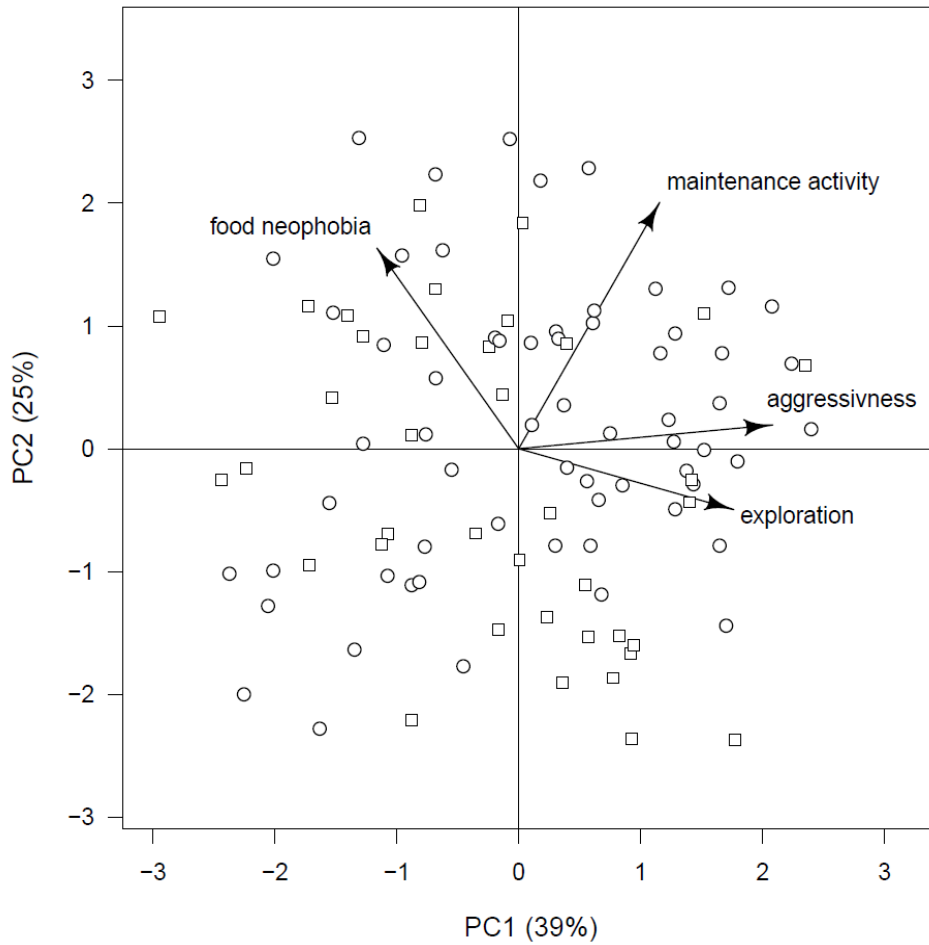


Figure II.15. The behavioral score. Scatter plot of the principal component analysis based on 44 males (squares) and 64 females (circles) profiled in the four behavioral tests. The loadings of the four traits are given in Table II.6. The behavioral type of each individual was derived from PC1 score which defined the proactive-reactive continuum with positive values indicating proactive individuals (highly aggressive and explorative individuals) and negative values indicating reactive individuals (less aggressive and less explorative individuals).

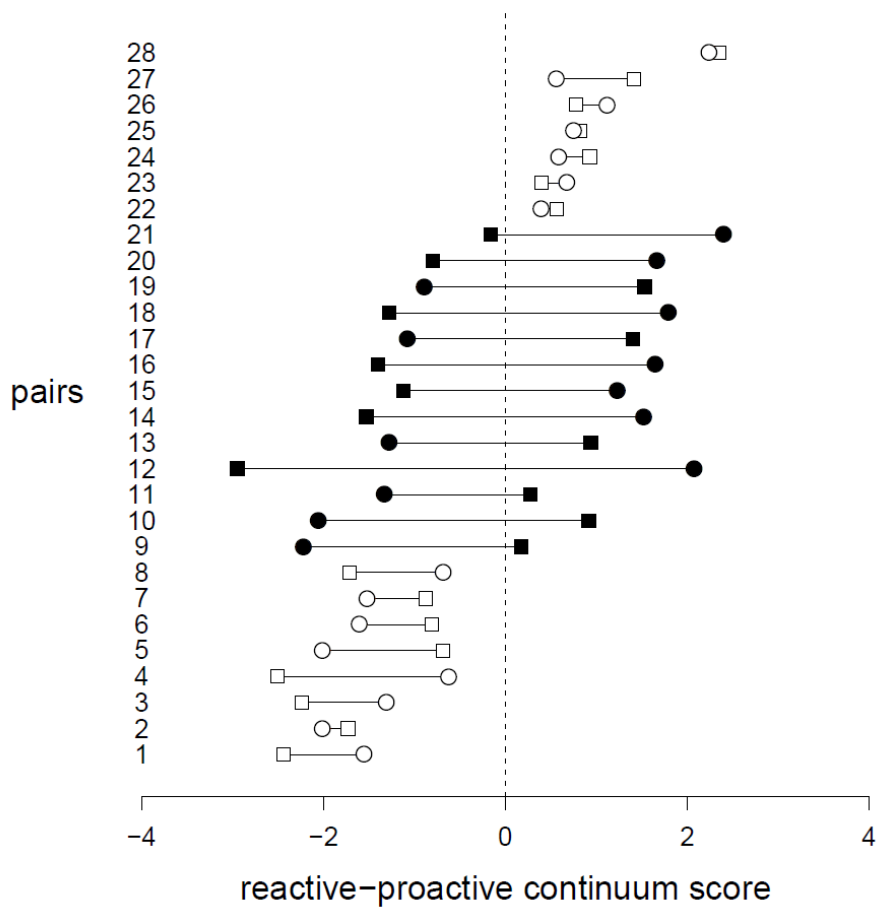


Figure II.16: Formation of the 28 pairs used in the study based on their behavioral type along the proactive-reactive continuum. Positive scores indicated proactive individuals (highly aggressive and explorative individuals) and negative scores indicated reactive individuals (less aggressive and less explorative individuals). Matched pairs: open dots, and mismatched pairs: solid dots.

Table II.4: Repeatability of the behavioral traits.

Repeatability was assessed by the intra-class correlation coefficient and 95% confidence intervals (in brackets) for exploration and aggressiveness. Spearman's rank correlations were used to analyze the two other behavioral traits, and 95% confidence intervals (in brackets) were computed by bootstrapping. The profiling of the behavioral type was based on a larger number of fish ($n = 108$) than the ones used for the pair formation ($n = 56$). All behavioral traits were strongly consistent over a one-week interval for the two samples.

Behavioral traits	Repeatability	
	All individuals (n=108)	Pairing individuals (n=56)
Exploration	R = 0.50 [0.37; 0.61]	R = 0.66 [0.53 ; 0.78]
Food neophobia	$\rho = 0.42$ [0.23, 0.59]	$\rho = 0.54$ [0.28; 0.75]
Maintenance activity	$\rho = 0.57$ [0.40, 0.71]	$\rho = 0.59$ [0.33; 0.78]
Aggressiveness	R = 0.24 [0.04; 0.41]	R = 0.39 [0.14; 0.60]

Table II.5: Correlation between the behavioral traits used to define the proactive-reactive behavioral types.

Spearman correlation (ρ) with 95% confidence interval between the four behavioral traits depending on sex (female F: $n=64$; male M: $n=44$). Correlations still significant after correcting for multiple comparisons (following Benjamini-Hochberg procedure, see Schweitzer et al. 2015) are figured in bold.

	Sex	Food neophobia	Maintenance activity	Aggressiveness
Exploration	M	-0.32 [-0.58, -0.01]	-0.39 [-0.60, -0.12]	0.42 [0.15, 0.63]
	F	0.09 [-0.19, 0.33]	0.45 [0.22, 0.64]	0.35 [0.10, 0.58]
Food neophobia	M		-0.05 [-0.30, 0.21]	-0.13 [-0.45, 0.19]
	F		0.19 [-0.06, 0.43]	-0.22 [-0.42, 0.0]
Maintenance activity	M			-0.13 [-0.48, 0.21]
	F			0.39 [0.17, 0.56]

Table II.6: Loadings of the four behavioral traits on to the three principal components.

The behavioral score used to characterize the individual behavioral types was derived from the first principal component (PC1).

	PC1	PC2	PC3
Exploration	0.55	-0.19	-0.62
Food neophobia	-0.36	0.62	-0.67
Maintenance activity	0.37	0.76	0.40
Aggressiveness	0.66	0.073	-0.08
Percentage of variance explained	38.6	25.0	21.8
Eigenvalue	1.54	1.00	0.87

Chapitre II.4 Discussion

Les résultats présentés dans les articles 1, 2 et en annexe mettent en lumière le rôle crucial de la personnalité dans la compatibilité du couple et son succès reproducteur. Notre étude a été considérée comme la première démonstration expérimentale de convergence comportementale pour la personnalité dans un contexte sexuel (McDonald et al. 2016). La convergence post-appariement mise en évidence au laboratoire semble être l'explication la plus probable à la similarité comportementale entre partenaires observée *in natura*.

Ce mécanisme fait d'autant plus de sens que l'identification rapide du profil de personnalité de partenaires sexuels potentiels et l'évaluation relative de cette personnalité par rapport à sa propre personnalité sont des tâches complexes et coûteuses. Il est possible que les individus basent prioritairement leur choix de partenaire sur d'autres critères plus rapides et simples à évaluer telle que la taille et choisissent de s'ajuster après la mise en couple pour leurs comportements. Nos résultats nous conduisent donc à penser que la sélection sexuelle ne serait pas le mécanisme principal du maintien de la variabilité des profils de personnalité, au moins chez les cichlidés zébrés.

Nous sommes néanmoins en mesure d'avancer d'autres hypothèses pour expliquer le maintien au cours de l'évolution des différents types de personnalité. Tout d'abord, au sein des couples homogames, nous n'avons pas observé de différence dans le succès reproducteur entre les couples proactif/proactif et les couples réactif/réactif. Ce résultat pourrait surprendre : on s'attendrait à trouver que les couples homogames réactifs soient moins efficaces à défendre leur frai. Ce résultat est peut-être uniquement un artefact de notre protocole expérimental dans lequel la menace de prédation était mimée par un intrus enfermé dans un bocal, et qui n'avait donc pas accès directement aux œufs et aux alevins ce qui réduisait la pression de sélection sur les couples défendant leur territoire le moins vigoureusement. En milieu naturel, il est possible que les couples réactif/réactif aient été moins efficaces pour repousser un intrus à proximité de leur nid, ce qui pourrait se traduire par une plus forte prédation sur leurs œufs et donc un faible succès reproducteur. Il faut néanmoins se garder d'une interprétation trop rapide concernant le caractère adaptatif de tel ou tel trait de personnalité. Une idée trop répandue consiste à présenter les individus proactifs (plus agressifs, plus explorateurs, moins néophobes) comme plus performants que leurs compétiteurs réactifs (Kontianen et al. 2009; Ariyomo and Watt 2012). Mais cette vision est sans doute simpliste. Un comportement proactif est coûteux (risque de

prédation plus fort, comportements agressifs mal dirigés : vers le partenaire ou cannibalisme filial) et, de leur côté, les individus réactifs peuvent être avantageés (moins de risque de prédation ou de blessures dans des interactions agonistiques, plus de soins à leurs jeunes, Sih et al. 2003; Sih and Watters 2005; Duckworth 2006; Bergmüller and Taborsky 2010; Harris and Siefferman 2014; Vallon et al. 2016. Ainsi, nous avons observé une tendance à des soins parentaux plus importants chez les couples réactif/réactif (temps passé en soin aux œufs plus important pour les mâles et temps où le nid est laissé sans surveillance plus faible, données non publiées Fig. II.17). Budaev et al. (1999) avaient aussi observé que les mâles les moins agressifs étaient ceux qui prodiguaient le plus de soins à la ponte alors que les parents les plus agressifs passaient plus de temps à distance de la ponte. Ces résultats suggèrent que les profils de personnalité pourraient être liés à différents styles parentaux consécutifs d'un compromis entre les soins directs prodigués aux jeunes et la défense du nid (Lissåker and Kvarnemo 2006; Duckworth 2006; Réale et al. 2007; Hollander et al. 2008; Wischhoff et al. 2018). Alors que les couples proactif/proactif investiraient plus sur la défense du territoire, les couples réactif/réactif pourraient compenser leur faible défense en prodiguant plus de soins directs à leurs jeunes (ventilation des œufs, nourrissage, *etc.*).

Par ailleurs, nous avons aussi observé que ce sont les individus réactifs qui étaient les plus flexibles pour s'ajuster à leur partenaire. Contrairement à d'autres études (Itzkowitz et al. 2005; Schuett et al. 2010; van Breukelen and Itzkowitz 2011; Royle et al. 2014; Scherer et al. 2018), nous n'avons pas observé d'effet du sexe des individus sur cette flexibilité, mais seulement une influence de la personnalité. Ce résultat est néanmoins compatible avec l'hypothèse des styles cognitifs et d'une plus grande sensibilité sociale des individus réactifs (Benus et al. 1989; Magnhagen and Staffan 2005; Sih and Watters 2005; Kurvers et al. 2009; Sih and Del Giudice 2012; Betini and Norris 2012; Sih 2013). Dans notre cas, les individus réactifs ont une plus grande flexibilité dans le contexte sexuel et celle-ci est avantageuse pour leur succès reproducteur. De la même manière, Asher et al. (2016) ont observé que la personnalité des cochons *Sus scrofa domesticus* pouvait être liée à leur capacité d'ajustement émotionnel. Lorsqu'ils sont changés d'environnement (d'un milieu enrichi vers un milieu pauvre), l'état émotionnel des cochons réactifs change le plus, alors que celui des individus proactifs change peu. Si les émotions représentent des heuristiques décisionnelles, cette différence pourrait expliquer les différences de stratégies décisionnelles des individus en fonction de leur personnalité. Finalement, ces différentes informations confortent l'hypothèse

que les profils de personnalité seraient plus liés à des stratégies alternatives qu'à des stratégies gagnants-perdants. Ceci expliquerait leur maintien au cours de l'évolution.

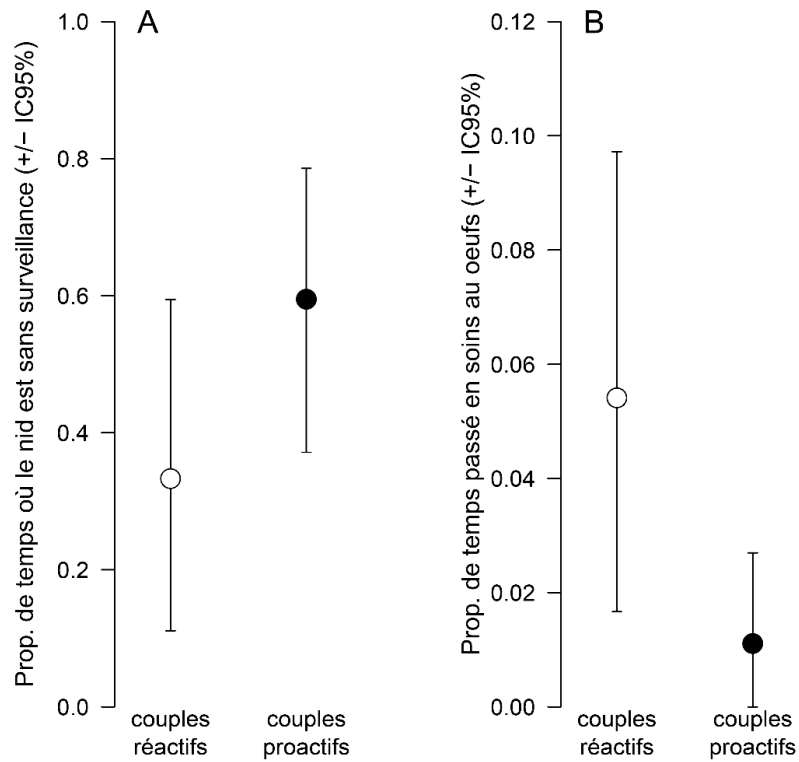


Figure II.17. Comparaison des styles parentaux en fonction de la nature des couples : réactif/réactif (ronds blancs) et proactif/proactif (ronds noirs). A) Proportion du temps où les deux parents ont été observés à une distance de plus d'une longueur de corps de leur nid (nid sans surveillance). B) Proportion de temps où le mâle était observé prodiguant des soins aux oeufs (mesure en absence d'intrus).

Partie III. ETATS ÉMOTIONNELS ET PARTENAIRE SEXUEL

“Le cœur a ses raisons que la raison ne connaît point ”

Blaise Pascal, Pensées, 1977

Chapitre III.1 Mesure des états émotionnels chez les poissons

Le premier défi de ce projet était d'élaborer une méthode de mesure des états émotionnels chez les cichlidés zébrés. Les études des émotions chez les poissons étaient jusqu'à aujourd'hui limitées à des mesures physiologiques, neuronales ou à des observations comportementales (Braithwaite et al. 2013; Kittilsen 2013; Millot et al. 2014; Cerqueira et al. 2017). Néanmoins ces mesures ne permettent pas d'évaluer précisément la valence (positive ou négative) des émotions (Désiré et al. 2002; Mendl et al. 2010; Imfeld-Mueller et al. 2011; Boissy and Erhard 2014; Bethell 2015). Une augmentation du rythme cardiaque, du niveau de cortisol ou de l'activité locomotrice peuvent être le signe d'un état anxieux ou celui d'une forte excitation. Ces mesures ont été principalement utilisées dans des travaux sur les émotions négatives. D'une part, ces émotions négatives sont plus faciles non seulement à déclencher chez l'animal, mais aussi à mesurer via des outils comportementaux ou physiologiques. D'autre part, elles ont un intérêt appliqué en recherche biomédicale dans des études cherchant notamment à diminuer les situations de mal-être chez les patients anxieux ou déprimés (Paul et al. 2005; Bethell 2015; de Vere and Kuczaj 2016). La majorité des travaux relatifs à l'étude des émotions chez les animaux porte d'ailleurs sur les émotions négatives (Paul et al. 2005). L'étude des émotions positives représente moins de 6% des études sur les émotions chez les animaux non-humains (Boissy et al. 2007; Mendl et al. 2010; de Vere and Kuczaj 2016). Cependant les travaux sur les émotions positives ont aussi un intérêt majeur. Les émotions positives diffèrent fondamentalement des émotions négatives en ce sens qu'elles sont indicatrices d'une situation positive, elles pousseraient donc l'individu à ne pas modifier son état ou sa situation alors que les émotions négatives favorisent les réponses entraînant un changement (Nettle 2005). Dans le contexte du choix de partenaire, il était donc crucial de pouvoir discriminer la valence des états émotionnels puisque nous nous attendions à observer des états émotionnels positifs induits par la présence du partenaire sexuel et des états émotionnels négatifs consécutifs à la séparation avec celui-ci.

Nous avons choisi d'utiliser une approche cognitive qui a le double avantage de ne pas être invasive (au contraire de mesures physiologiques ou hormonales) et de permettre d'évaluer la valence des émotions. Cet outil est aussi plus facilement généralisable et adaptable à une grande variété d'espèces permettant une approche comparative (Bethell 2015). La mesure cognitive permet aussi de mesurer des changements subtils dans les émotions qui ne seraient

pas forcément décelables via d'autres mesures (Bethell 2015). Pour ces raisons, l'approche cognitive est fréquemment utilisée pour évaluer le bien-être des animaux d'élevage (Boissy et al. 2007; Murphy et al. 2013; Boissy and Erhard 2014). Le test cognitif du biais de jugement, aussi appelé test d'ambiguïté, dérive de travaux en psychologie humaine ayant montré que les personnes dépressives ou anxieuses émettaient des jugements plus pessimistes face à des informations ambiguës par rapport à des personnes plus joyeuses (Constans et al. 1999; Davey et al. 2006). Ces recherches ont ainsi montré que ce biais cognitif représentait un indicateur fiable de l'état émotionnel dans lequel se trouve un individu (Paul et al. 2005; Mendl et al. 2009). La première transposition de ce test chez des animaux non-humains par Harding et al. (2004) a ouvert la voie aux études chez de nombreuses autres espèces allant des insectes aux mammifères (Bethell 2015; Roelofs et al. 2016; Takeshita and Sato 2016; Perry and Baciadonna 2017). Ce test est ainsi devenu la référence (« gold standard ») pour étudier les émotions chez les animaux non-humains (Anderson et al. 2012; Bateson and Nettle 2015; Roelofs et al. 2016).

Le test du biais de jugement consiste à évaluer la réponse des individus face à un signal ambigu. La réponse optimiste ou pessimiste de ce signal indique alors l'état émotionnel positif ou négatif de l'individu (*le verre est-il à moitié plein ou à moitié vide ?*). Chez les animaux non-humains, la première étape consiste typiquement en un apprentissage des signaux positifs et négatifs (Roelofs et al. 2016). L'animal apprend qu'un type de signal est positif (associé à une récompense) alors qu'un autre type de signal est négatif (non récompensé en dépit de l'effort investi par l'animal, ou associé à un évènement négatif). Rapidement, les animaux apprennent à répondre aux signaux positifs qui leur sont présentés et à ignorer les signaux négatifs (tâche Go/No-go). Les individus doivent ensuite répondre à un signal ambigu, intermédiaire entre les deux premiers. Une réponse rapide à ce signal indique que le signal ambigu est perçu comme proche du signal positif, cet optimisme est interprété comme un état émotionnel positif, tandis qu'une réponse lente est une marque de pessimisme et indique un état émotionnel négatif (Harding et al. 2004; Roelofs et al. 2016). Cette mesure du biais de jugement est par ailleurs corrélée à d'autres mesures comportementales ou physiologiques des états émotionnels (Roelofs et al. 2016; Clegg and Delfour 2017). Par exemple, les rats chatouillés émettant de petits cris caractéristiques des moments de jeu ou les agneaux traités avec des anxiolytiques, répondent de manière plus optimiste aux signaux ambigus (Rygula et al. 2012; Destrez et al. 2012).

La transposition du test du biais de jugement à une nouvelle espèce nécessite de tenir compte des capacités cognitives et de l'écologie de l'espèce étudiée (Anderson et al. 2012; Roelofs et al. 2016). Ainsi les tâches spatiales dans les labyrinthes sont particulièrement

adaptées aux rongeurs (Burman et al. 2008; Roelofs et al. 2016), les réponses aux signaux visuels aériens (forme de prédateur ou de congénère) sont plus adaptées aux oiseaux nidicoles (Salmeto et al. 2010; Bateson 2016) et les signaux olfactifs fonctionnent bien avec les insectes (Bateson et al. 2011; Perry et al. 2016; Perry and Baciadonna 2017). Par ailleurs, il est important que la complexité de la tâche d'apprentissage ne soit pas trop discriminante entre les individus, sinon on court le risque d'exclure de l'étude des animaux qui n'auraient pas appris assez rapidement et donc de biaiser l'échantillonnage en ne retenant que les individus aux meilleures capacités cognitives (Roelofs et al. 2016). La tâche doit néanmoins être assez coûteuse pour que les individus ne soient motivés à y répondre que lorsqu'ils la perçoivent comme un événement positif. Comme de nombreux poissons, les cichlidés zébrés utilisent leur bouche pour réaliser un grand nombre de tâches : fouiller le substrat pour s'alimenter, déblayer les cavités avant la ponte, nettoyer et déplacer les œufs ou ramener les alevins au nid (Zworykin 2001). Pour cette raison, nous avons choisi de développer un protocole dans lequel la tâche à réaliser mettait en œuvre une manipulation à la bouche, l'ouverture de boîtes déposées au fond de l'aquarium. Les poissons pouvaient pousser ou tirer le couvercle pour accéder à une récompense alimentaire que renfermait la boîte (une larve de chironomidae, Fig. III.1).

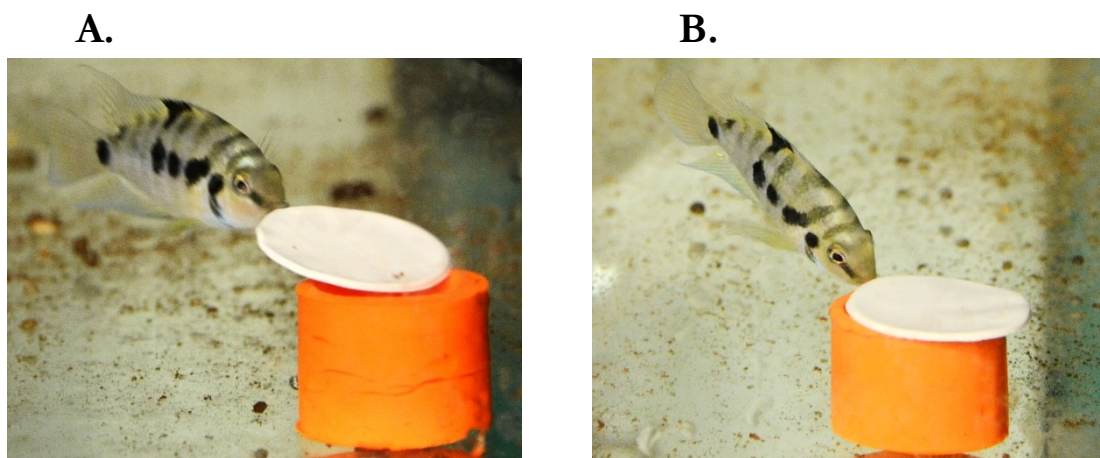


Figure III.1 : Les poissons apprennent à ouvrir des boîtes déposées au fond de leur aquarium. Ils peuvent tirer le couvercle (A) ou le pousser (B) pour accéder à la récompense.

Sur la base d'une combinaison d'un signal spatial et d'un signal de couleur, les poissons ont ensuite appris à discriminer une boîte récompensée (un signal positif) d'une boîte non récompensée (ne contenant pas de nourriture, associée à un signal négatif). Là encore, l'écologie des cichlidés zébrés a guidé notre choix. Notre mission sur le terrain nous a permis d'observer que pendant la journée, les individus s'éloignent régulièrement à plusieurs mètres

de leur nid pour s'alimenter et sont ensuite capables de le retrouver dans un environnement souvent très turbide, ce qui suggère de bonnes capacités d'orientation. Par ailleurs, les patrons de rayures du noir au blanc sur leur corps, ainsi que leur capacité à faire varier rapidement (à l'échelle de quelques secondes) l'intensité du noir mélanique sur leur épiderme servent fréquemment de signal de communication dans les interactions sociales, notamment dans les interactions agonistiques (Beeching et al. 1998; Schweitzer et al. 2015), ce qui laisse penser un potentiel intérêt envers les dégradés de gris. Basé sur ces constats, les cichlidés zébrés ont appris qu'une boîte placée d'un côté de l'aquarium (e.g. à gauche) et avec un couvercle d'une certaine couleur (e.g. noir) renfermait la récompense, alors qu'une boîte placée du côté opposé (e.g. à droite) avec un couvercle d'une autre couleur (e.g. blanc) ne contenait aucune récompense. Même si cela aurait pu accélérer la vitesse d'apprentissage, nous avons décidé que le signal négatif n'impliquerait pas de « punition » (contrairement à ce qui peut être fait chez le rat qui reçoit un petit choc électrique, Harding et al. 2004) car le coût à soulever le couvercle semblait suffisant et nous ne souhaitons pas stresser les poissons. Après une période d'apprentissage, les poissons ouvraient très rapidement les boîtes positives et délaissaient les boîtes négatives (Fig III.2), ce qui valide l'idée d'un coût en temps ou en énergie à ouvrir une boîte non récompensée. Le test du biais de jugement consistait à ajouter la présentation d'une boîte intermédiaire entre les deux signaux appris (le signal ambigu : une boîte placée en position centrale et avec un couvercle gris). Face à ce signal ambigu, les poissons avaient une latence plus ou moins longue avant l'ouverture du couvercle ce qui nous permettait d'évaluer leur état émotionnel.

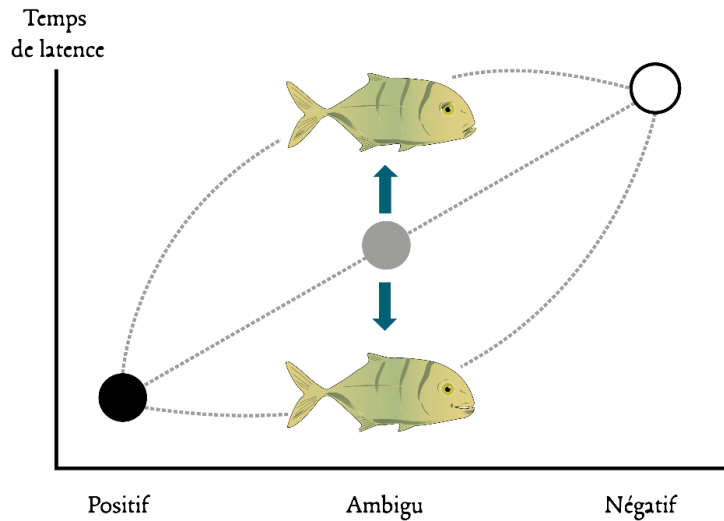


Figure III.2 : Paradigme du test du biais de jugement. La latence à répondre au signal ambigu (ici une boîte en position centrale avec un couvercle gris) est un indicateur de l'état émotionnel de l'individu (positif en cas de réponse optimiste ou négatif en cas de réponse pessimiste). Figure extraite de la revue ESpèces (voir en annexe Partie B).

Habituellement, le test du biais de jugement repose sur trois niveaux de signal ambigu (Mendl et al. 2009; Bateson 2016). Par exemple, si le signal ambigu classique (A) est un gris 50% intermédiaire entre un signal positif noir et un signal négatif blanc, on ajoute un signal ambigu-plus (A+) qui est un peu plus proche du signal positif (un gris 75%) et un signal ambigu-moins (A-), qui est plus proche du signal négatif (un gris 25%). L'utilisation de ce gradient de signal ambigu permettrait de vérifier que les individus perçoivent bien l'ambiguïté du signal et ne le perçoivent pas seulement comme un nouveau signal. On s'attendrait donc à ce que les individus répondent d'autant plus vite que le signal ambigu est proche du signal positif. Contrairement à d'autres transpositions du biais de jugement chez les animaux non-humains, nous avons choisi de travailler avec un seul signal ambigu au lieu de trois parce que nous souhaitons tester les individus à plusieurs reprises afin d'évaluer leur changement d'état émotionnel. Or, une des limitations du test du biais de jugement est liée au risque que le signal perde sa valeur ambiguë lorsque le test est répété un trop grand nombre de fois (Brilot et al. 2010; Doyle et al. 2010; Bethell 2015; Roelofs et al. 2016; Hintze et al. 2018). Dans la majorité des travaux, le signal ambigu est non récompensé et les individus peuvent rapidement s'en désintéresser, ce qui indiquerait non pas un changement de leur état émotionnel, mais un apprentissage de ce signal (Brilot et al. 2010; Doyle et al. 2010; Roelofs et al. 2016). Pour remédier à cette difficulté, Roelofs et al. (2016) propose de minimiser le nombre d'expositions au signal d'ambigu et de les interposer entre de nombreuses présentations des signaux appris.

Nous avons suivi ces recommandations afin de pouvoir tester trois fois les individus sur trois jours consécutifs. Pour vérifier la perception par les poissons de l'ambiguïté, nous avons tout de même procédé à des expériences préliminaires avec les trois types de signaux ambigus. Ces expériences préliminaires nous ont confirmé le caractère ambigu de notre signal (Fig.III.3).

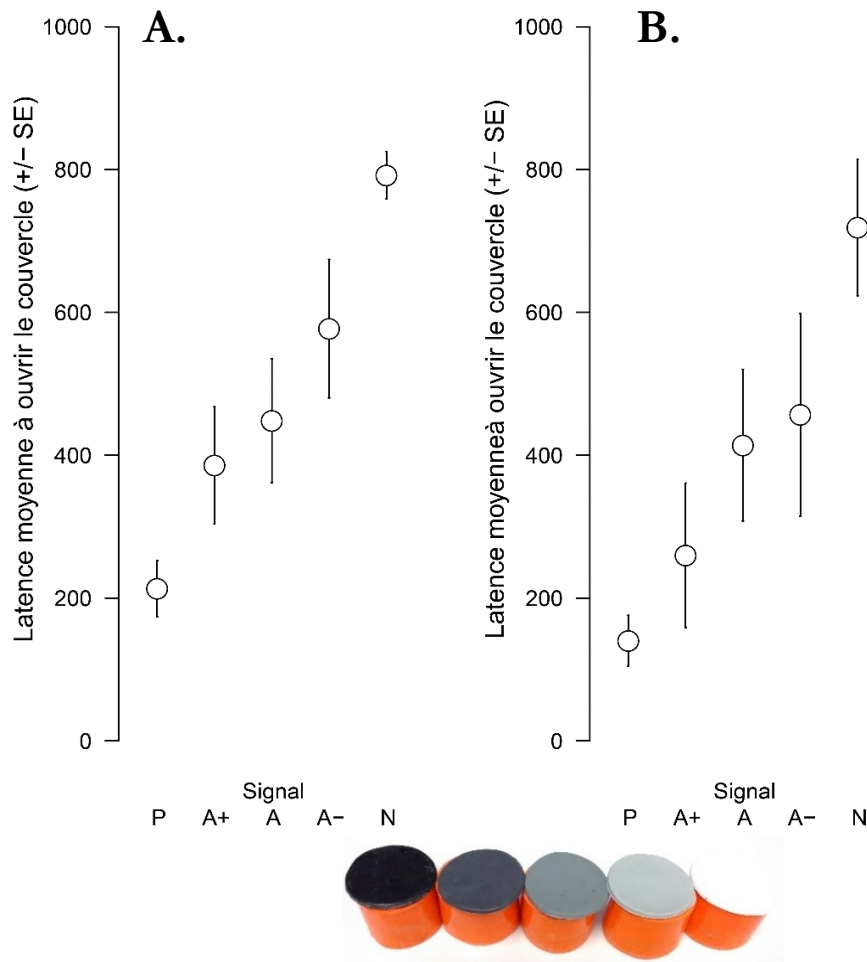


Figure III.3 : Expériences préliminaires servant à vérifier le caractère ambigu perçu par les poissons du signal utilisé dans le test du biais de jugement (signal A, placé au centre de l'aquarium avec un couvercle gris 50%) intermédiaire des signaux positifs et négatifs (noir ou blanc, placés à gauche ou à droite). Le signal A+ est un signal ambigu un peu plus proche d'un signal positif pour l'emplacement et la couleur tandis que le signal A- est un signal un peu plus proche du signal négatif. Ces expériences préliminaires montrent que les poissons testés (A. 18 femelles ; B. 9 mâles) ont eu tendance à répondre plus vite au signal A+ et plus lentement au signal A-, par rapport au signal ambigu. Ceci confirme que les poissons répondent à l'ambiguïté plus qu'à la nouveauté des signaux.

Chapitre III.2 Rôle du partenaire sur l'état émotionnel

De nombreux travaux en psychologie humaine font part de la relation étroite qui existe entre la mise en couple et l'état émotionnel (Hendrick and Hendrick 1988; Finkel and Eastwick 2015; Fletcher et al. 2015). En particulier, dans les premiers stades de la relation amoureuse, les partenaires sont décrits comme « voyant la vie en rose » (Hendrick and Hendrick 1988). Ce biais d'optimisme et plus généralement l'attachement émotionnel entre les partenaires (observé via un état émotionnel négatif consécutif à l'absence du partenaire et un état émotionnel positif en sa présence) favoriserait la stabilité des couples (Shaver and Hazan 1988; Swami and Furnham 2008). Chez l'être humain, les soins parentaux sont particulièrement coûteux en énergie et demandent un investissement de plusieurs années après la naissance. Ainsi ce lien entre émotions et appariement pourrait avoir évolué pour favoriser l'engagement des partenaires dans la relation, les soins biparentaux et finalement le succès reproducteur (Gonzaga et al. 2001; Fisher et al. 2006; Finkel and Eastwick 2015; Fletcher et al. 2015). Dans ce cas, nous avons émis l'hypothèse qu'il existe une relation similaire entre émotion et appariement chez les autres espèces animales chez lesquelles l'implication durable des deux parents est nécessaire pour élever les jeunes.

Plus généralement et en lien avec l'hypothèse de l'heuristique émotionnelle mentionnée dans la première partie de ce mémoire, notre hypothèse est que l'état émotionnel d'un individu est un indicateur (*proxy*) de la compatibilité avec son partenaire et de la qualité de la relation. De ce fait, il joue un rôle déterminant dans les décisions en contexte sexuel : quel partenaire choisir ? Quel effort investir dans l'événement de reproduction en cours ? L'individu doit-il changer ou rester avec le même partenaire ? Lors du choix de partenaire, les informations relatives à la qualité du partenaire et à sa possible compatibilité avec l'individu sont nombreuses, complexes, multidimensionnelles et souvent non-corrélées entre elles. Ainsi, les interactions entre un mâle et une femelle cichlidé zébré impliquent non seulement des parades synchronisées, mais aussi des comportements agressifs. L'état émotionnel pourrait refléter de manière plus synthétique, intégrative, et rapide à analyser ces informations sur la compatibilité comportementale avec le partenaire potentiel. D'une manière similaire, les états émotionnels induits par une bonne ou mauvaise coordination avec un partenaire pourraient servir d'information permettant d'ajuster l'investissement dans les soins parentaux. Un poisson apparié à un partenaire avec lequel il se coordonne très bien pour repousser les prédateurs

pourrait ainsi être dans un état émotionnel positif, et sur la base de cet indice global, décider d'investir beaucoup d'énergie dans la reproduction en cours et de rester avec ce partenaire pour un prochain épisode de reproduction.

A partir de ces hypothèses, plusieurs grands axes de travail se dessinaient. Nous aurions pu évaluer *(i)* l'influence du partenaire sur l'état émotionnel des individus, *(ii)* ainsi que réciproquement, l'influence de l'état émotionnel sur les décisions sexuelles, et enfin *(iii)* l'avantage en termes de succès reproducteur de l'influence des émotions sur les prises de décision en contexte sexuel, et ceci chez les deux sexes. Lors de cette thèse, je n'ai eu le temps d'aborder expérimentalement que le premier point, le rôle de l'appariement sur l'état émotionnel, mais je discuterai à la fin de cette partie des perspectives de recherche concernant les autres axes de recherche. Grâce au test du biais de jugement, nous avons pu évaluer l'influence du partenaire sexuel choisi sur l'état émotionnel des individus. La première expérience a été réalisée chez les femelles cichlidés zébrés (article 3) dont nous connaissions mieux les modalités de choix de partenaires (Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013). Après avoir mesuré une première fois l'état émotionnel des femelles (Fig. III.4), deux mâles contrastés pour leur taille (critère essentiel dans la sélection d'un partenaire, Noonan 1983; Budaev et al. 1999; Gagliardi-Seeley and Itzkowitz 2006; Gagliardi-Seeley et al. 2009; Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013; Bloch et al. 2016) ont été proposés à chaque femelle. Nous avons laissé les femelles choisir entre ces mâles pendant 24 heures et nous avons mesuré leur préférence. Pendant cette période de choix, nous avons évalué une seconde fois leur état émotionnel. Nous avons ensuite retiré un des deux mâles. Pour la moitié des femelles, nous avons retiré le mâle préféré alors que pour la seconde moitié des femelles nous avons retiré le mâle non préféré. La troisième mesure des états émotionnels avait lieu après la séparation. Nous avons alors observé que les femelles dont le mâle préféré a été retiré se sont montrées plus pessimistes que les femelles qui sont restées avec le partenaire qu'elles avaient choisi. La présence ou l'absence du partenaire sexuel choisi influence donc directement l'état émotionnel des femelles. Dans une expérience parallèle, nous avons observé que les femelles restées avec leur mâle préféré s'investissaient plus dans la reproduction, étaient impliquées dans moins de conflits intracouples et avaient finalement un meilleur succès de reproduction (latence à la ponte et nombre d'alevins à 3 semaines).

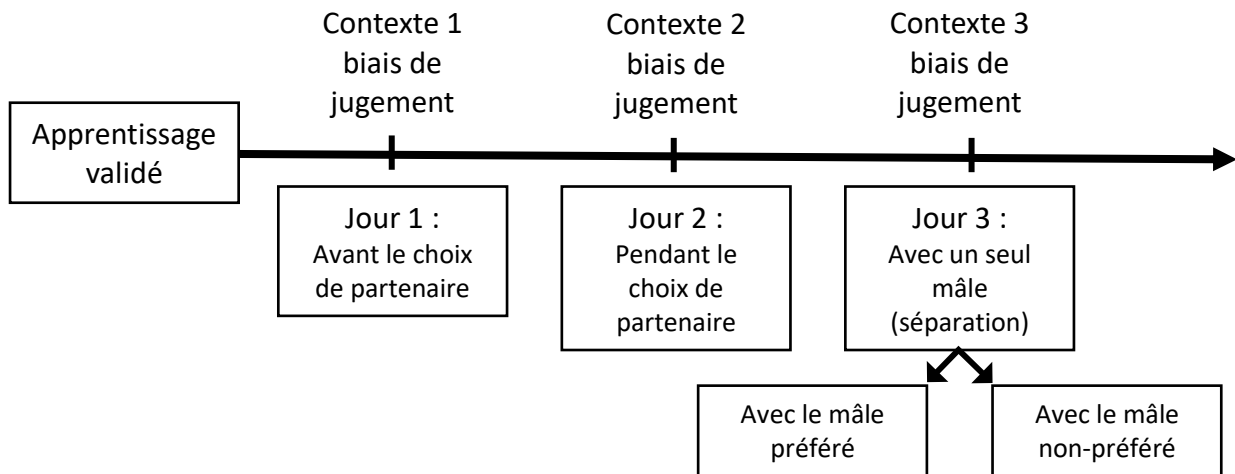


Figure III.4 : Déroulement de l'expérience sur l'influence de la séparation avec le partenaire sur l'état émotionnel des femelles. L'état émotionnel des femelles a été évalué trois fois sur trois jours consécutifs dans trois contextes différents. Les deux premiers tests servaient à mesurer l'état émotionnel initial des femelles et sa répétabilité

À la suite de ces résultats, deux expériences complémentaires nous paraissaient prioritaires pour évaluer l'influence de la mise en couple sur l'état émotionnel chez les cichlidés zébrés : la première concernait l'effet des « retrouvailles » avec le partenaire initialement retiré. Nous avons observé que la séparation induit un état émotionnel négatif, le retour du partenaire induit-il alors un état positif ? Ce résultat irait dans le sens d'un attachement émotionnel entre les partenaires. La seconde expérience concernait les mâles cichlidés zébrés. Il s'agit d'une espèce monogame à choix mutuel (Noonan 1983; Nuttall and Keenleyside 1993; Santangelo and Itzkowitz 2004), il nous semblait donc crucial de faire ces expériences chez les deux sexes. Pour utiliser au mieux le temps qui restait sur la fin de la thèse, nous avons fait le choix de combiner ces deux expériences. Nous avons évalué l'effet de la séparation avec leur femelle préférée chez les mâles (expérience symétrique de celle réalisée chez les femelles), mais nous avons ensuite poursuivi l'expérience en réintroduisant la femelle qui avait été préalablement retirée. Nous avons observé un effet de la séparation de manière similaire à ce que nous avons observé chez les femelles. Les mâles séparés de leur femelle préférée sont devenus pessimistes alors que l'état émotionnel des mâles restés avec leur femelle préférée n'a pas significativement changé. En revanche, les résultats de l'expérience retrouvailles n'ont pas permis de mettre en évidence un effet positif de la réintroduction de la partenaire préférée sur l'état émotionnel du mâle, comme nous le verrons dans le chapitre III.4.

Chapitre III.3 Emotions et partenaire chez les femelles (Article 3)

Pair-bonding induces an optimistic-pessimistic mood in a monogamous fish species

Chloé Laubu, Philippe Louâpre, François-Xavier Dechaume-Moncharmont,

Authors' affiliations: Biogéosciences UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté. 6 Bd. Gabriel, F-21000 Dijon, France

Article information: *In review in Proceedings of the Royal Society London B*

Abstract

A growing body of literature questions the adaptive value of mood as a mechanism allowing efficient decision-making. In humans, an optimistic mood due to the partner's presence in the early stages of a relationship is hypothesised to have evolved to stabilize the pair and enhance future reproductive success. We propose generalizing this hypothesis to encompass other monogamous species exhibiting biparental care; chiefly, where the reproductive success of the pair deeply depends on coordination between partners. We assessed the effect of sexual partner presence on the mood of the female convict cichlid *Amatitlania siquia*, a monogamous fish species that forms long-lasting pairs with strong cooperation between parents. We transposed the judgment bias paradigm, previously used for other animals, to objectively assess mood in a fish species. Separation from a preferred male influenced the mood of females, which became pessimistic, whereas females remaining with their partner did not experience a change in mood. Female preference was also directly linked to their investment in reproduction and parental care. Our results highlight, for the first time, the interplay between mood and pair-bonding in a nonhuman species, which supports the adaptive value of mood in a sexual context.

Keywords: emotional state, cognitive judgment bias test, mate choice, partner attachment, convict cichlid *Amatitlania siquia*

Introduction

Decision-making in both humans and non-human animals can be based on heuristics or rules of thumb which allow them to make quick and efficient choices, particularly in the absence of complete information (Hutchinson and Gigerenzer 2005; Fawcett et al. 2014). Mood, defined as a long-lasting emotional state induced by cumulative negative and positive experiences (Boissy et al. 2007; Mendl et al. 2010; Bateson 2016), may lead to such heuristics without exhaustive information (Damasio 1994; Trimmer et al. 2013). The influence of mood on decision-making has been reported not only in humans (Schwarz 2000; Clore and Huntsinger 2007), but also in other animal species including mammals (Harding et al. 2004; Doyle et al. 2010; Bateson and Nettle 2015; Asher et al. 2016; Clegg et al. 2017; Barnard et al. 2018), birds (Matheson et al. 2008; Salmeto et al. 2010; Lalot et al. 2016; Zidar et al. 2018), and invertebrates (Bateson et al. 2011; Perry et al. 2016; Takeshita and Sato 2016). Such phylogenetic ubiquity suggests that the role of mood did not randomly emerge in various taxa, which questions its adaptive value as an efficient heuristic strategy (Nettle and Bateson 2012; Fawcett et al. 2014). For instance, in dangerous environments mood may be an efficient way of summarizing recent experiences of fear to adjust risk-taking behaviour – particularly when choices need to be made in the absence of complete information (Trimmer et al. 2013). Instead of constantly monitoring its environment to detect predator cues, an animal makes quick and

efficient decisions based on its mood, which integrates multiple information into a single one-dimension internal predictor (Mendl et al. 2010; Trimmer et al. 2013). For a prey species, branch movements in a shrub can indicate neutral information such as an inoffensive breeze or, on the contrary, relevant information betraying an imminent attack by a predator. When repeatedly exposed to predation threats, the resulting negative mood leads an individual to interpret any uncertain information in a pessimistic way which ultimately increases its survival (Mendl et al. 2010; Trimmer et al. 2013).

To be adaptive and improve fitness, moods are expected to ease decision-making not only in terms of survival but also in reproductive situations (Mendl et al. 2009). More specifically, one of the most important decisions that an animal makes is choosing an appropriate mate in order to maximize its reproductive success. In humans, psychological studies report a complex interplay between mood and pair-bonding (Hendrick and Hendrick 1988; Finkel and Eastwick 2015; Fletcher et al. 2015). In the early stage of a satisfying relationship, partners are typically described as ‘viewing the world through rose-coloured glasses’ (Hendrick and Hendrick 1988; Fletcher et al. 2015). This optimistic bias leads to positive illusions about the partner's quality and to overestimate the potential success of the current relationship (Fletcher et al. 2015). More generally, the presence of the partner elicits a positive mood whereas their absence increases a negative mood (Shaver and Hazan 1988). Several authors have hypothesized that this link between mood and pair-bonding has evolved in humans, where the young critically depend on intense parental care long after birth, because it promotes Darwinian fitness (Buss 2006; Finkel and Eastwick 2015). It favours commitment into the relationship, biparental care and ultimately reproductive success (Finkel and Eastwick 2015; Fletcher et al. 2015).

If mood is effectively adaptive in a sexual context, the interplay between pair-bonding and mood should not be specific to humans, but should also have evolved in other species exhibiting long-lasting pair-bonds. For instance, in most birds and some fish species the successful rearing of the young is primarily determined by the commitment of both partners to nest defence and parental care (Fisher et al. 2006; Schuett et al. 2010; Ihle et al. 2015; Laubu et al. 2016). It is thus crucial to test if pair-bonding induces an optimistic-pessimistic mood in such candidate species, and if this is related to the reproductive success of the pair.

The convict cichlid *Amatitlania siquia* is a well-studied monogamous fish species in which the young are highly vulnerable to predation, meaning that a long-lasting investment of both parents in nest defence is essential for reproductive success (Laubu et al. 2016). Parents must coordinate their behaviours for several weeks, during which the young develop from eggs

to independent fry. The convict cichlid is therefore a suitable candidate model species to test the interplay between pair-bonding and mood. To do so, we develop, for the first time in a fish species, the cognitive judgement bias test to objectively measure the individuals' mood (Bethell 2015; Roelofs et al. 2016). We predicted that the presence of a preferred male cichlid induces an optimistic mood in the female cichlid, whereas being separated from the preferred male and remaining with a non-preferred male makes the female pessimistic. We also verified that females paired with their preferred male experienced higher reproductive success than females paired with their non-preferred male.

Materials and methods

A total of 68 females convict cichlids were used in this study (for more details about the animals and rearing conditions see electronic supplementary material, appendix S1). During all of the tests, each focal female was housed in the same central compartment of a 200 L tank separated in three identical dimension compartments by a plastic mesh partition (2×2 mm mesh squares) allowing visual, chemical and acoustical communication between the fish (Fig. III.5.a). In the front part of the focal compartment, a 12 cm wide opaque partition visually isolated the area from the adjacent compartments for the judgment bias test. The focal compartments were equipped with an artificial shelter (8 cm diameter PVC tube) and an artificial plant. The females remained in the same compartment for the complete duration of the experiments. All of the behavioural data were recorded in absence of experimenter using video cameras (Nikon D7000 and Sony HDR-PJ410).

These 68 females were randomly divided in two experimental groups: 35 females were used to measure the influence of the partner presence on the female's mood (Experiment 1), and 33 females were used to measure the influence of the partner on pair compatibility and reproductive success (Experiment 2). It was not possible to test the mood and the reproductive success on the same individual because the spawning and parental care behaviours would strongly interfere with the response to the judgment bias test. For these two groups, the female sexual preference was assessed using classical binary choice tests in which they chose between two males. For each female, we identified the preferred and the non-preferred males (for more details about this mate choice test, see electronic supplementary material, appendix S2).

(a) Experiment 1: influence of the male on the female mood (n = 35)

Our goal was to measure the change in the optimistic-pessimistic mood of a female in the presence or absence of her preferred male. We used the cognitive judgment bias paradigm to evaluate objectively this mental state (Mendl et al. 2009; Nettle and Bateson 2012; Bethell 2015). The rationale behind the judgment bias test is that the behavioural response to an ambiguous signal (intermediate between a positive signal and a negative signal) is a direct proxy of the optimism/pessimism mood of the individual (Harding et al. 2004; Bateson 2016; Perry et al. 2016; Roelofs et al. 2016). We transposed this test to fish by training the individuals to open boxes (Fig III.5.b-c) in order to collect a food reward (one chironomid larva). These boxes were made of rigid polymer clay (Fimo, Staedtler, Germany). The base of the box was a cylinder with an external diameter of 28 mm and an external height of 20 mm (Fimo 8020-42), and the interior cavity of the boxes was in the shape of a hemisphere (25 mm in diameter) to make it easy to pick up the food rewards. The lids were flat discs measuring 30 mm in diameter and 1 mm thick (Fimo 8020-0 pure white, Fimo 8020-9 pure black, or a grey mix of both colours).

Each focal female was first trained to discriminate between a positive (rewarded) box and a negative (unrewarded) box. These two boxes were presented sequentially and differed according to a random combination of spatial (box on the left or right side of the tank with a distance of 20 cm between these two positions, each at 2 cm from the glass, Fig. III.5.a) and visual (black or white lid) cues. For instance, for a given focal fish, a rewarded box was presented alone on the left side of the tank with a white lid (positive signal), and an unrewarded box was presented alone on the right side of the tank with a black lid (negative signal). For more details on the training protocol, see supplementary material S3 and Fig. III.7.

The judgment bias test consisted of evaluating females' latency to the opening of a box associated with an ambiguous signal (A) corresponding to an unrewarded box placed at equal distance (10 cm) between the positions of the positive (P) and negative (N) signals and covered by a grey lid with an intermediate brightness between the black and white lids used for the positive and negative signals (Fig. III.5.a, and supplementary material, movie III.1 and Fig. III.8 for details about grey scaling). The response latency to the ambiguous signal is a proxy of females' mood: individuals respond more rapidly when in optimistic state ("glass half full") than in pessimistic state ("glass half empty"). Each experimental session consisted of six trials in the following order: P, N, A, P, N, P. The judgment bias of the focal fish was estimated from the third, fourth and fifth trials (A, P, N). The first two trials (P, N) were reminder trials (Perry

et al. 2016) and the last one (P) was there to keep the fish motivated for the next session. As the judgment bias of each female was repeatedly assessed in three sessions, we only used one ambiguous signal in each session to prevent her from learning that the ambiguous signal was not rewarded (Doyle et al. 2010; Roelofs et al. 2016). For each trial, the observation lasted for 15 minutes during which we recorded the latency time to the opening of the box. The maximum latency time of 901 seconds was recorded if the fish did not open the box.

Three sessions took place on three consecutive days and corresponded to three different contexts. The first session was performed before the mate choice experiment, with one female in each adjacent compartment to avoid social isolation. The second session took place during the mate choice experiment, as the companion females were replaced by two males. These first two sessions were used as control tests to estimate the initial mood and its repeatability, which is rarely assessed in judgment bias studies (Bateson 2016). We verified the learned combination of spatial and colour signals did not affect the female response latencies (see supplementary material, Tab. III.1). In the third session, the 35 females were randomly divided in two assigned male treatments (based on their preference, electronic supplementary material, Appendix S2): 18 females were separated from their preferred male and were assigned their non-preferred male (non-preferred male treatment), and 17 females remained with their preferred male and the non-preferred male was removed (preferred male treatment). The females from these two treatment groups did not differ in their initial response latencies in the two controls sessions (see supplementary material, Tab. III.2-4). We assessed the influence to the partner on the female mood by comparing the female's response in the three sessions.

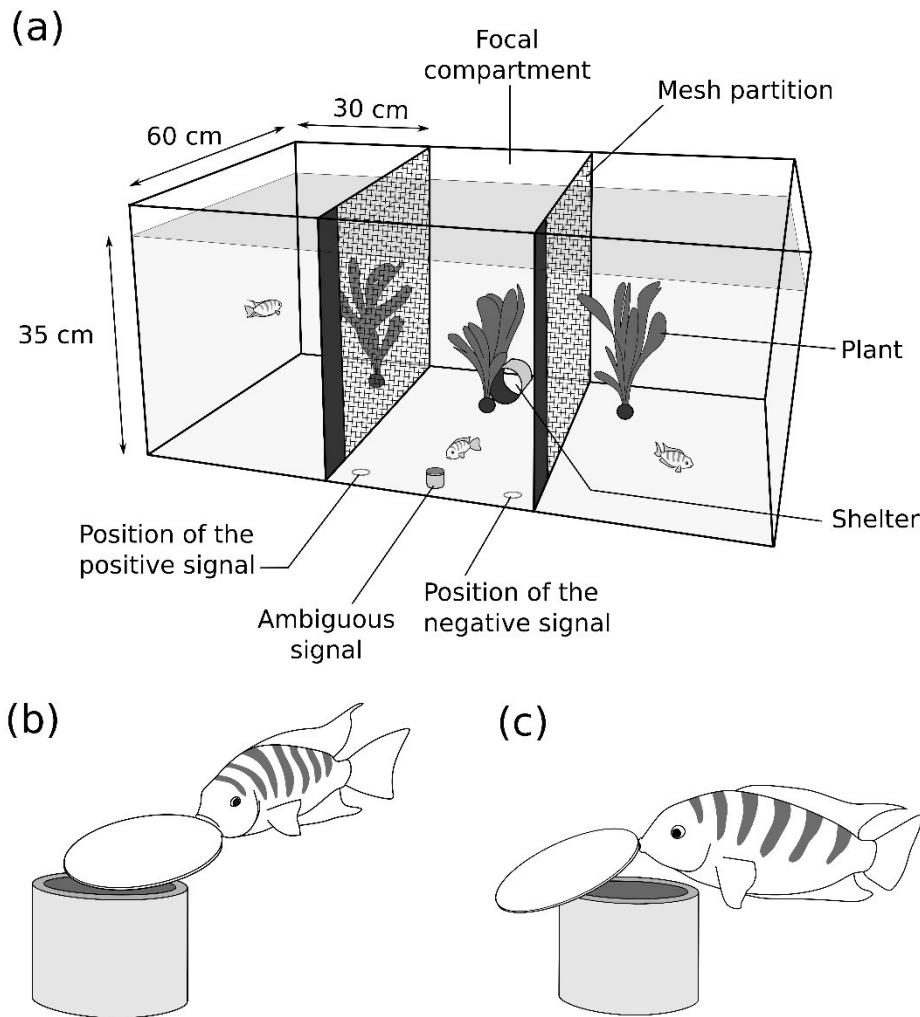


Figure III.5: Experimental setup for assessing judgment bias (Experiment 1). (a) The focal female, in the central compartment, was trained to remove the lid of a cylindrical box located in the front of her compartment. Each fish succeeded to perform this task either by pulling (b) or pushing (c) the lid. The female was first trained to discriminate between sequentially presented positive (rewarded) and negative (unrewarded) signals based on a combination of randomly allocated spatial (left or right side of the compartment) and visual (black or white lid) cues. The judgment bias test evaluated her response to an ambiguous signal (intermediate position and colour).

(b) Experiment 2: pair compatibility and reproductive success (n = 33)

Immediately after the third observation period of mate choice, one of the two males was removed and the other was introduced into the female's compartment by gently and temporarily removing the partition. The female was randomly assigned either her preferred partner (n = 16) or her non-preferred one (n = 17) as identified in mate choice test (electronic supplementary material, Appendix S2). We estimated females' investment, pair compatibility and reproductive success using four parameters. *i*) Spawning latency was measured by visually inspecting the tanks twice a day. *ii*) Investment of the female in the spawn was assessed based on the time spent attending the eggs (ventilation and mouth brooding care) during 10-minute observation

periods. *iii*) Intra-pair conflicts were assessed by counting the agonistic behaviours (lateral and frontal displays and biting attempts) between the partners during 10-minute observations. These measures were carried out twice: 24 hours after pairing (before spawning) and 24 hours after spawning. *iv*) Reproductive success was assessed from the number of live fry three weeks after spawning as a consequence of the partners' coordination in parental care (Laubu et al. 2016).

(c) Statistical analysis

The repeatability (intraclass correlation coefficient) of the individual preference score and response to the ambiguous signal (Experiment 1) was calculated using R package “rptR”, with female identity as a random factor (Stoffel et al. 2017). The proportion of time spent attending the eggs (Experiment 2) was analysed using the Student's t-test after arcsine square root transformation. The number of intra-pair conflicts (Experiment 2) was analysed using mixed effects linear models with female identity as a random variable. The number of fry (Experiment 2) was analysed using the Wilcoxon signed-rank test as the conditions for parametric tests were not met. Latencies (Experiments 1 and 2) were analysed using Cox regression models (R package “survival” (Therneau and Grambsch 2000)). When the measure of latency was repeated on the same individual (as in Experiment 1 for the latency to the opening of the box), we used mixed effect models with female identity as a random variable (Gygax 2014) using the R package ‘coxme’, (Therneau 2018)). When several explanatory variables and their interactions were taken into account in the full model, we followed a stepwise model selection procedure to identify the best model. When the interaction term was non-significant, the effect of each variable was then assessed separately. The measure of effect size for the latencies was the hazard ratio (HR), estimated as the exponent of the regression coefficient of the Cox model. All of the statistical analyses were performed using the R 3.5.0 software.

Results

(a) Experiment 1: influence of the male on the female mood

The mood of the females was measured in three contexts: before mate choice, during mate choice and with one assigned male. The response latency to the ambiguous signal between the first two contexts (control sessions) was highly consistent within females (Repeatability: $R = 0.59$, $95\%CI = [0.32; 0.78]$). There was a significant interaction between contexts and assigned male treatment (either preferred or non-preferred male, $p = 0.0096$, see supplementary material, Tab. III.2) on the response latency to the ambiguous signal. Compared with their response before mate-choice, the females significantly increased their latency to the ambiguous signal

when they were assigned their non-preferred male (HR = 3.74, 95%CI = [1.37; 10.24]; $p = 0.0080$, see supplementary material, Tab. III.4). The females with their preferred male did not significantly change their latency (HR = 0.76, 95%CI = [0.33; 1.74]; $p = 0.45$, Fig. III.6 and electronic supplementary material, Tab. III.2-4). As predicted, the two groups did not differ in their response to the trained (and unambiguous) positive and negative signals (Fig. III.6 and see supplementary material, Tab. III.2). Hence, being separated from their preferred male negatively affected the mood of the females who became more pessimistic. In addition, this change in mood was significantly affected by the strength of the females' preference: the more they preferred a male, the more pessimistic they became after his removal ($\chi^2_1 = 4.33$, $p = 0.037$, see supplementary material, Tab. III.5-6).

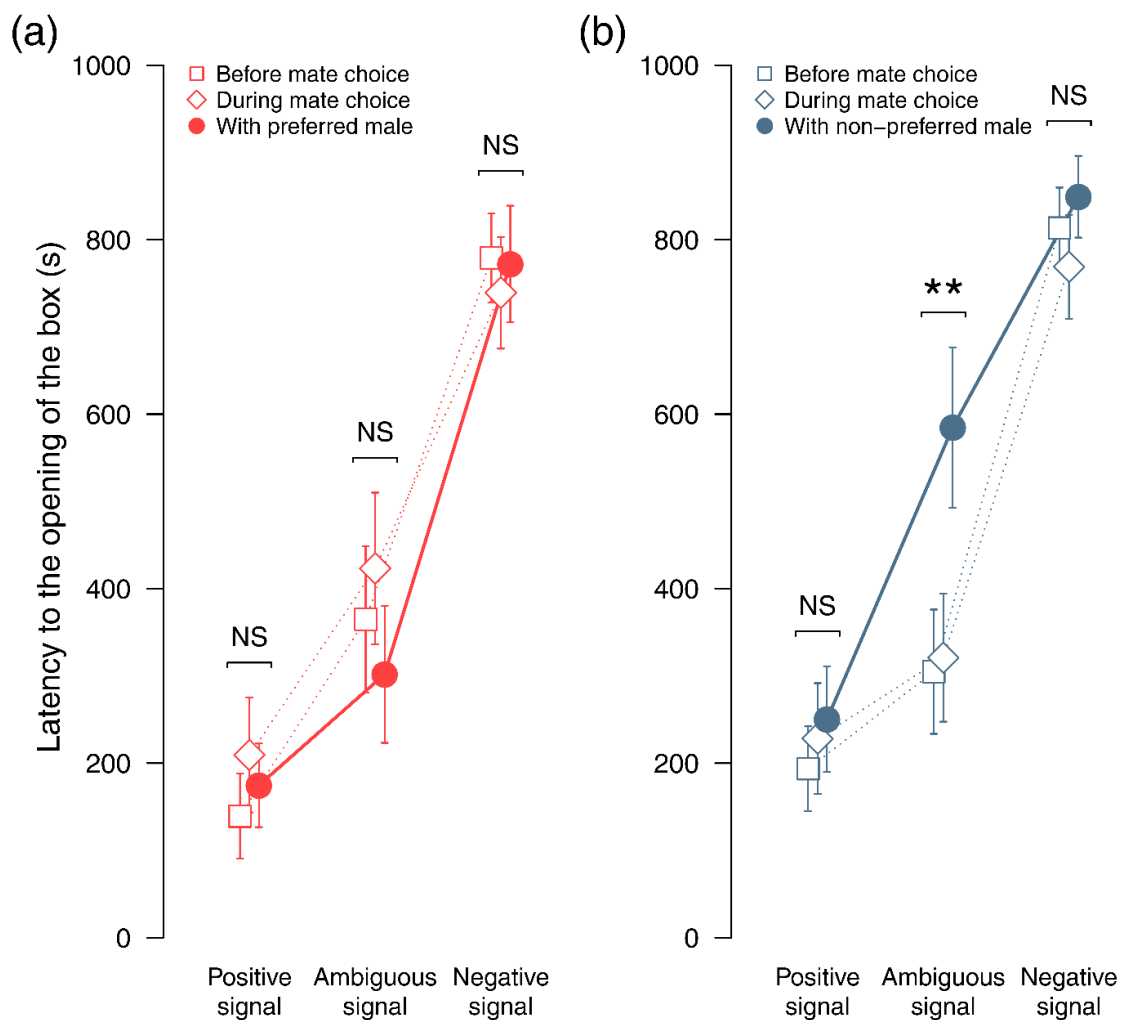


Figure III.6: Evaluation of females' mood based on the judgment bias paradigm (Experiment 1). The mood of the females was repeatedly assessed by their response latencies to the ambiguous signal in three contexts: (1) before mate choice, (2) during mate choice and (3) with one assigned male. Females were randomly divided in two treatment groups: they were assigned their preferred (a) or non-preferred (b) male. Here and elsewhere, the error bars denote the standard error.

(b) Experiment 2: pair compatibility and reproductive success

When paired with their preferred male, the females invested more in the reproduction: they spawned earlier (Cox regression, $\chi^2_1 = 5.28$, $p = 0.022$, hazard ratio HR = 2.42, 95%CI = [1.14; 5.15], see supplementary material, Fig. III.9.a), and they spent more time attending their eggs (Student's t-test: $t_{22} = 2.65$, $p = 0.015$, Cohen's $d = 1.03$, 95%CI = [0.33; 1.98], see supplementary materials Fig. III.9.b) than females paired with their non-preferred male. Pair compatibility was also better for females paired with their preferred male as we observed fewer conflicts between partners both before and after spawning ($p = 0.0054$, see supplementary material, Tab. III.7, Fig. III.9.c). Finally, reproductive success was higher for females paired with their preferred male, as they had more fry three weeks after spawning than the females paired with their non-preferred male (Wilcoxon test: $W = 209$, $p = 0.0088$, Cohen's $d = 1.00$, 95%CI = [0.28; 2.10], see supplementary materials Fig. III.9.d).

Discussion

Our study is the first to provide evidence that separation from a sexual partner induces a pessimistic mood in non-human species. The first step of this study was to develop an objective measure of the mood in a fish species. Since homologous limbic and dopaminergic structures involved in emotional processes have been reported in fish (Kittilsen 2013), the question of the existence of an emotional response in fish has been previously addressed using physiological and neuromolecular indicators (Cerqueira et al. 2017). However, such measures have some limitations: even if they reflect the intensity (low/high) of the emotional response, they generally provide poor information about its valence (positive/negative) (Mendl et al. 2009; Boissy and Erhard 2014). For instance, an increase in heart rate can be the result from positive valence (arousal due to the presence of a sexual partner), negative valence (fear due to a threat) or even neutral valence (increased locomotor activity). On the contrary, our use of a judgement bias test enabled the objective evaluation of the valence of cichlids' mood states (Harding et al. 2004; Mendl et al. 2009; Nettle and Bateson 2012; Bateson 2016). In contrast with most neurophysiological measures, it has also the advantage of being non-invasive. This cognitive test is established as the 'gold standard' (Bateson and Nettle 2015) for measuring the mental states of a range of non-human species (Bethell 2015; Perry et al. 2016; Roelofs et al. 2016) but it had not been developed in fish until now.

In humans, the influence of a partner on mood state is well-established (Hendrick and Hendrick 1988; Fletcher et al. 2015), but there is no evidence of such a relationship in non-human species. In our study, we observed that the separation from a preferred partner induced

a pessimistic mood in female convict cichlids. Their latency in response to the opening of an ambiguous box increased in the absence of their preferred male cichlid. One could object that such a response does not correspond to a change in mood, but to the female's lower motivation to approach the boxes due to decreased locomotor activity or increased social stress caused by the non-preferred male. This is unlikely because females did not increase their response latency to positive and negative boxes. Indeed, a critical prerequisite to interpret cichlid responses to the judgement bias test, as a proxy of the mood state, was that their response to unambiguous signals remains unaffected, as reported herein (Mendl et al. 2009).

In addition, the majority of studies using judgment bias tests compared the responses of individuals from different treatment groups, but few studies have directly compared changes of mood within the same individuals (Bateson 2016; Roelofs et al. 2016). In this study, we began by assessing the initial mood of female cichlids and verified the repeatability of this measure during two control sessions. We then measured female mood as a function of the assigned male treatment. The females' mood was described as pessimistic when their response latency to the ambiguous signal increased compared to their initial response – the females being their own controls as established by the control sessions mentioned above. This result raises a number of questions about the dynamics of mood change. To be an efficient heuristic strategy, mood should indeed be highly volatile and context dependent. If a partner leaves a female for a long time this is crucial information that the female should incorporate to adjust her reproductive behaviour. In this circumstance, does the effect on mood caused by separation with the preferred male fade? How long does it take to return to the initial mood state? Is the initial mood state restored by the return of the preferred male? These questions are particularly challenging to assess because a large number of presentation of the ambiguous signal would be needed to test them, which would, therefore, be not more ambiguous after several repetitions (Doyle et al. 2010; Roelofs et al. 2016).

In monogamous species, particularly those exhibiting biparental care, strong pair-bonding is a crucial component of reproductive success. However, the strength of the bond is difficult to quantify (de Waal 2011). This is why most studies rely on indirect proxies such as time spent together, but such metrics neglect the emotional component of this bond (de Waal 2011). Yet, it is possible to assess emotional attachment to the partner through a change in mood after pair separation. We expected that, symmetrically, the presence of the preferred partner would induce an optimistic mood (the 'rose-coloured glasses' effect) (Hendrick and Hendrick 1988; Fletcher et al. 2015). Our results showed that females that were assigned their preferred male tended to respond quicker to the ambiguous signal. The non-significance of this trend

could be due to a ceiling effect as the females could hardly increase their response speed indefinitely to the ambiguous signal (Mendl et al. 2009).

Along with the relationship between the female's partner and her mood, we also observed that being paired with a preferred partner increases compatibility between partners, female's investment in reproduction and the reproductive success of the pair. These results question the influence of mood on the resulting fitness of the female and, more generally, the adaptive value of optimistic-pessimistic mood. Similar to its adaptive function in risky situations (Mendl et al. 2010), mood may summarize multi-dimensional and uncertain information about the future outcomes of pairing with a given male. Negative mood informs individuals about unfavourable situations and encourages them to adjust their condition, while positive mood is a sign that the situation is favourable and to avoid any immediate changes (Nettle 2005). When partners are well-co-ordinated in their sexual displays or parental care behaviours, the resulting positive mood may stabilize the pair and promote higher commitment toward reproduction. The adaptive role of mood in a sexual context has been neglected, so far, and requires additional studies. This raises a questions about the causal relationship between mood and reproductive success that can be addressed by evaluating the effect of the experimental manipulation of mood on the resulting commitment in the relationship (for instance, by neuropharmacological activation of serotonergic and dopaminergic systems (Kittilsen 2013)).

Conclusion

Altogether, our results suggest that the relationship between mood and pair-bonding has evolved not only in humans but also in at least one other monogamous species, the convict cichlid. There is increasing evidence that non-human animals experience similar emotions to humans (de Waal 1999, 2011; Bekoff 2000; Anderson and Adolphs 2014; Arbilly and Lotem 2017). Even if human relationships are particularly complex and refined, there is no reason to deny *a priori* the existence of emotional attachment for the partner in non-human species. The ecological pressures experienced by monogamous species may have shaped mood responses to pair-bonding in order to stabilize reproductive pair. If confirmed in phylogenetically distant species this mood response would indicate evolutionary convergence, thus we recommend that mood response to pair-bonding is experimentally assessed in a wide variety of species, particularly those requiring long-lasting biparental care. We predict that these studies would discover that mood change duration correlates with parental care duration until the independence of the young.

Ethics. Animal care and all of the experimental procedures described were approved by Ethics Committee of the universit  de Bourgogne. **Data accessibility.** As suggested on the Royal Society webpage, the datasets are submitted as supplementary files for the review stage. They will be deposited on Dryad provided acceptance of the manuscript. **Authors' contributions.** CL carried out the experiments and collected the data. CL and FXDM carried out the statistical analyses. All the authors conceived the study and contributed to the writing of the manuscript and gave the final approval for publication. **Competing interests.** We declare we have no competing interests. **Funding.** This study was supported by the CNRS-INEE. CL was supported by the Minist re de l' ducation nationale et de la recherche, France. **Acknowledgements.** We are grateful to C. Schweitzer, S. Motreuil, A. Balourdet, K. Pecharov, D. Fr d ric O. Laloggia, C. Mani re, C. Cordier, and G. Poinson for technical assistance with the behavioural procedures and animal facilities. We also thank A. Higginson, L. Dickel, A. Boissy, M. Galipaud, and J. Moreau for valuable comments on this study and C. Biard for assistance with regard to spectrometry measurements.

Supplementary material

Appendix S1. Details on study animals and housing conditions.

Individuals came from the laboratory breeding stock which originally came from local commercial distributors. At the beginning of the experiments, all of the fish were about one year old and were sexually mature. Until the beginning of the training, they were housed in same sex tanks equipped with artificial plants, artificial shelter, rocks and gravel (450 L, 150×50×60 cm, 40-50 fish per tank) at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, under a 12:12 light:dark cycle. The sexes were kept separate once sexually mature in order to ensure sexual receptivity and to avoid reproduction before the experiments. The fish were fed daily with Cichlid XL flakes (Tetra®, Germany). All of the experiments were performed between March and November 2017.

The experiment were carried out in the females because the cues used by the females to choose a partner and relevant metrics for their sexual preference (time spent in front of the preferred male) and their investment in reproduction (spawning latency, time spent attending the eggs) have been described in previous studies (Dechaume-Moncharmont et al. 2011, 2013; Laubu et al. 2016). In addition, our experiments compared the behaviours of individuals paired with either preferred or non-preferred partner. Similar protocol would have raised ethical issues in males because they frequently injure or kill their non-preferred partner.

Appendix S2. Details on the mate choice test.

Sexual preference was assessed using binary choice tests. The females were allowed to choose between two male stimuli located in adjacent compartments of the experimental setup (Fig. III.5.a). The two males from a dyad were chosen to differ in terms of body length (mean length difference = 1.40 cm, 95%CI = [1.31, 1.50], Cohen's $d = 2.40$, 95%CI = [2.07; 2.84]) to allow the females to express their preference because body length is a major mate choice criterion used by females in this species (Dechaume-Moncharmont et al. 2013). The experiment began

after 30 minutes of acclimatization for the males. During three observation periods of 20 minutes (day 1: between 9:00 and 10:00 a.m., and between 4:00 and 5:00 p.m.; day 2: between 9:00 and 10:00 a.m.), we recorded the total time spent by the focal female in front of each male, at a distance of less than one body length from the partition. The preference score was estimated from the relative time spent close to each male (the total time spent on his side divided by the total time spent in front of both males). Their preference scores were consistent across the sessions (Repeatability: $R = 0.33$, 95%CI [0.18; 0.48], $p < 10^{-5}$). The female was assumed to prefer a male when her preference score for this male was above 50%, which has been shown to be a reliable predictor of the reproductive outcome in this species (Dechaume-Moncharmont et al. 2011). The strength of the preference was defined as the preference score for the preferred male. On average, the females spent 68% (95%CI [66%; 71%]) of their time in front of the preferred male.

Appendix S3. Details on the training protocol for the judgment bias test (Experiment 1).

Before the experiments, all of the females were trained to find a reward in a box (first in a box without a lid, then with a half open lid and finally with the lid completely covering the box). During the training, this box was always located in the same place (either on the left or right side of the compartment) and was covered with the same colour lid (either black or white) which both characterized the positive signal in the rest of the experiment. Once the female had learned to open the box (Fig. III.5.b-c), she was trained to discriminate between this rewarded box (positive signal) and an unrewarded box (negative signal), presented sequentially and differing according to a random combination of spatial (left and right side) and visual (black or white lid) cues. In preliminary tests, we verified that the fish did not respond to potential chemical cues from the chironomid larva. The larva did not attract a naive fish (which had not learned to associate the signal with the reward). Similarly, an experienced female was not attracted when a larva was introduced in a box associated with her negative signal. In addition, we verified the absence of an innate bias for one side or one colour in the training sessions: the latency was not affected by either the spatial position (positive signal: $\chi^2_{21} = 0.289$, $p = 0.591$; negative signal: $\chi^2_{21} = 0.381$, $p = 0.537$) or the colour (positive signal: $\chi^2_{21} = 0.871$, $p = 0.351$; negative signal: $\chi^2_{21} = 0.630$, $p = 0.427$) of the signal.

Each focal female was trained to learn the positive and negative signals during the training sessions, with only one session per day (between 2:00 and 4:00 p.m.) to maintain

motivation for the test by not overfeeding. Each daily session involved six trials (with 5-minute inter-trials) with one box displayed per trial (three trials involving boxes associated with the negative signal and three involving the positive signal in a random order). After training, the females promptly opened the box associated with a positive signal and refrained from opening the box with a negative signal (see supplementary material, Fig. III.7). A female was considered to have successfully learned the signals when (i) her average latency to the opening the box was shorter for the positive signal than the negative one, and (ii) the latencies to the opening of the three boxes associated with the positive signals were all shorter than the latencies for the three negative signals the day before the first judgment bias test. A total of 35 females was used in the training phase and all of them fulfilled the learning criterion within 12 sessions.

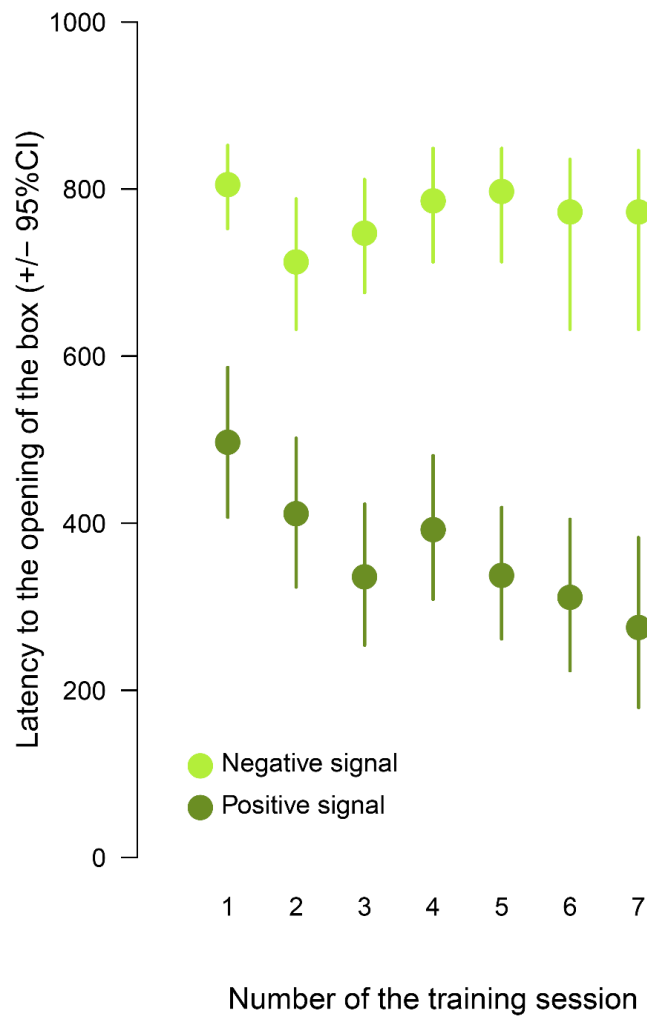


Figure III.7: Learning curves for the positive and negative signals used in the judgment bias test. Prior to being tested in the judgment bias experiment, the fish were individually trained to discriminate between the positive and negative signals that were randomly associated with a box at a given spatial position (right or left) and covered by a given lid colour (black or white), and which were presented sequentially. The latency (in seconds) to the opening of the box was significantly affected by the interaction between the signal (positive or negative) and the number of sessions (mixed-effects Cox model for repeated measures with the individual as a random factor: $\chi^2_1 = 10.026$, $p = 0.00154$). The latency significantly decreased over time for the positive signal ($\chi^2_1 = 20.00$, $p < 10^{-5}$) and remained constant for the negative signal ($\chi^2_1 = 0.223$, $p = 0.637$). The response already differed in the first training session because the females were first accustomed to open a box associated with a positive signal.

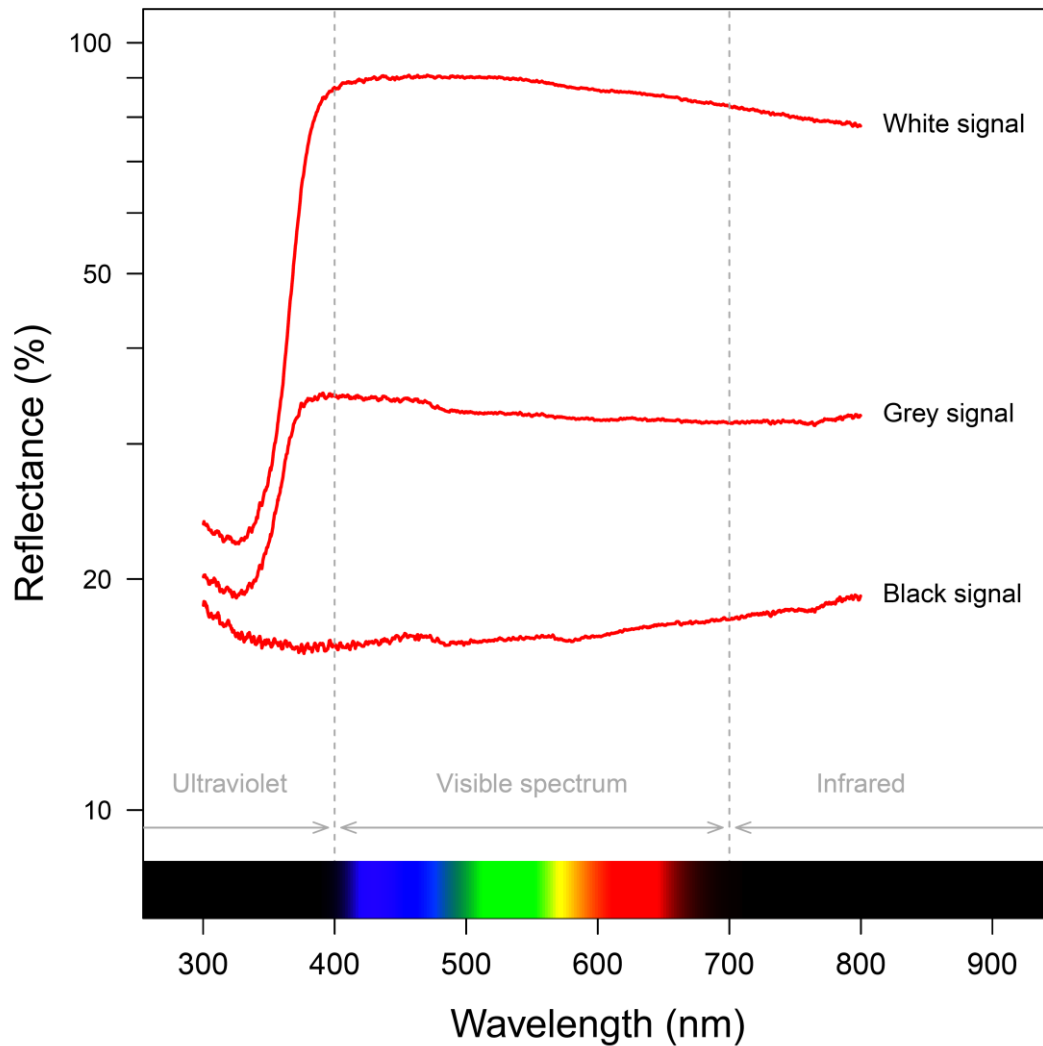


Figure III.8 Spectral reflectance curves of each of the three types of lid used in the judgment bias tests. The ambiguous signal was positioned halfway between the learned positions of the positive and negative signals. As cichlid fish have the rhodopsine Rh1 gene expressing rod photoreceptor cells allowing them to see shades of grey (Trezise and Collin 2005), the ambiguous signal was also characterized by a grey value between the black and white colours used for the positive and negative signals. The Weber-Fechner law (Nieder and Miller 2003) states that the perceived brightness P is proportional to the logarithm of the measured intensity I for the stimulus: $P = k \times \ln(I)$. The regular brightness gradation (black, grey, white) was thus calibrated along a logarithmic scaling resulting in visually equidistant steps ($P_{\text{grey}} / P_{\text{white}} = P_{\text{black}} / P_{\text{grey}} = 0.8$). Brightness was measured using a spectrophotometer (USB2000+, Ocean Optics, IDIL Fibres Optiques, Lannion, France). Following the methods by Biard et al. (Biard et al. 2017), lid samples were illuminated at an angle of 90° with a deuterium-tungsten lamp (DH2000), and the reflected light was measured at the same angle, with a $200 \mu\text{m}$ fiber-optic reflection probe (QR200-7-SR-BX). An opaque black tube was fitted at the end of the measuring probe to exclude ambient light and standardize the measuring distance (3 mm). The percentage of reflectance was measured every 0.333 nm in the 300-800 nm spectral range. For each value of wavelength λ , reflectance $R(\lambda)$ was calculated relative to pure white (Spectralon Diffuse Reflectance Standard, WS-1-SL) and pure dark (generated by closing the shutter of the spectrometer) references, as $R(\lambda) = 100 \times [(\text{sample-white}) / (\text{white-dark})]$. Two randomly chosen lids were analyzed for each colour with three independent measures per lid (the probe was lifted up and then placed back on the sample again). As these values for the reflectance across the spectrum range were consistent over the repeated measures (repeatability $R = 0.98$, $95\% \text{CI} = [0.94; 1]$, $p < 10^{-5}$), the reflectance curves were averaged for each colour and plotted on a logarithmic scale according to the Weber-Fechner law. The brightness was calculated as the average reflectance over the spectral range.

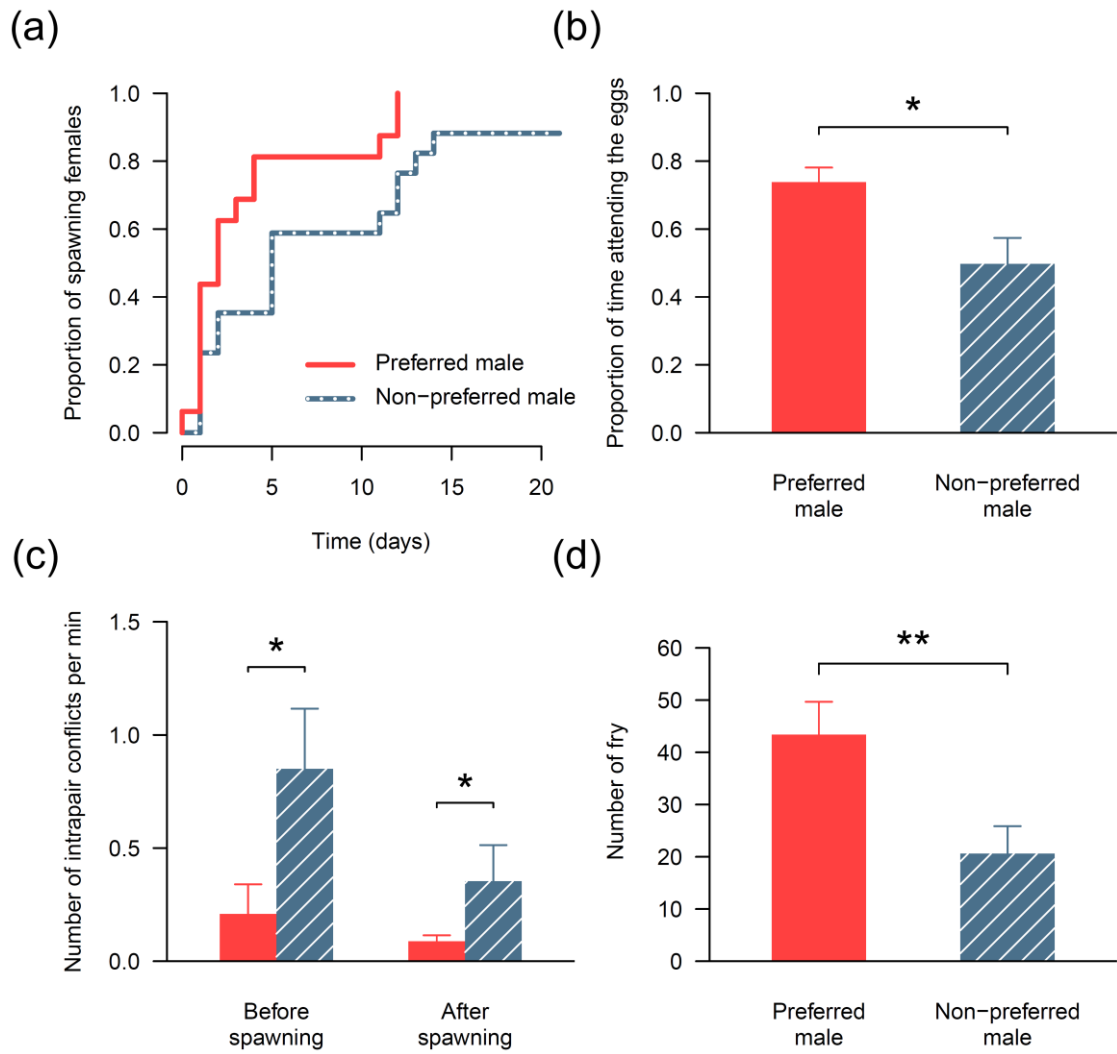


Figure III.9: Pair compatibility and reproductive success (Experiment 2) as a function of the male treatments (preferred male in red, non-preferred male in striped blue): (a) spawning latency, (b) proportion of time spent attending the eggs by the female, (c) frequency of aggressive behaviours between partners before and after spawning, (d) number of fry three weeks after spawning.

Table III.1. Absence of a confounding effect of the learned signal combination (box position and lid colour) on the latency to the opening of the box in Experiment 1.

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Colour × Position	0.82	1	0.37
	Position	1.04	1	0.31
	Colour	0.38	1	0.54
Ambiguous signal:				
Latency	Colour × Position	1.20	1	0.27
	Position	0.17	1	0.68
	Colour	2.19	1	0.14
Negative signal:				
Latency	Colour × Position	0.18	1	0.67
	Position	1.05	1	0.30
	Colour	0.58	1	0.44

Each female was trained to discriminate between a positive and negative signal characterized by a randomly attributed combination of position (on the left or right side of the tank) and colour (white or black lid). The effect of the learned signals on the latency to the opening of the box was assessed in two control contexts: before mate choice and during mate choice, using a mixed effects Cox regression model with female identity as a random variable. We followed a stepwise selection model procedure to identify the best model. As every interaction (Colour × Position) was non-significant, we then assessed the effect of each variable separately. Here and elsewhere, the significant terms are highlighted in bold.

Table III.2. Judgement bias test (Experiment 1, Fig. III.6): latency to the opening of the box as a function of the context (before mate choice, during mate choice, and with one assigned male) and the assigned male treatment (preferred vs. non-preferred male).

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Context × Assigned male	1.62	2	0.44
	Context	2.06	2	0.36
	Assigned male	0.50	1	0.48
Ambiguous signal:				
Latency	Context × Assigned male	9.29	2	0.0096 **
Negative signal:				
Latency	Context × Assigned male	2.12	2	0.35
	Context	0.91	2	0.63
	Assigned male	1.13	1	0.29

The females' mood was estimated in three different contexts: before mate choice, during mate choice, and with one randomly assigned male (either the preferred male or non-preferred male). The first two contexts were used as control tests to estimate the repeatability of the female's mood and to verify that the two treatment groups (preferred vs. non-preferred male) did not differ before assessing the effect of the assigned male treatment (in the third context). The females' mood was estimated in the judgement bias paradigm by presenting them with an ambiguous signal that is an intermediary between the two trained (positive and negative) signals. The latency of the opening of the box as a function of the signal (positive, ambiguous or negative) was analysed using Cox mixed-effect models with female identity as a random variable to take the repeated measures design into account. The change in latency was assessed by the interaction term between the two fixed effects, the context and the assigned male treatment. For each signal, we followed a stepwise selection model procedure to identify the best model. When the interaction term was non-significant, we then assessed the effect of each variable separately. For the two trained signals, the response latencies did not change as a function of the context or the assigned male treatment, which is a central assumption in the judgement bias paradigm²¹. Conversely, females changed their response to the ambiguous signal differently across contexts depending on their assigned male. As the interaction term was significant, we then analysed the female response separately by assigned male (Table III.3) or by context (Table III.4).

Table III.3. Judgement bias test (Experiment 1, Fig. III.6): latency to the opening of the box as a function of the context (before mate choice, during mate choice, and with the assigned male) and separately for each assigned male treatment.

a) Assigned male: preferred male

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Context	1.98	2	0.37
Ambiguous signal:				
Latency	Context	1.62	2	0.45
Negative signal:				
Latency	Context	0.10	2	0.95

b) Assigned male: non-preferred male

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Context	2.12	2	0.35
Ambiguous signal:				
Latency	Context	9.66	2	0.0080 **
Negative signal:				
Latency	Context	3.60	2	0.17

As there was a significant interaction between the context and assigned male treatment (Tab. III.2), the latencies to the opening of the box were analysed separately for the preferred male (a) and non-preferred male (b). The latency was analysed using mixed effects Cox models with female identity as a random variable in order to take the repeated measures design into account. When the female was assigned her non-preferred male, only the context had a significant effect on the latency to the opening of the ambiguous box. Tukey post-hoc pairwise comparisons revealed that the assigned male significantly increased the latency compared to the two other contexts (“before mate choice” vs. “during mate choice”: $p = 1.00$, “before mate choice” vs. “with one assigned male”: $p = 0.027$, “during mate choice” vs. “with one assigned male”: $p = 0.019$)

Table III.4. Judgement bias test (Experiment 1, Fig. III.6): latency to the opening of the box as a function of assigned male (preferred male vs. non-preferred male), and separately for each context.

a) Context: before mate choice

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Assigned male	2.71	1	0.10
Ambiguous signal:				
Latency	Assigned male	0.09	1	0.76
Negative signal:				
Latency	Assigned male	0.25	1	0.62

b) Context: during mate choice

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Assigned male	0.092	1	0.76
Ambiguous signal:				
Latency	Assigned male	0.76	1	0.38
Negative signal:				
Latency	Assigned male	0.035	1	0.85

c) Context: one assigned male

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Assigned male	0.99	1	0.32
Ambiguous signal:				
Latency	Assigned male	4.25	1	0.039 *
Negative signal:				
Latency	Assigned male	2.06	1	0.15

As there was a significant interaction between the context and assigned male treatment (Tab. III.2), the latencies to the opening of the box were analysed separately for each context: before mate-choice (a), during mate-choice (b) and with one assigned male (c). The latency was analysed using Cox models. We verified that that the two treatment groups for the females (preferred male and non-preferred male) were not significantly different in the first two contexts. Conversely, there was a significant effect of the assigned male in the third context and solely for the ambiguous signal: the response latency was significantly longer for the females assigned their non-preferred male instead of their preferred male (Hazard ratio HR = 2.52, 95%CI = [1.02; 6.17]).

Table III.5. Judgement bias test: latency to the opening of the box as a function of the strength of the preference and the assigned male treatment (preferred *vs.* non-preferred male) for the third context (with one assigned male).

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Positive signal:				
Latency	Preference × Assigned male	0.24	1	0.62
	Preference	0.62	1	0.43
	Assigned male	0.99	1	0.32
Ambiguous signal:				
Latency	Preference × Assigned male	4.66	1	0.031 *
Negative signal:				
Latency	Preference × Assigned male	0.0017	1	0.97
	Preference	0.11	1	0.74
	Assigned male	2.06	1	0.15

The latency to the opening of the box as a function of the signal was analysed using Cox models. For each signal, we assessed how the female response latency was affected by the strength of her preference (preference for her preferred male measured during the mate choice test) and the randomly assigned male (her preferred male *vs.* her non-preferred male). We followed a stepwise selection model procedure to identify the best model. When the interaction term was non-significant, we then assessed the effect of each variable separately. For the two trained signals, the response latencies did not change as a function of the strength of the preference or the assigned male treatment. Conversely, the females differed in terms of their response to the ambiguous signal depending on their assigned male. As the interaction term was significant, we then analysed the females' response separately by assigned male (Tab. III.6).

Table III.6. Judgement bias test: latency to the opening of the ambiguous box as a function of the strength of the preference for the third context (with one assigned male) and separately for each assigned male treatment.

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Assigned male: preferred male				
Latency	Preference	0.54	1	0.46
Assigned male: non-preferred male				
Latency	Preference	4.33	1	0.037 *

As there was a significant interaction between the strength of the preference and assigned male treatment for the ambiguous signal (Tab. III.5), the effect of the strength of the preference (measured in mate choice test) on the latency to the opening of the box was analysed separately for each assigned male treatment (preferred *vs.* non-preferred male). The latency was analysed using Cox models. In the non-preferred male treatment, the female that expressed the strongest preference for their preferred male during mate choice test had the highest latency to the opening of the ambiguous box ($r = 0.38$).

Table III.7. Pair compatibility (Experiment 2, Fig. III.9.c): frequency of intra-pair conflicts as a function of the assigned male (preferred vs. non-preferred male) and spawning status (before vs. after spawning).

Dependent variable	Fixed effects	χ^2	df	p
Frequency of conflicts	Assigned male × Spawning status	0.058	1	0.810
	Assigned male	7.73	1	0.0054 **
	Spawning status	4.12	1	0.0425 *

The frequency of intra-pair conflicts (number of agonistic behaviours between partners per 10 min.) was recorded either before spawning (24h after pairing) or 24h after spawning. These repeated-measure data were analysed using generalized linear mixed models with female identity as a random variable. The frequencies of the conflicts were significantly smaller when the female was paired with her preferred male than with her non-preferred male (Assigned male: estimate $\beta = -1.39$, 95%CI = [-2.28; -0.49]), and in presence of the spawn (Spawning status: estimate $\beta = -0.87$, 95%CI = [-1.69; -0.051]). The effect size index for the assigned male did not differ when analysed separately for the two spawning statuses: before spawning ($\chi^2_1 = 4.61$, $p = 0.031$, estimate $\beta = -1.40$, 95%CI = [-2.57; -0.24]) and after spawning ($\chi^2_1 = 4.84$, $p = 0.027$, estimate $\beta = -1.40$, 95%CI = [-2.56; -0.23]). We followed a stepwise selection model procedure to identify the best model. As the interaction term (Assigned male × Spawning status) was non-significant, it was dropped from the minimal model in order to assess the effect of the two variables separately.



Movie III.1: Illustration of the judgment bias test (Experiment 1). Each female was trained to open boxes covered by a movable lid, and to discriminate between a positive (rewarded with one chironomid larva) and a negative (unrewarded) signal characterized by a randomly attributed combination of box position (on the left or right side of the tank) and lid colour (white or black). For instance, the female illustrated in this video learned that the positive signal was the box on the left side and covered with a black lid, and the negative signal was on the right side and covered with a white lid. Her mood was assessed as the response to an ambiguous signal placed in a middle position between the two learned signals and covered with grey lid. Given the length of the trial, the speed of the video was increased (see indication on the video). [See the movie : https://youtu.be/Zh061Q1-Lt4](https://youtu.be/Zh061Q1-Lt4)

Chapitre III.4 Emotions et partenaire chez les mâles

Méthodologie

Les protocoles d'apprentissage et de test de biais de jugement étaient les mêmes que ceux décrits dans l'expérience femelles (article 3). Tout comme les femelles, les mâles ont subis trois tests du biais de jugement successifs, mais ces tests n'ont pas été réalisés exactement dans les mêmes contextes (Fig. III.10). L'état émotionnel a été évalué avant le choix de partenaire (contexte 1), et après la séparation avec une femelle (contexte 2) comme dans l'expérience chez les femelles. Mais contrairement aux femelles, les mâles n'ont pas été testés au moment du choix de partenaire afin d'éviter que les mâles ne soient exposés au signal ambigu un trop grand nombre de fois. En revanche, ils ont été testés après les retrouvailles avec la femelle précédemment retirée (contexte 3). Le premier test servait à déterminer l'état émotionnel initial des mâles. Les mâles ont ensuite pu choisir entre deux femelles contrastées par leur taille (écart moyen entre les femelles = 1,05 cm, IC95% [1,01 ; 1,10]). Le test de choix de partenaire était similaire à celui décrit pour les femelles. Les mâles ont ensuite été séparés d'une des femelles (préférée ou non-préférée) et leur état émotionnel a de nouveau été évalué. Le jour suivant, la femelle retirée a été remise dans l'aquarium (tandis que l'autre était retirée). Quatre heures après ces retrouvailles, l'état émotionnel des mâles a été évalué une troisième fois.

Un total de 58 mâles a été utilisé pour cette expérience. Ces mâles ont été aléatoirement séparés en deux traitements (Fig. III.10). Dans le traitement NP_P : 29 mâles sont d'abord laissés en présence de leur femelle non-préférée et ont été séparés de leur femelle préférée (contexte 2) puis ils ont retrouvé leur femelle préférée tandis que l'autre femelle était retirée (contexte 3). Dans le traitement contrôle P_NP : 27 mâles sont d'abord laissés en présence de leur femelle préférée et ont été séparés de leur femelle non-préférée (contexte 2) puis ils ont retrouvé la femelle non préférée tandis que l'autre femelle était retirée (contexte 3). Pour les mâles du traitement NP_P, nous nous attendions à ce que, de manière similaire à ce que nous avons observé chez les femelles, la séparation avec leur femelle préférée induise un état émotionnel négatif dans le contexte 2. Cet effet devait ensuite disparaître dès lors que la femelle préférée revenait et que les mâles devenaient optimistes (contexte 3). Pour le traitement contrôle (P_NP), nous nous attendions à ne pas observer d'augmentation du pessimisme des mâles restés avec leur femelle préférée (contexte 2), mais à l'observer dans le contexte 3 lorsqu'ils en étaient séparés et avaient retrouvé leur femelle non-préférée.

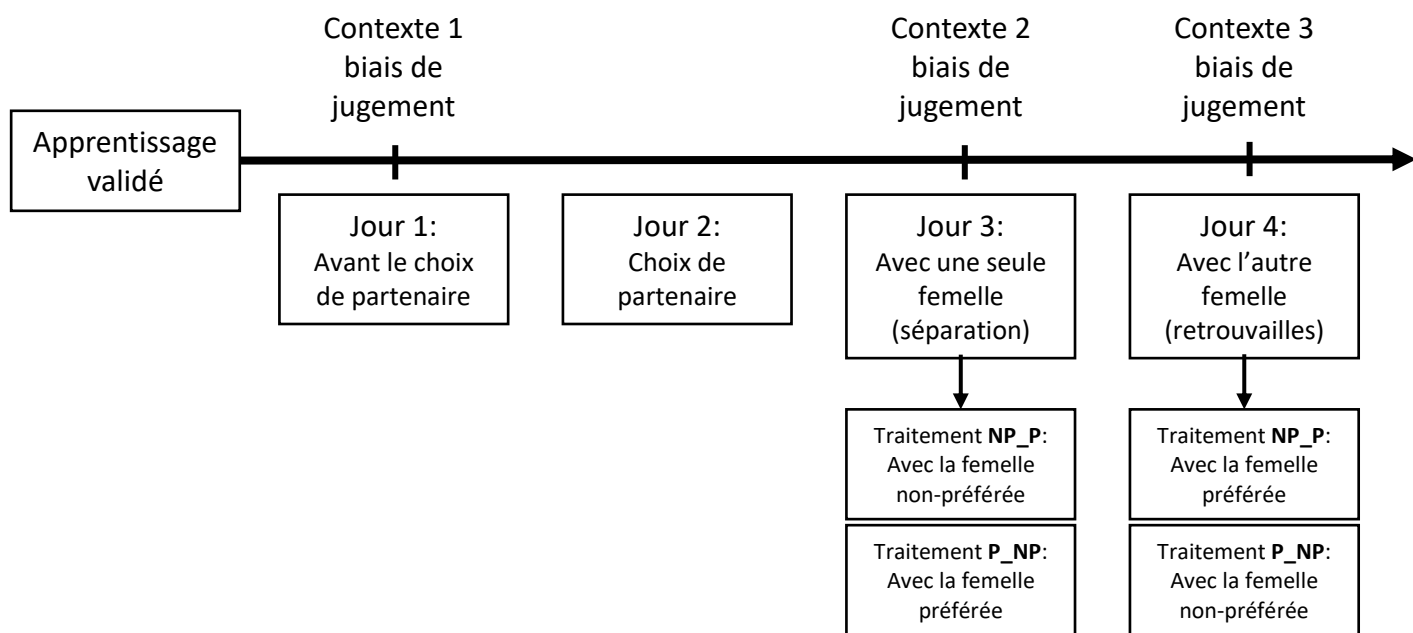


Figure III.10 : Frise chronologique de l'expérience sur l'influence de la séparation et des retrouvailles avec la partenaire sur l'état émotionnel des mâles. L'état émotionnel des mâles est évalué trois fois dans trois contextes différents. Le premier test sert à mesurer leur état émotionnel initial. Dans le traitement NP_P, le second test sert à évaluer l'influence de la séparation avec la femelle préférée sur leur état émotionnel et le dernier à évaluer l'influence des retrouvailles avec cette femelle sur leur état émotionnel. Le traitement P_NP est un traitement contrôle dans lequel les mâles sont séparés de la femelle non-préférée et la retrouvent ensuite.

Résultats

Lors du choix de partenaire, les mâles ont eu une force de préférence moyenne de 0,69 IC95% [0,66 ; 0,72] pour une femelle donnée. Le temps passé près de la femelle était répétable entre les trois tests ($R = 0,58$ IC95% [0,43 ; 0,70]). Concernant les mesures de l'état émotionnel des mâles via le test du biais de jugement, il y avait une interaction significative entre le contexte et le traitement des mâles (P_NP ou NP_P) pour la latence de réponse au signal ambigu (Tab.III.8). Pour les signaux connus (positif et négatif), contrairement à nos attentes, il y avait un effet du contexte sur la latence à ouvrir la boîte (mais pas d'effet du traitement, tableau III.8). Comme attendu, nous n'avons pas observé d'effet du traitement sur la latence à répondre au signal ambigu dans le contexte 1 (avant le choix de partenaire, Tab. III.9). En revanche, pour le contexte 2 (séparation avec une des femelles), il y avait un effet du traitement sur la latence à répondre au signal ambigu (Tab. III.9). Les mâles séparés de leur femelle préférée (traitement NP_P) ont répondu plus lentement au signal ambigu que les mâles restés avec leur femelle préférée (traitement P_NP, Fig.III.11). Pour le contexte 3 (retrouvailles avec la femelle séparée), contrairement à nos prédictions, il n'y avait pas d'effet du traitement sur la réponse

des mâles au signal ambigu, seul l'effet contexte semble expliquer le décalage observé pour les réponses dans ce contexte.

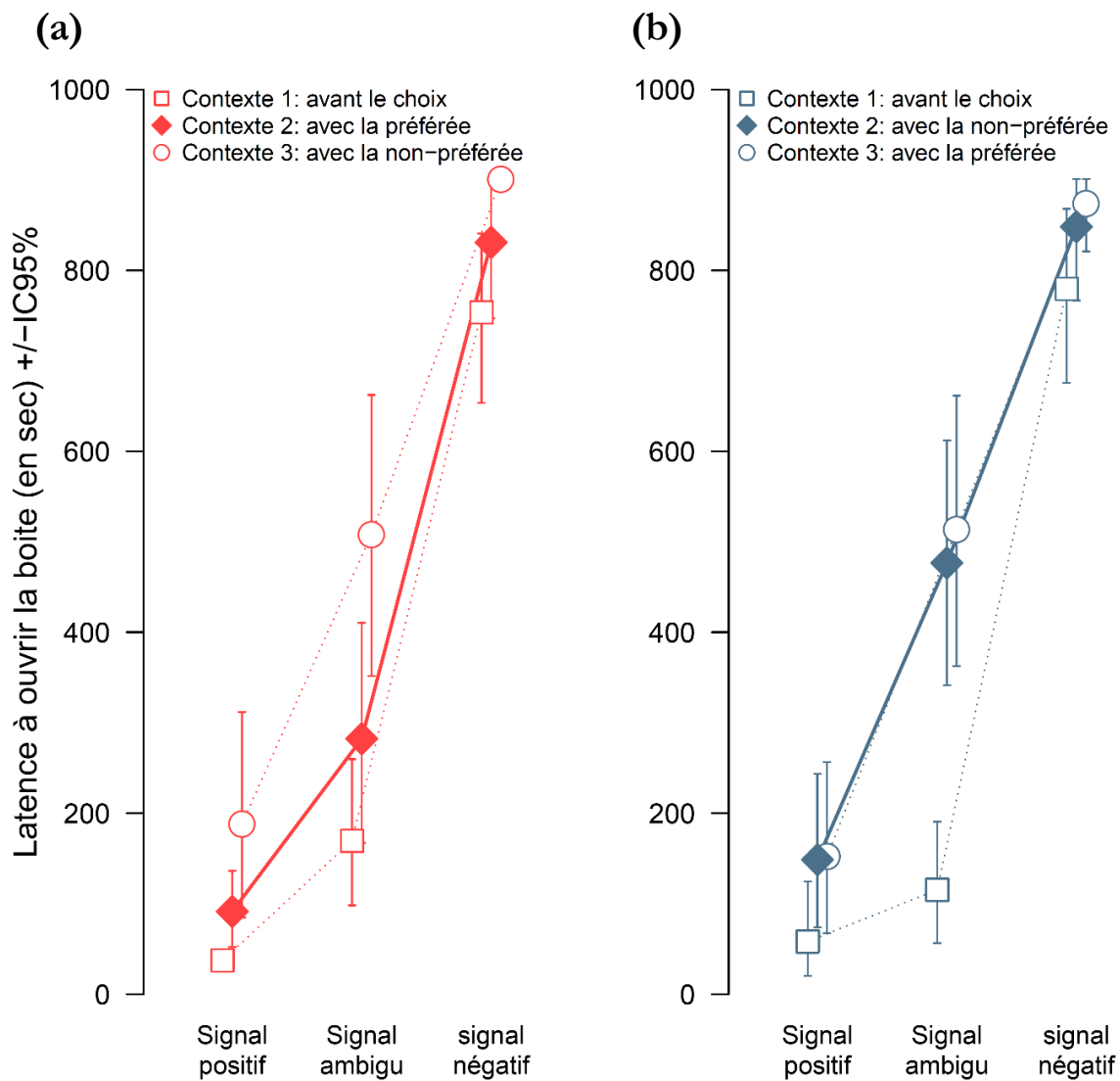


Figure III.11 : Evaluation de l'état émotionnel des mâles d'après le test du biais de jugement. Les mâles ont été testés trois fois pour le biais de jugement dans trois contextes : (1) avant le choix de partenaire ; (2) avec une seule femelle (la préférée ou la non préférée) ; (3) après le retour de la femelle qui leur avait été retiré dans le contexte 2 (préférée ou non-préférée). Les mâles ont été aléatoirement divisés en deux traitements : (a) P_NP : ils sont d'abord testés avec leur femelle préférée puis ils retrouvent la femelle non-préférée, (b) NP_P : ils sont d'abord testés en présence de leur femelle non-préférée puis ils retrouvent leur femelle préférée.

Table III.8. Test du biais de jugement. Latence à ouvrir la boîte pour chaque signal en fonction du contexte (avant le choix de partenaire, séparé d'une première femelle, retrouvaille avec la première femelle) et en fonction du traitement (NP_P ou P_NP).

Variable dépendante	Effets fixes	χ^2	ddl	p
Signal positif :				
Latence	Contexte × Traitement	1.93	2	0.38
	Contexte	16.29	2	<0.001
	Traitement	0.092	1	0.76
Signal ambigu :				
Latence	Contexte × Traitement	7.89	2	0.019
Signal négatif :				
Latence	Contexte × Traitement	1.70	2	0.43
	Contexte	15.51	2	<0.001
	Traitement	0.47	1	0.49

Table III.9 : Test du biais de jugement. Etant donné l'interaction Contexte x Traitement (Tabl. III.8) nous avons séparé les analyses par contexte. Latence à ouvrir la boîte pour chaque signal (ambigu (a), positif (b) et négatif (c)) en fonction du traitement (NP_P ou P_NP), et séparément pour chaque contexte.

(a) Pour le signal ambigu

Variable dépendante	Effets fixes	χ^2	ddl	p
Contexte 1 :				
Latence	Traitement	1.61	1	0.20
Contexte 2 :				
Latence	Traitement	4.31	1	0.038
Contexte 3 :				
Latence	Traitement	0.15	1	0.70

(b) Pour le signal positif

Variable dépendante	Effets fixes	χ^2	ddl	p
Contexte 1 :				
Latence	Traitement	0.098	1	0.75
Contexte 2 :				
Latence	Traitement	0.90	1	0.34
Contexte 3 :				
Latence	Traitement	0.049	1	0.83

(c) Pour le signal négatif

Variable dépendante	Effets fixes	χ^2	ddl	p
Contexte 1 :				
Latence	Traitement	0.61	1	0.43
Contexte 2 :				
Latence	Traitement	0.27	1	0.61
Contexte 3 :				
Latence	Traitement	1.28	1	0.26

Discussion

Comme nous l'avons observé chez les femelles, les mâles séparés de leur partenaire préférée sont devenus plus pessimistes. En revanche, contrairement à ce que nous prédisions, nous n'avons pas observé de retour à l'optimisme après les retrouvailles avec la femelle préférée. Néanmoins, l'interprétation en termes d'état émotionnel de ce dernier résultat est à prendre avec précaution, car nous avons observé que la réponse aux signaux appris (positifs ou négatifs) différait entre les contextes. Étant donné que ces signaux sont appris, la réponse ne devrait pas être modifiée entre les tests pour permettre une interprétation de la réponse au signal ambigu (Mendl et al. 2009). C'était d'ailleurs une condition que nous avons vérifiée chez les femelles. Le changement dans les réponses à ces signaux appris semble attribuable au contexte seul, indépendamment du traitement. Nous sommes ici confrontés à une limite du test du biais de jugement : l'augmentation globale de la latence à répondre peut refléter une distraction, ou un manque de motivation (Mendl et al. 2009; Bethell 2015). Les mâles pourraient s'être simplement désintéressés de la tâche pour le dernier test, ou être trop stressés pour y répondre du fait des nombreuses manipulations dans leur aquarium (pour échanger les femelles) ou encore être trop occupés à interagir avec la femelle revenue pour répondre à la tâche.

Cette expérience nécessiterait d'être évaluée chez les femelles pour lesquelles nous n'avons pas observé de désintérêt pour la tâche lors du troisième test de biais de jugement (article 3). Le temps de séparation avec le partenaire avant les retrouvailles mériterait également d'être raccourci afin d'éviter que le partenaire réintroduit n'ait été oublié par l'individu focal. Chez le cichlidé du Texas *Cichlasoma cyanoguttatum*, peu de couples se reforment après une séparation de 24 heures (Makie and Itzkowitz 1985). Cela fait sens d'un point de vue écologique : une longue séparation indiquerait une désertion ou, tout du moins, un manque de fiabilité du partenaire entraînant des représailles (comportements agressifs) voir un divorce (Makie and Itzkowitz 1985; Wiebe 2005). L'isolement de la femelle retirée pendant 24 heures peut aussi représenter un stress pour cette femelle ce qui accentuerait la difficulté pour le mâle à la reconnaître. Dans cette étude, nous avons retiré la femelle alors que le couple était à peine formé (le mâle n'a passé que 24h avec cette femelle, seulement séparé de cette dernière par un grillage). Nous savons que ce temps est suffisant pour que les couples se forment (Laubu et al. 2016) et le grillage n'empêche pas non plus la formation des couples puisque les femelles pondent leur œufs près d'un mâle même lorsqu'elles en sont séparées via une paroi (Dechaume-Moncharmont et al. 2011). Néanmoins, ce temps court où les partenaires ont été ensemble (le premier jour de mise en couple est décrit comme encore instable pour le couple) peut aussi rendre difficile la reconnaissance des partenaires après une séparation (Santangelo 2005; Leese

2012). Nous avons choisi ce délai pour éviter que les femelles ne pondent (ce qui peut arriver dès 24 heures de mise en couple). S'il fallait répéter ces expériences de retrouvailles, un contrôle primordial serait de vérifier que les partenaires d'un couple récemment formé se reconnaissent toujours après quelques heures de séparation. Hernandez et al. (2016) ont conçu un dispositif de choix opérant afin d'évaluer la reconnaissance vocale des partenaires chez les diamants mandarins. En nous inspirant de ce protocole, nous pourrions proposer une tâche aux femelles cichlidés qui leur permettrait par exemple de voir leur partenaire ou un conspécifique familier. Ce dispositif permettrait non seulement d'évaluer si les femelles reconnaissent leur partenaire en choisissant préférentiellement la tâche associée à celui-ci, mais aussi d'estimer si la vision de leur partenaire est perçue comme une récompense via leur motivation à réaliser la tâche. Ce dernier élément pourrait représenter un indice de leur attachement au mâle.

Chapitre III.5 Discussion

Influence du partenaire sur les états émotionnels : L'influence de la séparation et celle des retrouvailles avec le partenaire sexuel ont été observées via des changements neurologiques, physiologiques ou comportementaux chez plusieurs espèces monogames de rongeurs et d'oiseaux (Remage-Healey et al. 2003; Fisher et al. 2006; Adrian et al. 2008; Lieberwirth and Wang 2016; Bosch et al. 2018). Dans cette partie, nous avons pu étudier l'influence de la séparation avec le partenaire sur la dimension cognitive des états émotionnels. L'utilisation du biais de jugement nous a permis de quantifier de manière objective les états émotionnels et leur valence, chez un poisson. Un des avantages de notre protocole est lié au fait que les mesures répétées sur un même individu permettaient d'évaluer le changement des états émotionnels, et non uniquement une différence de réponse entre deux groupes d'individus comme ce qui est généralement fait (Bateson 2016; Roelofs et al. 2016). Nous avons ainsi observé que, comparativement à leur état initial, les individus séparés de leur partenaire préféré devenaient plus pessimistes. Tout comme chez l'être humain, il semble exister un effet important de l'appariement sur l'état émotionnel des individus. Même s'il reste à évaluer l'autre aspect de cette influence via les retrouvailles, ces résultats sont en faveur d'un attachement émotionnel entre les partenaires. Le fait d'observer ces similarités chez des espèces très éloignées phylogénétiquement laisse supposer une valeur adaptative du rôle des émotions dans ce contexte. Il nous reste maintenant à évaluer si le lien entre partenaire préféré et succès reproducteur passe par les états émotionnels. La réponse à cette question représente un projet de recherche à plusieurs niveaux.

Influence des états émotionnels sur les décisions sexuelles : Pour étayer l'hypothèse de l'heuristique émotionnelle, il faudrait déterminer si un individu se base sur son état émotionnel pour choisir un partenaire ou décider de son investissement dans la reproduction. Pour cela, il conviendra tout d'abord de valider un protocole capable d'induire expérimentalement un état émotionnel (positif ou négatif) aux individus, peut-être par une méthode physiologique, par exemple en diluant des hormones dans l'eau (Destrez et al. 2012; Kis et al. 2015). L'acceptation rapide d'un partenaire pourrait être facilitée par une émotion positive intense ressentie en sa présence. Cet état émotionnel servirait alors de règle de décision pour arrêter la prospection et fixer son choix sur un partenaire donné (*stopping rule*, Gigerenzer

et al. 1999). Gigerenzer et al. (1999) proposent ainsi que le fait de tomber amoureux chez l'être humain est une règle de décision puissante mettant fin à la phase de comparaison des partenaires potentiels qui risquerait fort de durer très longtemps en absence de mécanisme d'arrêt. Le biais d'optimisme associé au début d'une relation amoureuse (*voir la vie en rose*) conduirait à surestimer la valeur perçue du partenaire ou à estomper ses défauts, et donc à stabiliser le couple. Pour que cette heuristique émotionnelle soit adaptative, il faut néanmoins qu'elle permette de faire des choix performants pour le succès reproducteur de l'individu. C'est le troisième axe de recherche.

Valeur adaptative des états émotionnels en contexte sexuel : Nous avons montré qu'une femelle appariée avec son mâle préféré avait un meilleur succès reproducteur, mais nous n'avons pas encore déterminé le mécanisme sous-jacent à ce résultat. La femelle choisit-elle, via une heuristique émotionnelle, un mâle avec lequel ses probabilités de succès reproducteur sont meilleures (meilleure compatibilité comportementale) ? Si une bonne synchronisation dans les parades sexuelles était un indice de la future coordination entre les partenaires pour les soins parentaux, les parades sexuelles pourraient alors influencer l'état émotionnel de la femelle de manière avantageuse. Chez les dauphins *Tursiops truncatus*, les individus qui ont vécu plus d'évènements de nage synchronisée avec leurs congénères sont dans un état émotionnel plus positif que les autres (Clegg et al. 2017). On pourrait donc s'attendre à un effet similaire des parades sexuelles chez les cichlidés zébrés. Ensuite, lorsque les individus sont en couple, l'état émotionnel avec le partenaire permet-il de synthétiser la qualité de la relation pour permettre à l'individu d'ajuster les décisions quant à son investissement dans la reproduction et son choix de rester ou non avec le partenaire ? Pour le tester, il reste encore à manipuler la qualité de la relation, par exemple en contraignant un partenaire à ne pas pratiquer de défenses synchronisées du territoire (Itzkowitz et al. 2003) ou en retardant son retour au nid pour relayer son partenaire (Boucaud et al. 2015), et observer ensuite l'état émotionnel résultant chez la femelle et les choix qui en découlent.

Partie IV. CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

“Everyone knows what love is, until asked to give a definition”

Lubomir Lamy, *Beyond Emotion: Love as an encounter of myth and drive*,
Emotion Review, 2015

Un des objectifs majeurs de cette thèse était d'étudier l'origine et les conséquences de la variabilité comportementale interindividuelle et intra-individuelle en contexte sexuel chez un poisson monogame. À travers l'étude de la personnalité d'une part, et des états émotionnels d'autre part, nous avons pu observer que, loin d'être distribuée aléatoirement, la variabilité inter et intra-individuelle peut être liée à des stratégies décisionnelles efficaces et influencer le succès reproducteur des individus. Il est donc crucial de prendre en compte ces variabilités pour appréhender l'évolution des processus décisionnels.

Personnalité et stratégies décisionnelles : Nous avons mis en évidence le rôle clé de la variabilité comportementale interindividuelle, et plus précisément de la personnalité dans le succès reproducteur d'une espèce de poisson monogame. Nous avons notamment observé l'importance de la similarité comportementale entre les partenaires. À la suite de plusieurs recommandations (Réale and Dingemanse 2010; Bergmüller and Taborsky 2010; Réale et al. 2010a; Webster and Ward 2011; Dall et al. 2012b; Montiglio et al. 2013), les recherches dans le domaine de la personnalité animale ont récemment commencé à prendre en compte le contexte social et ont ainsi mis en lumière son importance dans le maintien de la variabilité entre les individus (Galhardo et al. 2012; Aplin et al. 2013; Wolf and Krause 2014; Asten et al. 2016; Guayasamin et al. 2016; Laskowski et al. 2016; McDonald et al. 2016; Nicolaus et al. 2016; Ólafsdóttir and Magellan 2016; Merten et al. 2017). Nos résultats vont eux aussi dans ce sens puisque nous avons montré que le contexte social, circonscrit au couple, est déterminant pour comprendre le caractère adaptatif de la variabilité inter-individuelle. Une trop grande dissimilarité entre partenaires résulterait en une baisse de leur succès reproducteur. La combinaison de personnalités des partenaires est à ce point déterminante sur leur compatibilité que cela contraint au moins un des membres du couple à ajuster sa personnalité à celle de son partenaire. Par ailleurs, cette convergence comportementale n'était pas symétrique : tous les individus ne semblaient pas prêts à moduler leur comportement. Nous avons ainsi observé que les individus réactifs étaient plus flexibles et s'ajustaient mieux au contexte social que les individus proactifs, ce qui fait écho à plusieurs études antérieures (Magnhagen and Staffan 2005; van Oers et al. 2005; Kurvers et al. 2009, 2010; Sih and Del Giudice 2012; Sih et al. 2014; Ólafsdóttir and Magellan 2016). Ces résultats soulignent une nouvelle fois qu'il faut se garder de considérer qu'un profil de personnalité aurait une valeur adaptative propre, certains étant par nature plus avantageux que d'autres. Au contraire, les profils de personnalité doivent être envisagés comme des stratégies alternatives aux succès pouvant être équivalents si on les étudie de manière plus globale. Les recherches se sont jusqu'à maintenant principalement

concentrées sur le lien entre la personnalité, la physiologie et certains traits d'histoire de vie, selon l'hypothèse du syndrome de rythme de vie (*pace-of-life syndrome*, Stamps 2007; Biro and Stamps 2008; Réale et al. 2010b; Wolf and Weissing 2012). Plusieurs modèles proposent ainsi que les individus proactifs soient caractérisés par un développement rapide, une reproduction précoce et une durée de vie courte alors que les individus réactifs auraient un développement plus lent, une reproduction tardive, mais étalée du fait d'une durée de vie plus longue (Wolf et al. 2007; Réale and Dingemanse 2010; Dingemanse and Wolf 2010; Réale et al. 2010b ; Royauté et al. 2018). Néanmoins, les résultats expérimentaux soutiennent seulement partiellement cette hypothèse (Adriaenssens and Johnsson 2009; Niemelä et al. 2012, 2013; Schweitzer et al. 2017; Monceau et al. 2017; Montiglio et al. 2018). Le domaine de recherche de la personnalité animale mériterait donc maintenant de s'ouvrir à d'autres dimensions pour étudier les syndromes comportementaux de manière plus holistique, en prenant par exemple en compte les différences de stratégies décisionnelles. Comme nous l'avons dit plus haut, même si les individus réactifs peuvent paraître désavantagés du fait de leur faible compétitivité, leur maintien dans une population peut s'expliquer d'un point de vue plus global via leur plus grande flexibilité décisionnelle. Le lien entre personnalité et styles cognitifs (compromis vitesse/précision dans les prises de décision, flexibilité cognitive) a été observé dans quelques études (Kurvers et al. 2010; Overveld and Matthysen 2010; Sih and Del Giudice 2012; Cussen and Mench 2014; Herborn et al. 2014; Trompf and Brown 2014; White et al. 2016; Dougherty and Guillette 2018), mais reste encore peu développé. La prise en compte des styles cognitifs semble être une perspective de recherche prometteuse pour comprendre comment des stratégies comportementales alternatives peuvent être maintenues au sein d'une population.

Interaction entre la personnalité et les émotions : L'état émotionnel d'un individu est dépendant du contexte, mais aussi des caractéristiques propres de l'individu telle que sa personnalité (Boissy and Erhard 2014; Bethell 2015; Faustino et al. 2015; Roelofs et al. 2016; Raoult et al. 2017; Lecorps et al. 2018). Un individu peut ainsi être d'une nature anxieuse (caractéristique individuelle), mais aussi être dans un état plus anxieux que d'habitude du fait de son environnement (expérience momentanée anxiogène : période d'examens, rédaction de thèse,...) (Roelofs et al. 2016). Chez l'être humain, la caractérisation de la personnalité implique d'ailleurs une composante émotionnelle et la stabilité émotionnelle (névrosisme) est décrite comme un des cinq traits majeurs de personnalité (*neurotism*, Gosling 2001; Nettle and Penke 2010; Réale and Dingemanse 2012). De même, les études biomédicales ou de bien-être impliquant des animaux d'élevage (Boissy et al. 2007; Boissy and Erhard 2014; Faustino et al.

2015) utilisent régulièrement des souches d'animaux sélectionnées selon leur émotivité pour étudier différents traitements. Ainsi le critère émotionnel d'un individu peut être étudié en tant qu'état (labile selon le contexte) ou en tant que trait (caractéristique de l'individu). Pour cette raison lorsque l'on étudie le rôle des états émotionnels dans la prise de décision, il est particulièrement important de prendre en compte l'état émotionnel « initial » de l'individu afin de pouvoir mesurer ses changements (Faustino et al. 2015; Bateson 2016; Roelofs et al. 2016) puisque tous les individus ne partent pas du même endroit. En étudiant uniquement les différences entre groupes d'individus, nous passons à côté des informations liées à la variation de l'état émotionnel. Dans l'expérience de séparation chez les femelles, si nous n'avions pas eu connaissance de leur état émotionnel initial, il ne nous aurait pas été possible de savoir si les femelles restées avec leur partenaire étaient devenues optimistes ou si celles qui en étaient séparées étaient devenues plus pessimistes. Nous n'avons pas eu le temps d'évaluer le lien entre les ajustements émotionnels des femelles et leur personnalité. On pourrait pourtant s'attendre à ce que la personnalité des individus influence le recours à l'heuristique émotionnelle dans la prise de décision. Les modulations de l'état émotionnel pourraient être directement influencées par la personnalité (Boissy et al. 2007; Boissy and Erhard 2014; Asher et al. 2016; d'Ettorre et al. 2017; Barnard et al. 2018). Les individus réactifs, plus flexibles, pourraient être plus sensibles à leurs états émotionnels pour ajuster leur prise de décision par rapport aux individus proactifs prenant des décisions de manière plus impulsives et donc moins flexibles.

Mesures et induction des émotions : Le travail de la partie 3 de cette thèse a permis de développer une méthodologie ouvrant la voie aux études sur le lien entre cognition, stratégies décisionnelles et états émotionnels chez les cichlidés zébrés et de mettre en évidence le lien entre état émotionnel et appariement. Le test de biais de jugement permet de discriminer la valence des états émotionnels, nous avons ainsi pu observer que les poissons séparés de leur partenaire préféré devenaient plus pessimistes. Le prolongement de ce travail nécessiterait maintenant de développer un protocole pour induire expérimentalement différents états émotionnels chez les cichlidés zébrés afin d'en mesurer les conséquences décisionnelles. Chez l'être humain, ceci passe généralement par la diffusion de musiques ou films plus ou moins tristes ou joyeux (Clore and Palmer 2009; Qiao-Tasserit et al. 2017). Chez l'animal non-humain, un état d'anxiété est relativement facile à déclencher expérimentalement. En revanche, les méthodes d'induction d'un état émotionnel positif sont encore peu développées. Plusieurs pistes de recherches sont néanmoins proposées dans le domaine du bien-être animal. Classiquement l'enrichissement de l'environnement (Matheson et al. 2008; Brydges et al. 2011;

Douglas et al. 2012; Boissy and Erhard 2014; Bethell and Koyama 2015; Zidar et al. 2018) ou l'enrichissement cognitif (via l'anticipation d'évènements positifs ou la contrôlabilité de l'environnement) pourraient promouvoir les états positifs (Boissy et al. 2007; Boissy and Erhard 2014). Une voie de recherche encore peu étudiée pour induire des émotions positives est l'étude des comportements de jeu (Burghardt 2005; Boissy et al. 2007; Murphy et al. 2014; Ahloy-Dallaire et al. 2017). Des exemples récents de comportements de jeu décrits chez les cichlidés (Burghardt 2005, 2015) laissent supposer qu'ils pourraient être à la base d'un protocole standardisé pour induire un état émotionnel positif chez ce modèle. Enfin, une autre approche radicalement différente pourrait être de recourir à des méthodes neuropharmacologiques, via la prise d'anxiolytiques par exemple. Mais cette méthode nécessiterait néanmoins de longues expériences préliminaires non seulement pour valider l'effet sur l'animal, mais aussi la dynamique de ces molécules et leurs possibles effets secondaires.

Rôle des émotions dans la prise de décision : À la suite des travaux de Darwin (1872), l'étude du rôle des états émotionnels avait été envisagée sous un angle fonctionnel : l'expression des émotions (postures, faciès, contagion émotionnelle) aurait évolué afin de faciliter la communication entre individus (Nakahashi and Ohtsuki 2015; Saito et al. 2016; Briefer et al. 2017; Fischer and Hess 2017; Schwing et al. 2017). Mais dans la littérature récente, l'étude des états émotionnels a bien plus souvent porté sur les mécanismes proximaux sous-jacents que sur leurs fonctions (Nettle and Bateson 2012). Ce n'est sans doute pas un hasard, si les émotions sont le plus souvent envisagées comme des biais, venant interférer avec des décisions que l'on espère rationnelles. Mais si l'on envisage que les émotions, bien loin d'être des contraintes, sont au contraire des mécanismes ayant évolué pour la prise de décision, alors la recherche sur le rôle des émotions dans la prise de décision n'en est encore qu'à ses balbutiements. C'est dans cette voie amorcée dans cette thèse, que j'aimerais poursuivre mes recherches. Les états émotionnels fournissent-ils rapidement à l'individu une information globale sur une situation afin de l'aider à prendre des décisions performantes ? D'un point de vue purement théorique, plusieurs questions méritent d'être discutées dans cette hypothèse. Tout d'abord, les états émotionnels sont toujours décrits comme durables et induits par un ensemble d'expériences passées (c'est ce qui les distingue des émotions au sens strict qui sont courtes et consécutives d'un stimulus spécifique, cf Boite I.1). Très peu d'informations sont disponibles concernant cette durabilité (Raoult et al. 2017). Quelle devrait être la persistance dans le temps d'un état émotionnel pour être avantageuse, sans pour autant induire un manque de plasticité de la

décision dans un environnement fluctuant ? Si l'état émotionnel perdure trop longtemps après la situation l'ayant déclenchée, elle perd sa valeur adaptative, et il devient non pertinent pour l'animal de s'y référer dans sa prise de décision. La persistance des états émotionnels pourrait-elle alors dépendre étroitement de la stabilité de l'environnement dans lequel vivent les individus ? Le recours à des états émotionnels durables pourrait être moins pertinent dans un environnement qui change extrêmement vite. À l'inverse, si l'environnement est très stable, il n'est pas très utile de recourir à une heuristique émotionnelle, certes rapide, mais imprécise. Une réponse fixée génétiquement, ou une réponse apprise au fur et à mesure de l'exposition au stimulus est sans doute plus efficace. Fonder la prise de décision sur une heuristique émotionnelle est donc possiblement adaptatif dans une gamme assez restreinte de variabilité des conditions environnementales. Cette question de la persistance de l'effet des états émotionnels dans le temps est une question que nous nous sommes régulièrement posée dans notre étude sur l'effet de la séparation avec le partenaire chez les cichlidés. Dans le cas du départ d'un partenaire (ou de sa mort), combien de temps devrait durer l'état émotionnel négatif lié à la séparation ? S'il persiste trop longtemps, l'individu pourrait manquer de nouvelles occasions de se reproduire. La temporalité des états émotionnels mérite ainsi d'être appréhendée pour évaluer leur nature adaptative.

Une autre question qui devrait être prise en compte est la généralisation des états émotionnels induits dans un contexte donné à d'autres contextes. Les états émotionnels auraient une fonction intégrative des expériences récentes (environnement physique, social, condition de l'individu, ...). Cette nature généralisable implique qu'un animal anxieux du fait d'un environnement menaçant sera aussi pessimiste en contexte sexuel. Il est possible que cette réponse soit avantageuse, car il passera moins de temps à prospecter pour trouver un partenaire et cherchera peut-être des conditions plus favorables pour se reproduire. Inversement, un état émotionnel positif suite à un environnement favorable (nourriture abondante, peu de prédateurs, *etc.*) pourra conduire un individu à rester dans cet environnement pour se mettre à la recherche d'un partenaire et d'un territoire pour se reproduire. Selon Nettle (2005), un état émotionnel positif pousserait l'individu à éviter tout changement de sa situation tandis qu'un état négatif implique une situation défavorable et pousse l'individu à se comporter de manière à changer de situation. La généralisation est un critère essentiel des états émotionnels et devrait ainsi être discutée de manière plus systématique lorsqu'on questionne leur valeur adaptative.

Perspectives de recherche à long terme : Le contexte sexuel semble être un domaine particulièrement pertinent pour étudier le rôle adaptatif des émotions. De nombreuses décisions

liées au choix de partenaire sont décrites comme irrationnelles (Bateson and Healy 2005; Ryan et al. 2018) et mériteraient d'être étudiées selon le prisme d'une heuristique émotionnelle. La plus célèbre des émotions positives décrite chez l'être humain, souvent considérée comme la plus irrationnelle aussi, est spécifique au contexte sexuel, il s'agit de l'amour (Shaver et al. 1996; Gonzaga et al. 2001; Lamy 2015). Des chercheurs en psychologie humaine ont récemment émis l'hypothèse que l'amour romantique (c'est-à-dire l'amour entre partenaires, à différencier de l'amour filial) serait une adaptation, ayant évolué par sélection naturelle afin de promouvoir la stabilité des couples d'*Homo sapiens*, les soins parentaux partagés et ainsi le succès de reproduction (Gonzaga and Haselton 2007; Fletcher et al. 2015). L'amour romantique est ainsi considéré par certains psychologues comme un phénomène, non pas culturel, mais biologique ayant une valeur adaptative chez notre espèce (Hazan and Shaver 1987). Les chercheurs vont même jusqu'à défendre l'idée que l'amour serait une spécificité humaine puisque contrairement à nos proches cousins les grands singes, les bébés humains ont besoin de soins parentaux intenses qui nécessitent la coopération de deux parents sur une longue période de temps (Benshoof 1979; Finkel and Eastwick 2015; Fletcher et al. 2015). L'amour romantique aurait alors évolué chez les humains du fait des contraintes écologiques et développementales propres à notre espèce (Burunat 2014). Je propose d'étendre cette hypothèse aux autres espèces monogames à soins biparentaux : si l'amour romantique a bien un caractère adaptatif, il n'y a alors pas de raison objective pour qu'il se retrouve seulement chez l'espèce humaine. Même si les humains peuvent se distinguer par la richesse et la complexité de leurs sentiments, il est parfaitement possible que des mécanismes analogues et précurseurs (« proto-amour ») aient pu évoluer chez d'autres espèces animales non-humaines dont la cohésion du couple est un élément clé du succès de reproduction (Bekoff 2000). L'amour romantique pourrait ainsi représenter un cas de convergence évolutive chez les espèces monogames à soins biparentaux, du fait des bénéfices directs qu'il procure aux partenaires.

Nos résultats concernant l'effet de la séparation avec le partenaire préféré sur l'état émotionnel des cichlidés zébrés laissent supposer que, comme chez l'être humain, il existerait une relation étroite entre les états émotionnels et l'appariement. De plus, des indicateurs souvent décrits dans les relations amoureuses humaines ont été observés par le biais de mesures physiologiques (rôle de l'ocytocine, résonance physiologique, ...), neurobiologiques (activation des circuits de la récompense, ...) ou comportementales (comportements affiliatifs, comportement de consolation ou d'empathie...) et ont ainsi mis en lumière la similarité dans les mécanismes liés à la mise en couple chez l'être humain et d'autres espèces d'oiseaux ou de rongeurs monogames (Winslow et al. 1993; Fisher 1998, 2016; Remage-Healey et al. 2003;

Aron 2005; Fisher et al. 2006; Ouyang et al. 2014; Perez et al. 2015; Lieberwirth and Wang 2016). Néanmoins l'étude rigoureuse d'un sentiment aussi subjectif que l'amour chez des espèces non-humaines est un véritable défi conceptuel et nécessite un cadre théorique formel (Arbilly and Lotem 2017). Tout comme Burghardt (2005, 2015) l'a fait pour pouvoir étudier le jeu chez différentes espèces animales non-humaines, il faut en priorité définir un ensemble de critères mesurables qui caractérisent l'amour. Plusieurs modèles influents en psychologie proposent une définition opérationnelle de l'amour via trois composantes principales (Sternberg 1986; Hazan and Shaver 1987; Shaver and Hazan 1988; Aron and Westbay 1996; Shaver et al. 1996; Sternberg and Sternberg 2006; Fletcher et al. 2015). Les noms donnés à ces composantes peuvent légèrement différer d'un auteur à l'autre, mais trois facteurs essentiels sont prédicteurs de la stabilité des couples et reviennent classiquement dans la littérature (Marston et al. 1998; Lemieux and Hale 2000; Overbeek et al. 2007; Fletcher and Kerr 2010; Fletcher et al. 2015). (1) La composante motivationnelle se définit par l'attraction sexuelle dirigée vers un individu en particulier. (2) La composante d'engagement ou de soin envers le partenaire est représentée par l'implication de l'individu dans la relation (fidélité au partenaire, projets communs, *etc.*) et envers le partenaire (comportement d'aide et de responsabilité envers ce dernier, *etc.*). (3) Enfin, la composante majeure est la composante émotionnelle qui se caractérise par le lien affectif envers le partenaire (attachement émotionnel, biais d'optimisme en présence du partenaire, contagion émotionnelle, empathie, ...). Le biais d'optimisme (*voir la vie en rose*) est susceptible de conduire à une surestimation de la qualité du partenaire (biais d'illusion positive). Ce biais permettrait d'inhiber les comportements de recherche de meilleurs partenaires sexuels potentiels (Lamm and Wiesmann 1997; Murray and Holmes 1997; Gigerenzer et al. 1999; Swami and Furnham 2008; Fletcher and Kerr 2010; Fletcher et al. 2015).

La transposition de ces critères chez les animaux non-humains donne un cadre conceptuel pour l'évaluation expérimentale et objective d'un phénomène analogue à l'amour en contournant les problèmes d'anthropomorphisme. (1) L'attraction sexuelle est un critère facilement transposable, car les expériences de préférences sexuelles sont maintenant classiques en comportement animal (Andersson and Iwasa 1996; Andersson and Simmons 2006). Les préférences et les comportements de parades sexuelles sont objectivement mesurables. Il faut par contre veiller à mesurer l'attraction envers le partenaire, c'est-à-dire un individu spécifique et non vers un type de partenaire en général comme cela est classiquement fait (attraction vers les mâles les plus colorés par exemple). (2) Le critère d'engagement pourrait être évalué d'une part par le biais de l'investissement dans la relation (fabrication du nid, défense mutuelle du territoire, fidélité au partenaire) et d'autre part via les comportements dirigés vers le partenaire

(toiletage, recherche de la proximité avec le partenaire, nourrissage, *etc.*). Par exemple, il a été montré que les oiseaux mâles Miros de Garnot *Petroica longipes* répondent directement aux changements de besoins alimentaires de leur femelle en lui apportant la nourriture qu'elle préfère à un moment donné par rapport à une autre (Shaw et al. 2017). (3) Le lien affectif entre individus est une mesure développée chez les animaux à soins parentaux dans le cadre des études sur l'attachement filiatif (Bowlby 1969; Hazan and Shaver 1987). L'attachement entre les partenaires pourrait être évalué, comme nous avons commencé à le faire dans cette thèse, via l'influence du partenaire sur les états émotionnels (négatif lors d'une séparation non choisie et positif en présence du partenaire, et contagion émotionnelle).

Ces études nécessiteraient d'être réalisées chez différentes espèces pour avoir une approche comparative. Pour tester l'hypothèse adaptative de l'amour afin de promouvoir les soins biparentaux, on s'attend à l'observer uniquement chez les espèces pour lesquelles l'engagement dans les soins des deux parents est nécessaire pour leur succès de reproduction. Remarquons néanmoins une subtilité liée à la notion d'amour en psychologie humaine. Bien que la littérature ne fasse pas souvent la différence, le terme « amour » peut regrouper deux phénomènes différents : le fait « de tomber amoureux » qui implique une émotion courte et intense et directement liée au choix d'un partenaire (qui n'est d'ailleurs pas forcément partagé ou réciproque) ; et l'état amoureux, plus long et diffus, impliqué dans le maintien de la relation et qui suppose une forme de réciprocité (Shaver and Hazan 1988; Shaver et al. 1996; Fisher et al. 2006; Burunat 2014; Lamy 2015). Tout le paragraphe précédent se concentre principalement sur ce dernier phénomène. Néanmoins, la distinction peut être importante, car on peut s'attendre également à ce que l'émotion liée au fait de « tomber amoureux » ait évolué chez de nombreuses espèces (non nécessairement monogames) pour éviter d'échantillonner trop de partenaires avant d'arrêter le choix sur un partenaire convenable à défaut d'être idéal. Les mécanismes cognitifs à l'origine du choix de partenaire restent encore relativement méconnus (Bateson and Healy 2005; Castellano 2009), et les émotions positives liées aux partenaires potentiels pourraient représenter une réponse à ces études. Guidés par la recherche d'émotions positives, les individus choisiraient un partenaire qui provoque en eux une forte émotion positive (Cabanac 1992; Gigerenzer et al. 1999; Fisher et al. 2006; Todd and Gigerenzer 2007).

Si l'amour a en effet évolué au cours du temps chez des espèces très différentes, c'est probablement que le contexte écologique lié à ces espèces aura exercé une pression de sélection analogue. Mon hypothèse est que la durabilité de l'état amoureux est fonction du niveau de monogamie de l'espèce (comparaison entre espèces monogames séquentielles et espèces monogames à long terme) et du temps nécessaire pour mener les jeunes à l'indépendance. Il

devrait ainsi exister de fortes différences selon l'écologie des espèces. De manière similaire, on pourrait s'attendre à observer des différences dans l'intensité de l'état amoureux au sein d'une même espèce en fonction de l'environnement dans lequel vivent les individus. On s'attendrait à observer une prédominance de l'amour dans les environnements où le besoin de coordination entre les parents est déterminant pour le succès reproducteur (par exemple, haut niveau de pression de prédation sur les jeunes). Enfin, l'hypothèse de la valeur adaptative de l'amour pour promouvoir la stabilité du couple n'a de sens que si les deux partenaires sont susceptibles d'éprouver cet état amoureux. Il s'agira donc au long de ces études d'évaluer la réciprocité entre partenaires et son influence sur la stabilité des couples et leur succès reproducteur.

Ce projet de recherche permettrait de jeter une lumière nouvelle sur un phénomène qui paraît souvent irrationnel, culturel et spécifiquement humain. À première vue, il peut sembler anthropomorphique de parler d'amour chez des animaux non-humains. Il y a pourtant une augmentation des observations démontrant les similarités dans les mécanismes hormonaux ou neurobiologiques impliqués dans l'appariement chez l'être humain et d'autres espèces monogames (Arbilly and Lotem 2017). Le partage de ces similarités ne permet évidemment pas d'inférer l'existence de l'amour chez ces espèces, néanmoins il justifie et rend pertinente son étude ainsi que le développement de méthodologies permettant une évaluation objective. La crainte d'être anthropomorphique ne doit pas freiner la recherche. C'est l'appel que font de plus en plus de chercheurs. Burghardt (2013) exhorte les scientifiques à pratiquer *l'anthropomorphisme critique*, Bekoff (2000) en appelle à *l'anthropomorphisme biocentré*, Arbilly (2017) évoque l'intérêt d'un *anthropomorphisme constructif*, tandis que de Waal (1999) dénonce depuis longtemps l'anthropodéni. Évidemment ces scientifiques incitent à la prudence et à la vigilance avant d'attribuer des caractéristiques typiquement humaines à d'autres animaux, mais ils encouragent à utiliser un anthropomorphisme raisonné comme approche scientifique afin de poser des hypothèses de recherche et avancer dans notre compréhension du monde animal non-humain. C'est en suivant ces recommandations, que je souhaite développer un projet de recherche dont cette thèse représente le premier jalon, sur la valeur adaptative des émotions positives et en particulier celle de l'amour chez les espèces monogames.

Références bibliographiques

- Adkins-Regan E (2005) Hormones and animal social behavior. Princeton University Press
- Adriaenssens B, Johnsson JI (2009) Personality and life-history productivity: consistent or variable association? *Trends Ecol Evol* 24:179–80. doi: 10.1016/j.tree.2008.12.003
- Adrian O, Kaiser S, Sachser N, et al (2008) Female influences on pair formation, reproduction and male stress responses in a monogamous cavy (*Galea monasteriensis*). *Horm Behav* 53:403–412. doi: 10.1016/J.YHBEH.2007.11.009
- Agrillo C, Miletto Petrazzini ME, Bisazza A (2016) Numerical abilities in fish: A methodological review. *Behav Processes* 141:161–171. doi: 10.1016/j.beproc.2017.02.001
- Ahloy-Dallaire J, Espinosa J, Mason G (in press) Play and optimal welfare: Does play indicate the presence of positive affective states? *Behav Processes*, doi: 10.1016/j.beproc.2017.11.011
- Almeida O, Gonçalves-de-Freitas E, Lopes JS, Oliveira RF (2014) Social instability promotes hormone-behavior associated patterns in a cichlid fish. *Horm Behav* 66:369–82. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.05.007
- Alonzo JJ, Mckaye KR, van den Berghe EP (2001) Parental defense of young by the convict cichlid, *Archocentrus nigrofasciatus*, in Lake Xiloá, Nicaragua. *J Aquaric Aquat Sci* 9:208–227
- Amundsen T (2003) Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. *J Fish Biol* 63:17–52. doi: 10.1111/j.1095-8649.2003.00219.x
- Anderson C, Jones R, Moscicki M, et al (2016) Seeing orange: breeding convict cichlids exhibit heightened aggression against more colorful intruders. *Behav Ecol Sociobiol* 70:647–657. doi: 10.1007/s00265-016-2085-3
- Anderson C, Keltner D, John OP (2003) Emotional convergence between people over time. *J Pers Soc Psychol* 84:1054–1068. doi: 10.1037/0022-3514.84.5.1054
- Anderson DJ, Adolphs R (2014) A framework for studying emotions across species. *Cell* 157:187–200. doi: 10.1016/j.cell.2014.03.003
- Anderson MH, Hardcastle C, Munafò MR, Robinson ESJ (2012) Evaluation of a novel translational task for assessing emotional biases in different species. 373–381. doi: 10.3758/s13415-011-0076-4
- Andersson M, Iwasa Y (1996) Sexual selection. *Trends Ecol Evol* 11:53–8
- Andersson M, Simmons LW (2006) Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol Evol* 21:296–302. doi: 10.1016/j.tree.2006.03.015
- Antunes RA, Oliveira RF (2009) Hormonal anticipation of territorial challenges in cichlid fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:15985–15989
- Aplin LM, Farine DR, Morand-Ferron J, et al (2013) Individual personalities predict social behaviour in wild networks of great tits (*Parus major*). *Ecol Lett* 16:1365–1372. doi: 10.1111/ele.12181
- Aplin LM, Farine DR, Morand-Ferron J, et al (2015) Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature* 518:538–541. doi: 10.1038/nature13998
- Arbilly M, Lotem A (2017) Constructive anthropomorphism : a functional evolutionary approach to the study of human-like cognitive mechanisms in animals. *Proc R Soc B* 284:. doi: 10.1098/rspb.2017.1616

- Ariyomo TO, Watt PJ (2013) Disassortative mating for boldness decreases reproductive success in the guppy. *Behav Ecol* 24:1320–1326. doi: 10.1093/beheco/art070
- Ariyomo TO, Watt PJ (2012) The effect of variation in boldness and aggressiveness on the reproductive success of zebrafish. *Anim Behav* 83:41–46. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.004
- Arnott G, Elwood R (2009) Probing aggressive motivation in a cichlid fish. *Biol Lett* 5:762–764. doi: 10.1098/rsbl.2009.0526
- Arnqvist G, Rowe L, Krupa JJ, Sih A (1996) Assortative mating by size: A meta-analysis of mating patterns in water striders. *Evol Ecol* 10:265–284. doi: 10.1007/BF01237684
- Aron A (2005) Reward, Motivation, and Emotion Systems Associated With Early-Stage Intense Romantic Love. *J Neurophysiol* 94:327–337. doi: 10.1152/jn.00838.2004
- Aron A, Westbay L (1996) Dimensions of the Prototype of Love. *J Pers Soc Psychol* 70:535–551. doi: 10.1037/0022-3514.70.3.535
- Asher L, Friel M, Griffin K, Collins LM (2016) Mood and personality interact to determine cognitive biases in pigs. *Biol Lett* 12:20160402. doi: 10.1098/rsbl.2016.0402
- Ask H, Idstad M, Engdahl B, Tambs K (2013) Non-random mating and convergence over time for mental health, life satisfaction, and personality: the Nord-Trøndelag Health Study. *Behav Genet* 43:108–19. doi: 10.1007/s10519-012-9578-2
- Asten T Van, Hall ML, Mulder RA (2016) Who cares? Effect of coping style and social context on brood care and defense in superb fairy-wrens. *Behav Ecol* 00:1–11. doi: 10.1093/beheco/arw096
- Bach DR, Dayan P (2017) Algorithms for survival: A comparative perspective on emotions. *Nat Rev Neurosci* 18:311–319. doi: 10.1038/nrn.2017.35
- Baerends GP (1986) On causation and function of the pre-spawning behaviour of cichlid fish. *J Fish Biol* 29:107–121
- Bagarinao T (1986) Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of three tropical marine fish species reared in the hatchery. *Mar Biol* 91:449–459
- Balshine S (2012) Patterns of parental care in vertebrates. In: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 356
- Balzarini V, Taborsky M, Wanner S, et al (2014) Mirror, mirror on the wall: The predictive value of mirror tests for measuring aggression in fish. *Behav Ecol Sociobiol* 68:871–878. doi: 10.1007/s00265-014-1698-7
- Bandyopadhyay D, Pammi VSC, Srinivasan N (2013) Role of affect in decision making. In: *Progress in Brain Research*, 1st edn. Elsevier B.V., pp 37–53
- Barlow GW (2000) *The cichlid fishes: nature's grand experiment in evolution*. Perseus, New York, USA
- Barnard S, Wells DL, Milligan ADS, et al (2018) Personality traits affecting judgement bias task performance in dogs (*Canis familiaris*). *Sci Rep* 8:1–8. doi: 10.1038/s41598-018-25224-y
- Barth R, Wallner B, Dittami J, Schams D (1997) Circulating Oxytocin in Male Guinea Pigs Affected by the Female. *Ann N Y Acad Sci* 807:593–595
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48
- Bateson M (2016) Optimistic and pessimistic biases: a primer for behavioural ecologists. *Curr Opin Behav Sci* 12:115–121. doi: 10.1016/j.cobeha.2016.09.013

- Bateson M, Desire S, Gartside SE, Wright GA (2011) Agitated honeybees exhibit pessimistic cognitive biases. *Curr Biol* 21:1070–1073. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.017
- Bateson M, Healy SD (2005) Comparative evaluation and its implications for mate choice. *Trends Ecol Evol* 20:659–664. doi: 10.1016/j.tree.2005.08.013
- Bateson M, Nettle D (2015) Development of a cognitive bias methodology for measuring low mood in chimpanzees. *PeerJ* 3:e998. doi: 10.7717/peerj.998
- Bebbington K, Hatchwell BJ (2015) Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. *Behav Ecol* 27:652–659. doi: 10.1093/beheco/arv198
- Bedarf AT, Mckaye KR, Van Den Berghe EP, et al (2001) Initial six-year expansion of an introduced piscivorous fish in a tropical Central American lake. *Biol Invasions* 3:391–404. doi: 10.1023/A:1015806700705
- Beeching S, Gross S, Bretz H, Hariatis E (1998) Sexual dichromatism in convict cichlids: the ethological significance of female ventral coloration. *Anim Behav* 56:1021–1026. doi: 10.1006/anbe.1998.0868
- Bekoff M (2000) *Animal Emotions: Exploring Passionate Natures*. Bioscience 50:861
- Bell AM (2007) Future directions in behavioural syndromes research. *Proc R Soc B* 274:755–761. doi: 10.1098/rspb.2006.0199
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim Behav* 77:771–783. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.12.022
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc B* 57:289–300
- Benshoof L (1979) The evolution of monogamy and concealed ovulation in humans. *JSocial Biol Struct* 2:95–106
- Benus RF, Den Daas S, Koolhaas JM, van Oortmerssen GA (1989) Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour* 112:176–193
- Bergmüller R, Taborsky M (2010) Animal personality due to social niche specialisation. *Trends Ecol Evol* 25:504–511. doi: 10.1016/j.tree.2010.06.012
- Bergmüller R, Taborsky M (2007) Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization. *BMC Ecol* 7:1–7. doi: 10.1186/1472-6785-7-12
- Bethell EJ (2015) A “ How-to ” guide for designing judgment bias studies to assess captive animal welfare. *J Appl Anim Welf Sci* 8705:1532–7604. doi: 10.1080/10888705.2015.1075833
- Bethell EJ, Koyama NF (2015) Happy hamsters? Enrichment induces positive judgement bias for mildly (but not truly) ambiguous cues to reward and punishment in *Mesocricetus auratus*. *R Soc open Sci* 2:140399. doi: 10.1098/rsos.140399
- Betini GS, Norris DR (2012) The relationship between personality and plasticity in tree swallow aggression and the consequences for reproductive success. *Anim Behav* 83:137–143. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.018
- Biard C, Brischox F, Meillère A, et al (2017) Growing in Cities: An Urban Penalty for Wild Birds? A Study of Phenotypic Differences between Urban and Rural Great Tit Chicks (*Parus major*). *Front Ecol Evol* 5:1–14. doi: 10.3389/fevo.2017.00079
- Birba A, Ramallo MR, Lo Nostro F, et al (2015) Reproductive and parental care physiology of *Cichlasoma dimerus* males. *Gen Comp Endocrinol* 221:193–200. doi: 10.1016/j.ygcen.2015.02.004
- Biro P, Stamps J (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends Ecol Evol* 23:361–8. doi: 10.1016/j.tree.2008.04.003

- Biro PA, Adriaenssens B, Sampson P (2014) Individual and sex-specific differences in intrinsic growth rate covary with consistent individual differences in behaviour. *J Anim Ecol* 83:1186–1195
- Bliss-Moreau E (2017) Constructing nonhuman animal emotion. *Curr Opin Psychol* 17:184–188. doi: 10.1016/j.copsyc.2017.07.011
- Bloch AN, Estela VJ, Leese JM, Itzkowitz M (2016) Male mate preference and size-assortative mating in convict cichlids: A role for female aggression? *Behav Processes* 130:81–85. doi: 10.1016/j.beproc.2016.07.010
- Boissy A, Erhard HW (2014) How studying interactions between animal emotions, cognition, and personality can contribute to improve farm animal welfare. In: Grandin T, Deesing M (eds) *Genetics and the Behavior of Domestic Animals.*, Elsevier. pp 81–113
- Boissy A, Manteuffel G, Jensen MB, et al (2007) Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiol Behav* 92:375–397. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.02.003
- Bonier F, Moore IT, Robertson RJ (2011) The stress of parenthood? Increased glucocorticoids in birds with experimentally enlarged broods. *Biol Lett* 7:944–946. doi: 10.1098/rsbl.2011.0391
- Boon AK, Réale D, Boutin S (2007) The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecol Lett* 10:1094–1104. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01106.x
- Bosch OJ, Pohl TT, Neumann ID, Young LJ (2018) Abandoned prairie vole mothers show normal maternal care but altered emotionality: Potential influence of the brain corticotropin-releasing factor system. *Behav Brain Res* 341:114–121. doi: 10.1016/J.BBR.2017.12.034
- Botero CA, Pen I, Komdeur J, Weissing FJ (2010) The evolution of individual variation in communication strategies. *Evolution (N Y)* 64:3123–3133. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01065.x
- Both C, Dingemanse NJ, Drent PJ, Tinbergen JM (2005) Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *J Anim Ecol* 74:667–674. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00962.x
- Boucaud ICA, Aguirre Smith MLN, Valère PA, Vignal C (2016a) Incubating females signal their needs during intrapair vocal communication at the nest: a feeding experiment in great tits. *Anim Behav* 122:77–86. doi: 10.1016/J.ANBEHAV.2016.09.021
- Boucaud ICA, Mariette MM, Villain AS, Vignal C (2015) Vocal negotiation over parental care? Acoustic communication at the nest predicts partners' incubation share. *Biol J Linn Soc* 117:322–336. doi: 10.1111/bij.12705
- Boucaud ICA, Perez EC, Ramos LS, et al (2017) Acoustic communication in zebra finches signals when mates will take turns with parental duties. *Behav Ecol* 28:645–656. doi: 10.1093/beheco/arw189
- Boucaud ICA, Valère PA, Aguirre Smith MLN, et al (2016b) Interactive vocal communication at the nest by parent Great Tits *Parus major*. *Ibis (Lond 1859)* 158:630–644. doi: 10.1111/ibi.12374
- Bowlby J (1969) *Attachment and loss: Vol. 1.* New York: Basic Books.
- Braithwaite VA, Huntingford F, van den Bos R (2013) Variation in Emotion and Cognition Among Fishes. *J Agric Environ Ethics* 26:7–23. doi: 10.1007/s10806-011-9355-x
- Brandstätter E, Gigerenzer G, Hertwig R (2006) The priority heuristic: Making choices without trade-offs. *Psychol Rev* 113:409–432. doi: 10.1037/0033-295X.113.2.409
- Briefer EF, Mandel R, Maignot A, et al (2017) Perception of emotional valence in horse whinnies. *Front Zool* 14:1–12. doi: 10.1186/s12983-017-0193-1
- Brilot BO, Asher L, Bateson M (2010) Stereotyping starlings are more “pessimistic.” *Anim Cogn* 13:721–731. doi: 10.1007/s10071-010-0323-z

- Brosnan SF, Jones OD, Lambeth SP, et al (2007) Endowment effects in chimpanzees. *Curr Biol* 17:1704–1707. doi: 10.1016/j.cub.2007.08.059
- Brown C, Laland K, Krause J (2011) *Fish cognition and behavior*, Wiley-Blac. Chichester, UK
- Brown C, Laland KN (2003) Social learning in fishes: a review. *Fish Fish* 4:280–288. doi: 10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x
- Brydges NM, Leach M, Nicol K, et al (2011) Environmental enrichment induces optimistic cognitive bias in rats. *Anim Behav* 81:169–175. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.030
- Bshary R, Gingins S, Vail AL (2014) Social cognition in fishes. *Trends Cogn Sci* 18:465–471. doi: 10.1016/j.tics.2014.04.005
- Bshary R, Wickler W, Fricke H (2002) Fish cognition: A primate's eye view. *Anim Cogn* 5:1–13. doi: 10.1007/s10071-001-0116-5
- Budaev S, Zworykin D (2002) Individuality in Fish Behavior: Ecology and Comparative Psychology. *J Ichthyol* 42:189–195
- Budaev S V. (1997) “Personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *J Comp Psychol* 111:399–411. doi: 10.1037//0735-7036.111.4.399
- Budaev S V., Zworykin DD, Mochek AD (1999) Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study. *Anim Behav* 58:195–202. doi: 10.1006/anbe.1999.1124
- Budaev S V, Mikheev VN, Pavlov DS (2015) Individual Differences in Behavior and Mechanisms of Ecological Differentiation on the Example of Fish. 5:462–479. doi: 10.1134/S2079086415050023
- Burghardt GM (2005) *The genesis of animal play : testing the limits*. MIT Press
- Burghardt GM (2013) Cognitive Ethology and Critical Anthropomorphism: A Snake with Two Heads and Hog-Nose Snakes That Play Dead. 73–110. doi: 10.4324/9780203761700-10
- Burghardt GM (2015) Play in fishes, frogs and reptiles. *Curr Biol* 25:R9-10. doi: 10.1016/j.cub.2014.10.027
- Burley N (1983) The meaning of assortative mating. *Ethol Sociobiol* 4:191–203
- Burman OHP, Mendl M (2018) A novel task to assess mood congruent memory bias in non-human animals. *J Neurosci Methods*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2018.07.003>
- Burman OHP, Parker R, Paul ES, Mendl M (2008) A spatial judgement task to determine background emotional state in laboratory rats, *Rattus norvegicus*. *Anim Behav* 76:801–809. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.02.014
- Burtka JL, Grindstaff JL (2015) Similar nest defence strategies within pairs increase reproductive success in the eastern bluebird, *Sialia sialis*. *Anim Behav* 100:174–182. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.12.004
- Burunat E (2014) Love Is the Cause of Human Evolution. *Adv Anthropol* 04:99–116. doi: 10.4236/aa.2014.42013
- Buss DM (2006) The evolution of love. In: Sternberg RJ, Weis K (eds) *The new psychology of love*, Yale Unive. London, pp 65–85
- Cabanac M (1992) Pleasure: the Common Currency. *J theor Biol* 155:173–200
- Candolin U (2003) The use of multiple cues in mate choice. *Biol Rev Camb Philos Soc* 78:575–95

- Cantarero A, Laaksonen T, Järvistö PE, et al (2015) Nest defence behaviour and testosterone levels in female pied flycatchers. *Ethology* 121:946–957. doi: 10.1111/eth.12407
- Careau V, Thomas D, Pelletier F, et al (2011) Genetic correlation between resting metabolic rate and exploratory behaviour in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *J Evol Biol* 24:2153–2163
- Carere C, Drent PJ, Privitera L, et al (2005) Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Anim Behav* 70:795–805. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.01.003
- Carter A, Goldizen A, Tromp S (2010) Agamas exhibit behavioral syndromes: bolder males bask and feed more but may suffer higher predation. *Behav Ecol* 21:655–661
- Carter CS, Devries AC, Getz LL (1995) Physiological substrates of mammalian monogamy: the prairie vole model. *Neurosci Biobehav Rev* 19:303–314
- Castanheira MF, Herrera M, Costas B, et al (2013) Can we predict personality in fish? Searching for consistency over time and across contexts. *PLoS One* 8:e62037. doi: 10.1371/journal.pone.0062037
- Castellano S (2009) Towards an information-processing theory of mate choice. *Anim Behav* 78:1493–1497. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.10.002
- Cerqueira M, Millot S, Castanheira MF, et al (2017) Cognitive appraisal of environmental stimuli induces emotion-like states in fish. *Sci Rep* 7:13181. doi: 10.1038/s41598-017-13173-x
- Chervet N, Zöttl M, Schürch R, et al (2011) Repeatability and heritability of behavioural types in a social cichlid. *Int J Evol Biol* 2011:321729. doi: 10.4061/2011/321729
- Chittka L, Skorupski P, Raine NE (2009) Speed – accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends Ecol Evol* 24:400–407. doi: 10.1016/j.tree.2009.02.010
- Clegg ILK, Delfour F (2017) Cognitive judgement bias is associated with frequency of anticipatory behaviour before training sessions in bottlenose dolphins. *Zoo Biol* 1–7. doi: 10.1002/zoo.21400
- Clegg ILK, Rödel HG, Delfour F (2017) Bottlenose dolphins engaging in more social affiliative behaviour judge ambiguous cues more optimistically. *Behav Brain Res* 322:115–122. doi: 10.1016/j.bbr.2017.01.026
- Clore GL, Huntsinger JR (2007) How emotions inform judgment and regulate thought. *Trends Cogn Sci* 11:393–399. doi: 10.1016/j.tics.2007.08.005
- Clore GL, Palmer J (2009) Affective guidance of intelligent agents: How emotion controls cognition. *Cogn Syst Res* 10:21–30. doi: 10.1016/j.cogsys.2008.03.002
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press
- Cockrem JF (2013) Corticosterone responses and personality in birds: Individual variation and the ability to cope with environmental changes due to climate change. *Gen Comp Endocrinol* 190:156–163. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.02.021
- Colchester C, Harrison NM (2016) Personality in Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) and its Effect on Their Breeding Success. 695–701. doi: 10.1111/eth.12516
- Constans JI, Penn DL, Ihen GH, Hope DA (1999) Interpretive biases for ambiguous stimuli in social anxiety. *Behav Res Ther* 37:643–651
- Coppens CM, Boer SF De, Koolhaas JM (2010) Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philos Trans R Soc B-Biological Sci* 365:4021–4028. doi: 10.1098/rstb.2010.0217
- Coulson JC (1966) The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *J Anim Ecol* 35:269. doi: 10.2307/2394

- Courtiol A, Etienne L, Feron R, et al (2016) The Evolution of Mutual Mate Choice under Direct Benefits. *Am Nat* 188:. doi: 10.1086/688658
- Courtiol A, Raymond M, Godelle B, Ferdy JB (2010) Mate choice and human stature: Homogamy as a unified framework for understanding mating preferences. *Evolution (N Y)* 64:2189–2203. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.00985.x
- Cussen VA, Mench JA (2014) Personality predicts cognitive bias in captive psittacines, *Amazona amazonica*. *Anim Behav* 89:123–130
- d’Ettorre P, Carere C, Demora L, et al (2017) Individual differences in exploratory activity relate to cognitive judgement bias in carpenter ants. *Behav Processes* 134:63–69. doi: 10.1016/j.beproc.2016.09.008
- Dall SR, Gosling SD, Brown G, et al (2012a) Variation in decision making. In: Hammerstein P, Stevens JR (eds) *Evolution and the mechanisms of decision making*. MIT Press, p 434
- Dall SRX, Bell AM, Bolnick DI, Ratnieks FLW (2012b) An evolutionary ecology of individual differences. *Ecol Lett* 15:1189–1198. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x
- Dall SRX, Griffith SC (2014) An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. *Front Ecol Evol* 2:1–7. doi: 10.3389/fevo.2014.00003
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecol Lett* 7:734–739. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x
- Damasio AR (1994) *Descartes’ error: emotion, reason, and the human brain*, Grosset/Pu. New York, USA
- Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F (2005) *Stratégies de recherche en écologie comportementale*. In: *Écologie comportementale: Cours et questions de réflexion*, Dunod. Paris, France
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public information: from nosy neighbours to cultural evolution. *Science (80-)* 305:487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Darwin C (1872) *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Murray, London, UK
- Davey GCL, Bickerstaffe S, Macdonald BA (2006) Experienced disgust causes a negative interpretation bias: A causal role for disgust in anxious psychopathology. *Behav Res Ther* 44:1375–1384. doi: 10.1016/j.brat.2005.10.006
- David M, Auclair Y, Cézilly F (2011) Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Anim Behav* 81:219–224. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.10.008
- David M, Cézilly F (2011) Personality May Confound Common Measures of Mate- Choice. *PLoS One* 6:e24778. doi:10.1371/journal.pone.0024778. doi: 10.1371/journal.pone.0024778
- David M, Gillingham MAF, Salignon M, et al (2014) Speed-accuracy trade-off and its consequences in a scramble competition context. *Anim Behav* 90:255–262. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.02.009
- David M, Pinxten R, Martens T, et al (2015) Exploration behavior and parental effort in wild great tits: partners matter. *Behav Ecol Sociobiol*. doi: 10.1007/s00265-015-1921-1
- Dawkins MS (2017) Animal welfare with and without consciousness. *J Zool* 301:1–10. doi: 10.1111/jzo.12434
- Dawkins MS (2000) Animal Minds and Animal Emotions. *Am Zool* 40:883–888. doi: 10.1093/icb/40.6.883

- de Vere AJ, Kuczaj SA (2016) Where are we in the study of animal emotions? *Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci* 7:354–362. doi: 10.1002/wcs.1399
- de Waal FBM (2011) What is an animal emotion? *Ann N Y Acad Sci* 1224:191–206. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05912.x
- de Waal FBM (1999) Anthropomorphism and anthropodenial: consistency in our thinking about humans and other animals. *Philos Top* 27:255–280. doi: 10.1177/109442810034002
- Dechaume-Moncharmont F-X, Brom T, Cézilly F (2016) Opportunity costs resulting from scramble competition within the choosy sex severely impair mate choosiness. *Anim Behav* 114:249–260. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.02.019
- Dechaume-Moncharmont F-X, Cornuau JH, Keddar I, et al (2011) Rapid assessment of female preference for male size predicts subsequent choice of spawning partner in a socially monogamous cichlid fish. *C R Biol* 334:906–10. doi: 10.1016/j.crvi.2011.08.004
- Dechaume-Moncharmont F-X, Freychet M, Motreuil S, Cézilly F (2013) Female mate choice in convict cichlids is transitive and consistent with a self-referent directional preference. *Front Zool* 10:69. doi: 10.1186/1742-9994-10-69
- Désiré L, Boissy A, Veissier I (2002) Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behav Processes* 60:165–180. doi: 10.1016/S0376-6357(02)00081-5
- Destrez A, Deiss V, Belzung C, et al (2012) Does reduction of fearfulness tend to reduce pessimistic-like judgment in lambs? *Appl Anim Behav Sci* 139:233–241. doi: 10.1016/J.APPLANIM.2012.04.006
- Dingemans N, Réale D (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142:1159–1184. doi: 10.1163/156853905774539445
- Dingemans NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc R Soc B* 271:847–852. doi: 10.1098/rspb.2004.2680
- Dingemans NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2009) Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol Evol* 25:. doi: 10.1016/j.tree.2009.07.013
- Dingemans NJ, Wolf M (2010) Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philos Trans R Soc Ser B* 365:3947–3958. doi: 10.1098/rstb.2010.0221
- Dingemans NJ, Wolf M (2013) Between-individual differences in behavioural plasticity within populations : causes and consequences. *Anim Behav* 85:1031–1039. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.12.032
- Dolan RJ (2002) Emotion, Cognition, and Behavior. *Science* (80-) 298:1191–1194. doi: 10.1126/science.1076358
- Dougherty LR, Guilleme LM (2018) Linking personality and cognition: a meta-analysis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 373:20170282. doi: 10.1098/rstb.2017.0282
- Douglas C, Bateson M, Walsh C, et al (2012) Environmental enrichment induces optimistic cognitive biases in pigs. *Appl Anim Behav Sci* 139:65–73. doi: 10.1016/j.applanim.2012.02.018
- Doyle RE, Vidal S, Hinch GN, et al (2010) The effect of repeated testing on judgement biases in sheep. *Behav Processes* 83:349–352. doi: 10.1016/j.beproc.2010.01.019
- Drayton LA, Brosnan SF, Carrigan J, Stoinski TS (2013) Endowment effects in gorillas. *J Comp Psychol* 127:365–369. doi: 10.1037/a0031902
- Duckworth RA (2006) Behavioral correlations across breeding contexts provide a mechanism for a cost of aggression. *Behav Ecol* 17:1011–1019. doi: 10.1093/beheco/arl035

- Dufour V, Pelé M, Sterck EHM, Thierry B (2007) Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: coping with waiting time in an exchange task. *J Comp Psychol* 121:145–55. doi: 10.1037/0735-7036.121.2.145
- Dugatkin LA (1996) Copying and mate choice. In: Heyes CM, Galef BG (eds) *Social learning in animals : the roots of culture*. Academic Press, p 411
- Earley RL, Hsu Y, Wolf LL (2000) The use of standard aggression testing methods to predict combat behaviour and contest outcome in *Rivulus marmoratus* dyads (Teleostei: Cyprinodontidae). *Ethology* 106:743–761. doi: 10.1046/j.1439-0310.2000.00586.x
- Elie JE, Mariette MM, Soula HA, et al (2010) Vocal communication at the nest between mates in wild zebra finches: A private vocal duet? *Anim Behav* 80:597–605. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.06.003
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AMP, Clayton NS (2007) Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:489–505. doi: 10.1098/rstb.2006.1991
- Etienne L, Rousset F, Godelle B, Courtiol A (2014) How choosy should I be? The relative searching time predicts evolution of choosiness under direct sexual selection. *Proc Biol Sci* 281:20140190. doi: 10.1098/rspb.2014.0190
- Faustino AI, Oliveira GA, Oliveira RF (2015) Linking appraisal to behavioral flexibility in animals: implications for stress research. *Front Behav Neurosci* 9:1–7. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00104
- Fawcett TW, Fallenstein B, Higginson AD, et al (2014) The evolution of decision rules in complex environments. *Trends Cogn Sci* 18:153–161. doi: 10.1016/j.tics.2013.12.012
- Fawcett TW, Hamblin S, Giraldeau LA (2013) Exposing the behavioral gambit: The evolution of learning and decision rules. *Behav Ecol* 24:2–11. doi: 10.1093/beheco/ars085
- Fawcett TW, McNamara JM, Houston (2012) When is it adaptive to be patient? A general framework for evaluating delayed rewards. *Behav Processes* 89:128–136. doi: 10.1016/j.beproc.2011.08.015
- Finkel EJ, Eastwick PW (2015) Attachment and pairbonding. *Curr Opin Behav Sci* 3:7–11. doi: 10.1016/j.cobeha.2014.12.006
- Fischer A, Hess U (2017) Mimicking emotions. *Curr Opin Psychol* 17:151–155. doi: 10.1016/j.copsyc.2017.07.008
- Fisher HE (1998) Lust, attraction, and attachment in mammalian reproduction. *Hum. Nat.* 9:23–52
- Fisher HE (2016) *Anatomy of love : a natural history of mating, marriage, and why we stray*. W.W. Norton & Company, New York, USA
- Fisher HE, Aron A, Brown LL (2006) Romantic love: a mammalian brain system for mate choice. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 361:2173–2186. doi: 10.1098/rstb.2006.1938
- Flemming TM, Jones OD, Mayo L, et al (2012) The endowment effect in orangutans. *Int J Comp Psychol* 25:285–298
- Fletcher GJO, Kerr PSG (2010) Through the eyes of love: reality and illusion in intimate relationships. *Psychol Bull* 136:627–58. doi: 10.1037/a0019792
- Fletcher GJO, Simpson JA, Campbell L, Overall NC (2015) Pair-Bonding, romantic Love, and evolution: the curious case of *Homo sapiens*. *Perspect Psychol Sci* 10:20 –36. doi: 10.1177/1745691614561683
- Foerster K, Delhey K, Johnsen A, et al (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425:714–717
- Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, et al (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *Am Nat* 158:124–135. doi: 10.1086/321307

- Friel M, Kunc HP, Griffin K, et al (2016) Acoustic signalling reflects personality in a social mammal. *R Soc open Sci* 3:160178. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160178>
- Fürtbauer I, Pond A, Heistermann M, King AJ (2015) Personality, plasticity and predation: linking endocrine and behavioural reaction norms in stickleback fish. *Funct Ecol* 29:931–940. doi: 10.1111/1365-2435.12400
- Gabriel PO, Black JM (2012) Behavioural syndromes, partner compatibility and reproductive performance in Steller’s jays. *Ethology* 118:76–86. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01990.x
- Gagliardi-Seeley J, Leese J, Santangelo N, Itzkowitz M (2009) Mate choice in female convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) and the relationship between male size and dominance. *J Ethol* 27:249–254. doi: 10.1007/s10164-008-0111-2
- Gagliardi-Seeley JL, Itzkowitz M (2006) Male size predicts the ability to defend offspring in the biparental convict cichlid *Archocentrus nigrofasciatus*. *J Fish Biol* 69:1239–1244. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01174.x
- Galef BG, White (1998) Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Anim Behav* 55:545–52
- Galhardo L, Vitorino A, Oliveira RF (2012) Social familiarity modulates personality trait in a cichlid fish. *Biol Lett* 8:936–938. doi: 10.1098/rsbl.2012.0500
- Galipaud M, Bollache L, Dechaume-Moncharmont FX (2013) Assortative mating by size without a size-based preference: The female-sooner norm as a mate-guarding criterion. *Anim Behav* 85:35–41. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.09.038
- Galipaud M, Bollache L, Oughadou A, Dechaume-Moncharmont FX (2015a) Males do not always switch females when presented with a better reproductive option. *Behav Ecol* 26:359–366. doi: 10.1093/beheco/aru195
- Galipaud M, Bollache L, Wattier R, et al (2015b) Overestimation of the strength of size-assortative pairing in taxa with cryptic diversity: A case of Simpson’s paradox. *Anim Behav* 102:217–221. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.01.032
- Gaunt R (2006) Couple similarity and marital satisfaction: are similar spouses happier? *J Pers* 74:1401–20. doi: 10.1111/j.1467-6494.2006.00414.x
- Gigerenzer G (2008) Why heuristics work. *Perspect Psychol Sci* 3:20–29. doi: 10.2307/40212224
- Gigerenzer G, Todd PM (1999) Fast and frugal heuristics: the adaptive toolbox. In: *Simple heuristics that make us smart*, Oxford Uni. Oxford, UK, pp 3–34
- Gigerenzer G, Todd PM, ABC Research Group. (1999) *Simple heuristics that make us smart*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Gillis JS, Avis W. (1980) The male-taller norm in mate selection. *Personal Soc Psychol Bull* 6:396–401
- Giske J, Eliassen S, Fiksen Ø, et al (2013) Effects of the emotion system on adaptive behavior. *Am Nat* 182:689–703. doi: 10.1086/673533
- Godin J-GJ, Dugatkin LA (1996) Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93:10262–10267
- Gonzaga GC, Carter S, Galen Buckwalter J (2010) Assortative mating, convergence, and satisfaction in married couples. *Pers Relatsh* 17:634–644. doi: 10.1111/j.1475-6811.2010.01309.x
- Gonzaga GC, Haselton MG (2007) The evolution of love and long-term bonds. In: Forgas J, Fitness J (eds) *Social Relationships: Cognitive, Affective, and Motivational Processes*. Psychology Press, New York, USA, pp 1–27

- Gonzaga GC, Keltner D, Londahl E a, Smith MD (2001) Love and the commitment problem in romantic relations and friendship. *J Pers Soc Psychol* 81:247–262. doi: 10.1037/0022-3514.81.2.247
- Good PI (2005) Introduction to statistics through resampling methods and R/S-PLUS. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA
- Gosling SD (2001) From mice to men: What can we learn about personality from animal research. *Am Psychol Assoc* 127:45–86
- Gosling SD (2008) Personality in Non-human Animals. *Soc Personal Psychol Compass* 2:985–1001. doi: 10.1111/j.1751-9004.2008.00087.x Personality
- Griffith SC, Pryke SR, Buttemer WA (2011) Constrained mate choice in social monogamy and the stress of having an unattractive partner. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:2789–2805. doi: 10.1002/hlca.19350180193
- Groothuis TGG, Carere C (2005) Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neurosci Biobehav Rev* 29:137–150. doi: 10.1016/j.neubiorev.2004.06.010
- Guayasamin OL, Couzin ID, Miller NY (2016) Behavioural plasticity across social contexts is regulated by the directionality of inter-individual differences. *Behav Processes*. doi: 10.1016/j.beproc.2016.10.004
- Gumm JM, Itzkowitz M (2007) Pair-bond formation and breeding-site limitation in the convict cichlid, *Archocentrus nigrofasciatus*. *Acta Ethol* 10:29–33. doi: 10.1007/s10211-007-0028-8
- Gygax L (2014) The A to Z of statistics for testing cognitive judgement bias. *Anim Behav* 95:59–69. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.06.013
- Harding EJ, Paul ES, Mendl M (2004) Cognitive bias and affective state. *Nature* 427:312. doi: 10.1038/427312a
- Harris MR, Siefferman L (2014) Interspecific competition influences fitness benefits of assortative mating for territorial aggression in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *PLoS One* 9:e88668. doi: 10.1371/journal.pone.0088668
- Hau M, Goymann W (2015) Endocrine mechanisms, behavioral phenotypes and plasticity: known relationships and open questions. *Front Zool* 12:. doi: 10.1186/1742-9994-12-S1-S7
- Hazan C, Shaver P (1987) Romantic love conceptualized as an attachment process. *J Pers Soc Psychol* 52:511–524. doi: 10.1037/0022-3514.52.3.511
- Hegy G, Laczi M (2015) Using full models, stepwise regression and model selection in ecological data sets: Monte Carlo simulations. *Ann Zool Fenn* 52:257–279
- Helfman GS, Schultz ET (1984) Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Anim Behav* 32:379–384. doi: 10.1016/S0003-3472(84)80272-9
- Hendrick C, Hendrick SS (1988) Lovers wear rose colored glasses. *J Soc Pers Relat* 5:161–183. doi: 10.1177/026540758800500203
- Hennessy MB (1997) Hypothalamic-pituitary-adrenal responses to brief social separation. *Neurosci Biobehav Rev* 21:11–29
- Herborn KA, Heidinger BJ, Alexander L, Arnold KE (2014) Personality predicts behavioral flexibility in a fluctuating, natural environment. 25:1374–1379. doi: 10.1093/beheco/aru131
- Hernandez AM, Perez EC, Mulard H, et al (2016) Mate call as reward: Acoustic communication signals can acquire positive reinforcing values during adulthood in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *J Comp Psychol* 130:36–43. doi: 10.1037/a0040027

- Hertel G, Neuhof J, Theuer T, Kerr NL (2000) Mood effects on cooperation in small groups: Does positive mood simply lead to more cooperation? *Cogn Emot* 14:441–472. doi: 10.1080/026999300402754
- Hile AG, Plummer TK, Striedter GF (2000) Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Anim Behav* 59:1209–1218. doi: 10.1006/anbe.1999.1438
- Hintze S, Melotti L, Colosio S, et al (2018) A cross-species judgement bias task: Integrating active trial initiation into a spatial Go/No-go task. *Sci Rep* 8:1–13. doi: 10.1038/s41598-018-23459-3
- Hirschenhauser K (2012) Testosterone and partner compatibility: evidence and emerging questions. *Ethology* 118:799–811. doi: 10.1111/j.1439-0310.2012.02087.x
- Hirschenhauser K, Möstl E, Kotrschal K (1999) Within-pair testosterone covariation and reproductive output in Greylag Geese *Anser anser*. *Ibis (Lond 1859)* 141:577–586
- Hollander FA, Van Overveld T, Tokka I, Matthysen E (2008) Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*). *Ethology* 114:405–412. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01488.x
- Houston AI, McNamara JM, Steer MD (2007a) Do we expect natural selection to produce rational behaviour? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:1531–43. doi: 10.1098/rstb.2007.2051
- Houston AI, McNamara JM, Steer MD (2007b) Violations of transitivity under fitness maximization. *Biol Lett* 3:365–7. doi: 10.1098/rsbl.2007.0111
- Humbad MN, Donnellan MB, Iacono WG, et al (2010) Is spousal similarity for personality a matter of convergence or selection? *Pers Individ Dif* 49:827–830. doi: 10.1016/j.paid.2010.07.010
- Humbad MN, Donnellan MB, Iacono WG, et al (2013) Quantifying the Association between Personality Similarity and Marital Adjustment Using Profile Correlations: A Cautionary Tale. *J Res Pers* 47:97–106. doi: 10.1016/j.jrp.2012.09.007
- Hunt KE, Hahn TP, Wingfield JC (2014) Endocrine influences on parental care during a short breeding season: testosterone and male parental care in Lapland longspurs (*Calcarius lapponicus*). *Behav Ecol Sociobiol* 45:360–369
- Hutchinson JMC, Gigerenzer G (2005) Simple heuristics and rules of thumb: Where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behav Processes* 69:97–124. doi: 10.1016/j.beproc.2005.02.019
- Ihle M, Kempenaers B, Forstmeier W (2015) Fitness benefits of mate choice for compatibility in a socially monogamous species. *PLOS Biol* 13:e1002248. doi: 10.1371/journal.pbio.1002248
- Imfeld-Mueller S, Van Wezemaal L, Stauffacher M, et al (2011) Do pigs distinguish between situations of different emotional valences during anticipation? *Appl Anim Behav Sci* 131:86–93. doi: 10.1016/j.applanim.2011.02.009
- Ingley SJ, Johnson JB (2014) Animal personality as a driver of reproductive isolation. *Trends Ecol Evol* 29:369–71. doi: 10.1016/j.tree.2014.04.008
- Izkowitz M, Santangelo N, Cleveland A, et al (2005) Is the selection of sex-typical parental roles based on an assessment process? A test in the monogamous convict cichlid fish. *Anim Behav* 69:95–105. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.12.027
- Izkowitz M, Santangelo N, Richter M (2001) Parental division of labour and the shift from minimal to maximal role specializations: an examination using a biparental fish. *Anim Behav* 61:1237–1245. doi: 10.1006/anbe.2000.1724
- Izkowitz M, Santangelo N, Richter M (2003) How does a parent respond when its mate emphasizes the wrong role? A test using a monogamous fish. *Anim Behav* 66:863–869. doi: 10.1006/anbe.2002.2291

- Itzkowitz M, Santangelo N, Richter M (2002) How Similar is the Coordination of Parental Roles Among Different Pairs? An Examination of a Monogamous Fish. *Ethology* 108:727–738. doi: 10.1046/j.1439-0310.2002.00805.x
- Jiang Y, Bolnick DI, Kirkpatrick M (2013) Assortative mating in animals. *Am Nat* 181:E125–38. doi: 10.1086/670160
- Johnston VH, Ryder JP (1987) Divorce in Larids: A Review. *Colon Waterbirds* 10:16. doi: 10.2307/1521226
- Johnstone RA, Hinde CA (2006) Negotiation over offspring care--how should parents respond to each other's efforts? *Behav Ecol* 17:818–827. doi: 10.1093/beheco/arl009
- Jones K, Godin J-GJ (2010) Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proc Biol Sci* 277:625–32. doi: 10.1098/rspb.2009.1607
- Jones RB, Satterlee DG, Ryder FH (1992) Fear and distress in Japanese quail chicks of two lines genetically selected for low or high adrenocortical response to immobilization stress. *Horm Behav* 26:385–393
- Jones RD, Satterlee DG, Cadd GG (1999) Timidity in Japanese quail: Effects of vitamin C and divergent selection for adrenocortical response. *Physiol Behav* 67:117–120
- Kacelnik A (2006) Meanings of rationality. In: Hurley S, Nudds M (eds) *Rational animals?* Oxford Uni. New York, USA, pp 87–106
- Kacelnik A (2003) The evolution of patience. In: Loewenstein G, Read D, Baumeister RF (eds) *Time and decision: economic and psychological perspectives on intertemporal choice*. Russell Sage Foundation, p 569
- Kahneman D (2011) *Thinking, Fast and Slow*, Farrar, St. New York, USA
- Kahneman D, Knetsch JL, Thaler RH (1990) Experimental Tests of the Endowment Effect and the Coase Theorem. *J Polit Econ* 98:1325–1348
- Kamiya T, O'Dwyer K, Westerdahl H, et al (2014) A quantitative review of MHC-based mating preference: The role of diversity and dissimilarity. *Mol Ecol* 23:5151–5163. doi: 10.1111/mec.12934
- Keenleyside MHA, Bailey RC, Young VH (1990) Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 112:3–4
- Ketterson ED, Atwell JW, McGlothlin JW (2009) Phenotypic integration and independence: Hormones, performance, and response to environmental change. *Integr Comp Biol* 49:365–379. doi: 10.1093/icb/icp057
- Kidd CE, Kidd MR, Hofmann H a (2010) Measuring multiple hormones from a single water sample using enzyme immunoassays. *Gen Comp Endocrinol* 165:277–85. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.07.008
- Kight CR, David M, Dall SR (2013) *The evolution of animal personality variation*. eLS John Wiley Sons, Ltd Chichester. doi: 10.1002/9780470015902.a0024662
- Killen SS, Marras S, Metcalfe NB, et al (2013) Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends Ecol Evol* 28:651–658. doi: 10.1016/j.tree.2013.05.005
- Kirkpatrick M, Rand AS, Ryan MJ (2006) Mate choice rules in animals. *Anim Behav* 71:1215–1225. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.11.010
- Kis A, Hernadi A, Kanizsar O, et al (2015) Oxytocin induces positive expectations about ambivalent stimuli (cognitive bias) in dogs. *Horm Behav* 69:1–7. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.12.004

- Kittilsen S (2013) Functional aspects of emotions in fish. *Behav Processes* 100:153–159. doi: 10.1016/j.beproc.2013.09.002
- Kohda M, Takashi H, Takeyama T, et al (2018) Cleaner wrasse pass the mark test. What are the implications for consciousness and self-awareness testing in animals? *PLOS Biol* 397067. doi: <https://doi.org/10.1101/397067>
- Konttinen P, Pietiäinen H, Huttunen K, et al (2009) Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behav Ecol* 20:789–796. doi: 10.1093/beheco/arp062
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, et al (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci Biobehav Rev* 23:925–935
- Kortet R, Vainikka A, Janhunen M, et al (2014) Behavioral variation shows heritability in juvenile brown trout *Salmo trutta*. *Behav Ecol Sociobiol* 68:927–934. doi: 10.1007/s00265-014-1705-z
- Kralik JD, Xu ER, Knight EJ, et al (2012) When Less Is More: Evolutionary Origins of the Affect Heuristic. *PLoS One* 7:e462407. doi: 10.1371/journal.pone.0046240
- Kralj-Fišer S, Sanguino Mostajo GA, Preik O, et al (2013) Assortative mating by aggressiveness type in orb weaving spiders. *Behav Ecol* 24:824–831. doi: 10.1093/beheco/art030
- Krebs JR, Davies NB (1997) The evolution of behavioural ecology. In: *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, Blackwell. Oxford, UK:
- Kurvers RHJM, Eijkelenkamp B, van Oers K, et al (2009) Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Anim Behav* 78:447–453. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.002
- Kurvers RHJM, van Oers K, Nolet B a, et al (2010) Personality predicts the use of social information. *Ecol Lett* 13:829–37. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01473.x
- Lakshminaryanan V, Chen MK, Santos LR (2008) Endowment effect in capuchin monkeys. *Philos Trans R Soc Ser B* 363:3837–3844. doi: 10.1098/rstb.2008.0149
- Laland KN (2004) Social learning strategies. *Anim Learn Behav* 32:4–14. doi: 10.3758/BF03196002
- Laland KN, Atton N, Webster MM (2011) From fish to fashion: experimental and theoretical insights into the evolution of culture. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 366:958–968. doi: 10.1098/rstb.2010.0328
- Lalot M, Ung D, Péron F, et al (2016) You know what? I'm happy. Cognitive bias is not related to personality but is induced by pair-housing in canaries (*Serinus canaria*). *Behav Processes* 1–8. doi: 10.1016/j.beproc.2016.09.012
- Lamprecht J, Rebhan T (1997) Factors influencing pairbond stability in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Behav Processes* 39:161–176
- Lamy L (2015) Beyond Emotion: Love as an Encounter of Myth and Drive. *Emot Rev* 8:97–107. doi: 10.1177/1754073915594431
- Laskowski KL, Montiglio P, Pruitt JN (2016) Individual and Group Performance Suffers from Social Niche Disruption Individual and Group Performance Suffers from Social Niche Disruption. *Am Nat* 187:000–000. doi: 10.1086/686220
- Laubu C, Dechaume-Moncharmont F-X, Motreuil S, Schweitzer C (2016) Mismatched partners that achieve postpairing behavioral similarity improve their reproductive success. *Sci Adv* 2:e1501013. doi: 10.1126/sciadv.1501013
- Lavery RJ, Reeb SG (1994) Effect of mate removal on current and subsequent parental care in the convict cichlid (Pisces: Cichlidae). *Ethology* 97:265–277
- Lecorps B, Weary DM, von Keyserlingk MAG (2018) Pessimism and fearfulness in dairy calves. *Sci Rep* 8:1421. doi: 10.1038/s41598-017-17214-3

- Lee-Jenkins SSY, Smith ML, Wisenden BD, et al (2015) Genetic evidence for mixed broods and extra-pair matings in a socially monogamous biparental cichlid fish. *Behaviour* 152:1507–1526. doi: 10.1163/1568539x-00003289
- Leese JM (2012) Sex differences in the function of pair bonding in the monogamous convict cichlid. *Anim Behav* 83:1187–1193. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.02.009
- Lemieux R, Hale JL (2000) Intimacy, Passion, and Commitment among Married Individuals: Further Testing of the Triangular Theory of Love. *Psychol Rep* 87:941–948. doi: 10.2466/pr0.2000.87.3.941
- Lempert KM, Phelps EA (2014) Neuroeconomics of Emotion and Decision Making. In: Glimcher PW, Fehr E (eds) *Neuroeconomics. Decision Making and the Brain*. Elsevier, pp 219–236
- Leniowski K, Węgrzyn E (2018) Synchronisation of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. *Sci Rep* 8:7385. doi: 10.1038/s41598-018-25746-5
- Levecque K, Anseel F, De Beuckelaer A, et al (2017) Work organization and mental health problems in PhD students. *Res Policy* 46:868–879. doi: 10.1016/J.RESPOL.2017.02.008
- Lieberwirth C, Wang Z (2016) The neurobiology of pair bond formation, bond disruption, and social buffering. *Curr Opin Neurobiol* 40:8–13. doi: 10.1016/j.conb.2016.05.006
- Lieberwirth C, Wang Z (2014) Social bonding: regulation by neuropeptides. *Front Neurosci* 8:171. doi: 10.3389/fnins.2014.00171
- Lissåker M, Kvarnemo C (2006) Ventilation or nest defense — parental care trade-offs in a fish with male care. *Behav Ecol Sociobiol* 60:864–873. doi: 10.1007/s00265-006-0230-0
- Loewenstein G (2000) Emotions in economic theory and economic behavior. *Am Econ Rev* 90:426–432. doi: 10.2307/117263
- Louâpre P, van Alphen JJM, Pierre JS (2010) Humans and insects decide in similar ways. *PLoS One* 5:1–9. doi: 10.1371/journal.pone.0014251
- Lucon-Xiccato T, Bisazza A (2017) Individual differences in cognition among teleost fishes. *Behav Processes* 1–12. doi: 10.1016/j.beproc.2017.01.015
- Magnhagen C, Staffan F (2005) Is boldness affected by group composition in young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*)? *Behav Ecol Sociobiol* 57:295–303. doi: 10.1007/s00265-004-0834-1
- Makie D, Itzkowitz M (1985) The effects of mate separation on pair re-formation in the Texas cichlid fish (*Cichlasoma cyanoguttatum*). *Behav Processes* 11:435–438. doi: 10.1016/0376-6357(85)90008-7
- Manica A (2002) Filial cannibalism in teleost fish. *Biol Rev Camb Philos Soc* 77:261–77
- Mank JE, Promislow DEL, Avise JC (2005) Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution (N Y)* 59:1570–1578. doi: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01806.x
- Mariette MM, Griffith SC (2012) Nest visit synchrony is high and correlates with reproductive success in the wild Zebra finch *Taeniopygia guttata*. *J Avian Biol* 43:131–140. doi: 10.1111/j.1600-048X.2012.05555.x
- Mariette MM, Griffith SC (2015) The Adaptive Significance of Provisioning and Foraging Coordination between Breeding Partners. *Am Nat* 185:270–280. doi: 10.1086/679441
- Markman S, Yomtov Y, Wright J (1995) Male parental care in the orange-tufted sunbird – behavioral-adjustments in provisioning and nest guarding effort. *Anim Behav* 50:655–669
- Marshall JAR, Trimmer PC, Houston AI, McNamara JM (2013) On evolutionary explanations of cognitive biases. *Trends Ecol Evol* 28:469–473. doi: 10.1016/j.tree.2013.05.013

- Marston PJ, Hecht ML, Manke ML, et al (1998) The subjective experience of intimacy, passion, and commitment in heterosexual loving relationships. *Pers Relatsh* 5:15–30. doi: 10.1111/j.1475-6811.1998.tb00157.x
- Martins TLF, Roberts ML, Giblin I, et al (2007) Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Horm Behav* 52:445–453. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.06.007
- Marzouki Y, Gullstrand J, Goujon A (2014) Baboons' Response Speed Is Biased by Their Moods. *PLoS One* 9:e102562. doi: 10.1371/journal.pone.0102562
- Matheson SM, Asher L, Bateson M (2008) Larger, enriched cages are associated with 'optimistic' response biases in captive European starlings (*Sturnus vulgaris*). 109:374–383. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.007
- Mays HL, Hill GE (2004) Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends Ecol Evol* 19:554–9. doi: 10.1016/j.tree.2004.07.018
- Mazue GPF, Dechaume-Moncharmont F-X, Godin J-GJ (2015) Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behav Ecol* 26:900–908. doi: 10.1093/beheco/arv030
- McDonald ND, Rands SA, Hill F, et al (2016) Consensus and experience trump leadership, suppressing individual personality during social foraging. *Sci Adv* 2:e1600892. doi: 10.1126/sciadv.1600892
- McKaye KR (1986) Mate choice and size assortative pairing by the cichlid fishes of Lake Jiloá, Nicaragua. *J Fish Biol* 29:135–150. doi: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb05005.x
- McKaye KR (1977) Competition for breeding sites between the cichlid fishes of lake Jiloá, Nicaragua. *Ecology* 58:291–302
- McNamara JM, Houston AI (2009) Integrating function and mechanism. *Trends Ecol Evol* 24:670–675. doi: 10.1016/J.TREE.2009.05.011
- Mendelson TC, Fitzpatrick CL, Hauber E, et al (2016) Cognitive Phenotypes and the Evolution of Animal Decisions. *Trends Ecol Evol* 31:850–859. doi: 10.1016/j.tree.2016.08.008
- Mendl M, Burman OHP, Parker RMA, Paul ES (2009) Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare : Emerging evidence and underlying mechanisms. *Appl Anim Behav Sci J* 118:161–181. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.023
- Mendl M, Burman OHP, Paul ES (2010) An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proc R Soc B Biol Sci* 277:2895–2904. doi: 10.1098/rspb.2010.0303
- Merten S Von, Zwolak R, Rychlik L (2017) Social personality : a more social shrew species exhibits stronger differences in personality types. 127:125–134. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.02.021
- Miller N (2017) Cognition in fishes. *Behav Processes*. doi: 10.1016/j.beproc.2017.03.013
- Millot S, Cerqueira M, Filipa M, et al (2014) Use of conditioned place preference / avoidance tests to assess affective states in fish. *Appl Anim Behav Sci* 154:104–111. doi: 10.1016/j.applanim.2014.02.004
- Monceau K, Dechaume-Moncharmont F-X, Moreau J, et al (2017) Personality, immune response and reproductive success: an appraisal of the pace-of-life syndrome hypothesis. *J Anim Ecol* 86:932–942. doi: 10.1111/1365-2656.12684
- Monestier C, Gilot-Fromont E, Morellet N, et al (2016) Individual variation in an acute stress response reflects divergent coping strategies in a large herbivore. *Behav Processes* 132:22–28. doi: 10.1016/j.beproc.2016.09.004

- Montiglio P-O, Dammhahn M, Dubuc Messier G, Réale D (2018) The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behav Ecol Sociobiol* 72:116. doi: 10.1007/s00265-018-2526-2
- Montiglio P, Ferrari C, Réale D (2013) Social niche specialization under constraints : personality , social interactions and environmental heterogeneity. *Philos Trans R Soc Ser B* 368:20120343
- Montiglio PO, Garant D, Pelletier F, Réale D (2014) Intra-individual variability in fecal cortisol metabolites varies with lifetime exploration and reproductive life history in eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Behav Ecol Sociobiol* 69:1–11. doi: 10.1007/s00265-014-1812-x
- Moscicki MK, Hurd PL (2015) Sex, boldness and stress experience affect convict cichlid, *Amatitlania nigrofasciata*, open field behaviour. *Anim Behav* 107:105–114. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.05.027
- Moss S, Tittaferante S, Way GP, et al (2015) Interactions between aggression, boldness and shoaling within a brood of convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciatus*). *Behav Processes* 121:63–69. doi: 10.1016/j.beproc.2015.10.012
- Muramatsu R, Hanoch Y (2005) Emotions as a mechanism for boundedly rational agents: The fast and frugal way. *J Econ Psychol* 26:201–221. doi: 10.1016/j.joep.2004.03.001
- Murphy E, Nordquist RE, van der Staay FJ (2013) Responses of conventional pigs and Göttingen miniature pigs in an active choice judgement bias task. *Appl Anim Behav Sci* 148:64–76. doi: 10.1016/j.applanim.2013.07.011
- Murphy E, Nordquist RE, van der Staay FJ (2014) A review of behavioural methods to study emotion and mood in pigs, *Sus scrofa*. *Appl Anim Behav Sci* 159:9–28. doi: 10.1016/j.applanim.2014.08.002
- Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev Camb Philos Soc* 85:935–56. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x
- Nakahashi W, Ohtsuki H (2015) When is emotional contagion adaptive? *J Theor Biol* 380:480–488. doi: 10.1016/J.JTBI.2015.06.014
- Nettle D (2005) *Happiness. The Science behind your smile*, Oxford Uni. Oxford, UK
- Nettle D, Bateson M (2012) The evolutionary origins of mood and its disorders. *Curr Biol* 22:R712–R721. doi: 10.1016/j.cub.2012.06.020
- Nettle D, Penke L (2010) Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology. *Philos Trans R Soc Ser B* 365:4043–4050. doi: 10.1098/rstb.2010.0061
- Nicolaus M, Tinbergen JM, Ubels R, et al (2016) Density fluctuations represent a key process maintaining personality variation in a wild passerine bird. *Ecol Lett* 19:478–486. doi: 10.1111/ele.12584
- Nieder A, Miller EK (2003) Coding of cognitive magnitude: Compressed scaling of numerical information in the primate prefrontal cortex. *Neuron* 37:149–157. doi: 10.1016/S0896-6273(02)01144-3
- Niemelä PT, Dingemans NJ (2014) Artificial environments and the study of ‘adaptive’ personalities. 1–3. doi: 10.1016/j.tree.2014.02.007
- Niemelä PT, Dingemans NJ, Alioravainen N, et al (2013) Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history. *Behav Ecol* 24:935–941. doi: 10.1093/beheco/art014
- Niemelä PT, Vainikka A, Hedrick A V., Kortet R (2012) Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Funct Ecol* 26:450–456. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01939.x

- Noonan KC (1983) Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Anim Behav* 31:1005–1010. doi: 10.1016/S0003-3472(83)80005-0
- Nuttall B, Keenleyside HA (1993) Mate choice by the male convict cichlid. *Ethology* 95:247–256
- Ólafsdóttir GÁ, Magellan K (2016) Interactions between boldness, foraging performance and behavioural plasticity across social contexts. *Behav Ecol Sociobiol*. doi: 10.1007/s00265-016-2193-0
- Oliveira RF (2004) Social Modulation of Androgens in Vertebrates: Mechanisms and Function. *Adv Study Behav* 34:165–239. doi: 10.1016/S0065-3454(04)34005-2
- Ouyang JQ, van Oers K, Quetting M, Hau M (2014) Becoming more like your mate: hormonal similarity reduces divorce rates in a wild songbird. *Anim Behav* 98:87–93. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.09.032
- Overbeek G, Ha T, Scholte R, et al (2007) Brief report: Intimacy, passion, and commitment in romantic relationships-Validation of a “triangular love scale” for adolescents. *J Adolesc* 30:523–528. doi: 10.1016/j.adolescence.2006.12.002
- Øverli Ø, Pottinger TG, Carrick TR, et al (2002) Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness. *Appl Anim Behav Sci* 205:391–395
- Overveld T Van, Matthysen E (2010) Personality predicts spatial responses to food manipulations in free-ranging great tits (*Parus major*). *Biol Lett* 6:187–190
- Panksepp J (1998) *Affective Neuroscience : the Foundations of Human and Animal Emotions*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Panksepp J (2005) Affective consciousness: Core emotional feelings in animals and humans. *Conscious Cogn* 14:30–80. doi: 10.1016/j.concog.2004.10.004
- Panksepp J (2011) The basic emotional circuits of mammalian brains: Do animals have affective lives? *Neurosci Biobehav Rev* 35:1791–1804. doi: 10.1016/J.NEUBIOREV.2011.08.003
- Patterson L, Schulte-Hostedde A (2011) Behavioural correlates of parasitism and reproductive success in male eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim Behav* 81:1129–1137
- Paul ES, Harding EJ, Mendl M (2005) Measuring emotional processes in animals: The utility of a cognitive approach. *Neurosci Biobehav Rev* 29:469–491. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.01.002
- Paul ES, Mendl M (2018) Animal emotion: descriptive and prescriptive definitions and their implications for a comparative perspective. *Appl Anim Behav Sci*. doi: 10.1016/j.applanim.2018.01.008
- Perez EC, Elie JE, Boucaud ICA, et al (2015) Physiological resonance between mates through calls as possible evidence of empathic processes in songbirds. *Horm Behav* 75:130–141. doi: 10.1016/J.YHBEH.2015.09.002
- Perry CJ, Baciadonna L (2017) Studying emotion in invertebrates : what has been done, what can be measured and what they can provide. *J Exp Biol* 220:3856–3868. doi: 10.1242/jeb.151308
- Perry CJ, Baciadonna L, Chittka L (2016) Unexpected rewards induce dopamine-dependent positive emotion-like state changes in bumblebees. *Science* 353:1529–1537. doi: 10.1126/science.aaf4454
- Pessoa L (2017) Do Intelligent Robots Need Emotion? *Trends Cogn Sci* 21:817–819. doi: 10.1016/j.tics.2017.06.010
- Peters E, Västfjäll D, Gärling T, Slovic P (2006) Affect and decision making: A “hot” topic. *J Behav Decis Mak* 19:79–85. doi: 10.1002/bdm.528
- Pierce GJ, Ollason JG (1987) Eight Reasons Why Optimal Foraging Theory Is a Complete Waste of Time. *Oikos* 49:111. doi: 10.2307/3565560

- Pike TW, Laland KN (2010) Conformist learning in nine-spined sticklebacks' foraging decisions. *Biol Lett* 6:466–468. doi: 10.1098/rsbl.2009.1014
- Puebla O, Bermingham E, Guichard F (2012) Pairing dynamics and the origin of species. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:1085–1092. doi: 10.1098/rspb.2011.1549
- Qiao-Tasserit E, Quesada MG, Antico L, et al (2017) Transient emotional events and individual affective traits affect emotion recognition in a perceptual decision-making task. *PLoS One* 12:1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0171375
- Quinard A, Dechaume-Moncharmont FX, Cézilly F (2014) Pairing patterns in relation to body size, genetic similarity and multilocus heterozygosity in a tropical monogamous bird species. *Behav Ecol Sociobiol* 68:1723–1731. doi: 10.1007/s00265-014-1780-1
- R Core Team (2015) *R a Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing
- Ramallo MR, Birba A, Honji RM, et al (2015) A multidisciplinary study on social status and the relationship between inter-individual variation in hormone levels and agonistic behavior in a Neotropical cichlid fish. *Horm Behav* 69:139–151. doi: 10.1016/j.yhbeh.2015.01.008
- Ramallo MR, Morandini L, Alonso F, et al (2014) The endocrine regulation of cichlids social and reproductive behavior through the eyes of the chanchita, *Cichlasoma dimerus* (Percomorpha; Cichlidae). *J Physiol* 108:194–202. doi: 10.1016/j.jphysparis.2014.08.004
- Rammstedt B, Spinath FM, Richter D, Schupp J (2013) Partnership longevity and personality congruence in couples. *Pers Individ Dif* 54:832–835. doi: 10.1016/j.paid.2012.12.007
- Rangassamy M, Dalmás M, Féron C, et al (2015) Similarity of personalities speeds up reproduction in pairs of a monogamous rodent. *Anim Behav* 103:7–15. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.02.007
- Raoult CMC, Moser J, Gygas L (2017) Mood As Cumulative Expectation Mismatch: A Test of Theory Based on Data from Non-verbal Cognitive Bias Tests. *Front Psychol* 8:1–10. doi: 10.3389/fpsyg.2017.02197
- Reader SM, Kendal JR, Laland KN (2003) Social learning of foraging sites and escape routes in wild Trinidadian guppies. *Anim Behav* 66:729–739. doi: 10.1006/anbe.2003.2252
- Réale D, Dingemanse N (2010) Personality and individual social specialisation. In: Székely T, Moore AJ, Komdeur J (eds) *Social behaviour: genes, ecology and evolution*, Cambridge. Cambridge UK, pp 417–441
- Réale D, Dingemanse NJ (2012) *Animal Personality*. eLS John Wiley Sons, Ltd Chichester. doi: 10.1002/9780470015902.a0023570
- Réale D, Dingemanse NJ, Kazem AJN, Wright J (2010a) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philos Trans R Soc Ser B* 365:3937–3946. doi: 10.1098/rstb.2010.0222
- Réale D, Festa-Bianchet M (2003) Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Anim Behav* 65:463–470. doi: 10.1006/anbe.2003.2100
- Réale D, Gallant BY, Leblanc M, Festa-Bianchet M (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim Behav* 60:589–597. doi: 10.1006/anbe.2000.1530
- Réale D, Garant D, Humphries MM, et al (2010b) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos Trans R Soc Ser B* 365:4051–4063. doi: 10.1098/rstb.2010.0208
- Réale D, Reader SM, Sol D, et al (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291–318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x

- Remage-Healey L, Adkins-Regan E, Romero LM (2003) Behavioral and adrenocortical responses to mate separation and reunion in the zebra finch. *Horm Behav* 43:108–114. doi: 10.1016/S0018-506X(02)00012-0
- Rensel MA., Schoech SJ (2011) Repeatability of baseline and stress-induced corticosterone levels across early life stages in the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Horm Behav* 59:497–502. doi: 10.1016/j.yhbeh.2011.01.010
- Richter M, Santangelo N, Itzkowitz M (2005) Biparental division of roles in the convict cichlid fish: influence of intruder numbers and locations. *Ethol Ecol Evol* 17:1–15. doi: 10.1080/08927014.2005.9522611
- Robart AR, Sinervo B (2018) Parental response to intruder females altered by ornamentation and mate quality in a biparental fish. *Behav Ecol* 00:1–10. doi: 10.1093/beheco/ary028
- Rodgers CMC, Neff BD, Knapp R (2013) Androgen-mediated nurturing and aggressive behaviors during paternal care in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Horm Behav* 63:454–461. doi: 10.1016/j.yhbeh.2012.12.008
- Rodgers EW, Earley RL, Grober MS (2006) Elevated 11-ketotestosterone during paternal behavior in the Bluebanded goby (*Lythrypnus dalli*). *Horm Behav* 49:610–614. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.01.008
- Rodríguez RL, Boughman JW, Gray DA, et al (2013) Diversification under sexual selection: The relative roles of mate preference strength and the degree of divergence in mate preferences. *Ecol Lett* 16:964–974. doi: 10.1111/ele.12142
- Roelofs S, Boleij H, Nordquist R, Staay FJ Van Der (2016) Making decisions under ambiguity: judgment bias tasks for assessing emotional state in animals. *Front Behav Neurosci* 10:1–16. doi: 10.3389/fnbeh.2016.00119
- Royauté R, Anderson Berdal M, Garrison CR, Dochtermann NA (2018) PACELESS LIFE? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* 72: 64. doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2472-z>
- Royle NJ, Russell AF, Wilson AJ (2014) The evolution of flexible parenting. *Science* 345:776–81. doi: 10.1126/science.1253294
- Royle NJ, Schuett W, Dall SRX (2010) Behavioral consistency and the resolution of sexual conflict over parental investment. *Behav Ecol* 21:1125–1130. doi: 10.1093/beheco/arq156
- Ryan MJ, Akre KL, Kirkpatrick M (2009) Cognitive mate choice. In: Dukas R, Ratcliffe JM (eds) *Cognitive ecology II*. University of Chicago Press, Chicago, USA, p 372
- Ryan MJ, Akre KL, Kirkpatrick M (2007) Mate choice. *Curr Biol* 17:R313-6. doi: 10.1016/j.cub.2007.02.002
- Ryan MJ, Page RA, Hunter KL, Taylor RC (2018) ‘Crazy love’: nonlinearity and irrationality in mate choice. *Anim Behav*. doi: 10.1016/J.ANBEHAV.2018.04.004
- Rygula R, Pluta H, Popik P (2012) Laughing Rats Are Optimistic. *PLoS One* 7:e519597. doi: 10.1371/journal.pone.0051959
- Saito Y, Yuki S, Seki Y, et al (2016) Cognitive bias in rats evoked by ultrasonic vocalizations suggests emotional contagion. *Behav Processes* 132:5–11. doi: 10.1016/j.beproc.2016.08.005
- Salmeto AL, Hymel KA, Carpenter EC, et al (2010) Cognitive bias in the chick anxiety – depression model. *Brain Res* 1373:124–130. doi: 10.1016/j.brainres.2010.12.007
- Sand-Jensen K (2007) How to write consistently boring scientific literature. *Oikos* 116:723–727. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15674.x

- Santangelo N (2015) Female breeding experience affects parental care strategies of both parents in a monogamous cichlid fish. *Anim Behav* 104:31–37. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.03.004
- Santangelo N (2005) Courtship in the monogamous convict cichlid: What are individuals saying to rejected and selected mates? *Anim Behav* 69:143–149. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.02.020
- Santangelo N, Itzkowitz M (2004) Sex differences in the mate selection process of the monogamous, biparental convict cichlid, *Archocentrus nigrofasciatum*. *Behaviour* 141:1041–1059
- Santos LR, Rosati AG (2015) The Evolutionary Roots of Human Decision Making. *Annu Rev Psychol* 66:321–347. doi: 10.1146/annurev-psych-010814-015310
- Sanz JJ, Kranenbarg S, Tinbergen JM (2000) Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *J Anim Ecol* 69:74–84
- Satoh S, Tanaka H, Kohda M (2016) Facial recognition in a discus fish (Cichlidae): Experimental approach using digital models. *PLoS One* 11:1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0154543
- Scherer U, Kuhnhardt M, Schuett W (2018) Predictability is attractive: Female preference for behaviourally consistent males but no preference for the level of male aggression in a bi-parental cichlid. *PLoS One* 13:1–14. doi: 10.1371/journal.pone.0195766
- Schneiderman I, Zagoory-Sharon O, Leckman JF, Feldman R (2012) Oxytocin during the initial stages of romantic attachment: relations to couples' interactive reciprocity. *Psychoneuroendocrinology* 37:1277–85. doi: 10.1016/j.psycneuen.2011.12.021
- Schuck-Paim C, Pompilio L, Kacelnik A (2004) State-dependent decisions cause apparent violations of rationality in animal choice. *PLoS Biol* 2:e402. doi: 10.1371/journal.pbio.0020402
- Schuett W, Dall SRX, Royle NJ (2011a) Pairs of zebra finches with similar 'personalities' make better parents. *Anim Behav* 81:609–618. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.12.006
- Schuett W, Godin JGJ, Dall SRX (2011b) Do female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, choose their mates based on their "personality"? *Ethology* 117:908–917. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01945.x
- Schuett W, Tregenza T, Dall SRX (2010) Sexual selection and animal personality. *Biol Rev* 85:217–246. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00101.x
- Schurch R, Heg D (2010) Life history and behavioral type in the highly social cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Behav Ecol* 21:588–598. doi: 10.1093/beheco/arq024
- Schwarz N (2000) Emotion, cognition, and decision making. *Cogn Emot* 14:433–441
- Schweitzer C, Melot G, Laubu C, et al (2017) Hormonal and fitness consequences of behavioral assortative mating in the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Gen Comp Endocrinol* 240:153–161. doi: 10.1016/j.ygcen.2016.10.010
- Schweitzer C, Motreuil S, Dechaume-Moncharmont FX (2015) Coloration reflects behavioural types in the convict cichlid, *Amatitlania siquia*. *Anim Behav* 105:201–209. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.04.024
- Schwing R, Nelson XJ, Wein A, Parsons S (2017) Positive emotional contagion in a New Zealand parrot. *Curr Biol* 27:R213–R214. doi: 10.1016/j.cub.2017.02.020
- Sessa AK, Harris RM, Hofmann HA (2013) Sex steroid hormones modulate responses to social challenge and opportunity in males of the monogamous convict cichlid, *Amatitlania nigrofasciata*. *Gen Comp Endocrinol* 189:59–65. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.04.031
- Shaver PR, Hazan C (1988) A biased overview of the study of love. *J Soc Pers Relat* 5:473–501
- Shaver PR, Morgan HJ, Wu S (1996) Is love a "basic" emotion? *Pers Relatsh* 3:81–96. doi: 10.1111/j.1475-6811.1996.tb00105.x

- Shaw RC, MacKinlay RD, Clayton NS, Burns KC (2017) Male New Zealand robins (*Petroica longipes*) cater to their mate's desire when sharing food in the wild. *Sci Rep* 7:896. doi: 10.1038/s41598-017-00879-1
- Sih A (2013) Frontiers on the interface between behavioral syndromes and socialbehavioral ecology. In: Carere C, Maestriperi D (eds) *Animal personalities : behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, USA, p 507
- Sih A, Bell A, Johnson JC (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19:372–378. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.009
- Sih A, Chang AT, Wey TW (2014) Effects of behavioural type, social skill and the social environment on male mating success in water striders. *Anim Behav* 94:9–17. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.05.010
- Sih A, Cote J, Evans M, et al (2012) Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecol Lett* 15:278–89. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x
- Sih A, Del Giudice M (2012) Linking behavioural syndromes and cognition : a behavioural ecology perspective. *Philos Trans R Soc Ser B* 367:2762–72. doi: 10.1098/rstb.2012.0216
- Sih A, Kats LB, Maurer EF (2003) Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Anim Behav* 65:29–44. doi: 10.1006/anbe.2002.2025
- Sih A, Watters J (2005) The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour* 142:1417–1431. doi: 10.1163/156853905774539454
- Sinn DL, Apiolaza L a, Moltschaniwskyj NA (2006) Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *J Evol Biol* 19:1437–47. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01136.x
- Slovic P, Finucane ML, Peters E, Macgregor DG (2007) The affect heuristic. *Eur J Oper Res* 177:1333–1352. doi: 10.1016/j.ejor.2005.04.006
- Slovic P, Peters E, Finucane ML, MacGregor DG (2005) Affect, Risk, and Decision Making. *Heal Psychol* 24:S35–S40. doi: 10.1037/0278-6133.24.4.S35
- Smith-Grayton PK, Keenleyside MHA (1978) Male-female parental roles in *Herotilapia multispinosa* (Pisces: Cichlidae). *Anim Behav* 26:520–526. doi: 10.1016/0003-3472(78)90068-4
- Smith BR, Blumstein DT (2008) Review Fitness consequences of personality : a meta-analysis. *Behav Ecol* 19:448–455. doi: 10.1093/behco/arm144
- Smithson M, Verkuilen J (2006) A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. *Psychol Methods* 11:54–71. doi: 10.1037/1082-989X.11.1.54
- Snekser JL, Itzkowitz M (2009) Sex Differences in Retrieval Behavior by the Biparental Convict Cichlid. *Ethology* 115:457–464. doi: 10.1111/j.1439-0310.2009.01625.x
- Snekser JL, Itzkowitz M (2014) Contrasting Parental Tasks Influence Parental Roles for Paired and Single Biparental Cichlid Fish. *Ethology* 120:483–491. doi: 10.1111/eth.12221
- Snekser JL, Santangelo N, Nyby J, Itzkowitz M (2011) Sex differences in biparental care as offspring develop: A field study of convict cichlids (*Amatitlania siquia*). *Environ Biol Fishes* 91:15–25. doi: 10.1007/s10641-010-9754-2
- Sowersby W, Lehtonen TK, Wong BBM (2018) Threat sensitive adjustment of aggression by males and females in a biparental cichlid. *Behav Ecol* 29:761–768. doi: 10.1093/behco/ary037
- Spoon TR, Millam JR, Owings DH (2006) The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Anim Behav* 71:315–326. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.03.034

- Spoon TR, Millam JR, Owings DH (2007) Behavioural compatibility, extrapair copulation and mate switching in a socially monogamous parrot. *Anim Behav* 73:815–824. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.10.010
- Stamps JA (2007) Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals. *Ecol Lett* 10:355–63. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x
- Stanley EL, Kendal RL, Kendal JR, et al (2008) The effects of group size, rate of turnover and disruption to demonstration on the stability of foraging traditions in fish. *Anim Behav* 75:565–572. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.06.014
- Stephens DW (2001) The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behav Ecol* 12:330–339. doi: 10.1093/beheco/12.3.330
- Stephens DW, Kerr B, Fernández-Juricic E (2004) Impulsiveness without discounting: the ecological rationality hypothesis. *Proceedings Biol Sci* 271:2459–65. doi: 10.1098/rspb.2004.2871
- Sternberg RJ (1986) A triangular theory of love. *Psychol Rev* 93:119–135. doi: 10.1037/0033-295X.93.2.119
- Sternberg RJ, Sternberg K (2006) *The new psychology of love*. Yale University Press
- Stevens JR (2008) *The Evolutionary Biology of Decision Making*. In: Christoph Engel and Wolf Singer (ed) *Better than conscious? Decision making, the human mind and implications for institutions*. The MIT Press, Cambridge, MA, pp 285–304
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 8:1639–1644. doi: 10.1111/2041-210X.12797
- Stulp G, Buunk AP, Pollet T V., et al (2013) Are Human Mating Preferences with Respect to Height Reflected in Actual Pairings? *PLoS One* 8:e54186. doi: 10.1371/journal.pone.0054186
- Swami V, Furnham A (2008) Is love really so blind? *Psychologist* 21:108–111
- Szulkin M, Stopher K V., Pemberton JM, Reid JM (2013) Inbreeding avoidance, tolerance, or preference in animals? *Trends Ecol Evol* 28:205–211. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.016
- Taborsky B, Guyer L, Taborsky M (2009) Size-assortative mating in the absence of mate choice. *Anim Behav* 77:439–448. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.10.020
- Takeshita F, Sato N (2016) Adaptive sex-specific cognitive bias in predation behaviours of Japanese pygmy squid. *Ethology* 122:236–244. doi: 10.1111/eth.12464
- Teitelbaum CS, Converse SJ, Mueller T (2017) Birds choose long-term partners years before breeding. *Anim Behav* 134:147–154. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.10.015
- Teyssier A, Bestion E, Richard M, Cote J (2014) Partners’ personality types and mate preferences: Predation risk matters. *Behav Ecol* 25:723–733. doi: 10.1093/beheco/aru049
- Therneau TM (2018) *coxme: Mixed Effects Cox Models*. R Packag version 22-7 <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Therneau TM, Grambsch P (2000) *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model.*, Springer. Springer US, New-York
- Thünken T, Meuthen D, Bakker TCM, Baldauf SA (2012) A sex-specific trade-off between mating preferences for genetic compatibility and body size in a cichlid fish with mutual mate choice. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:2959–64. doi: 10.1098/rspb.2012.0333
- Todd PM, Gigerenzer G (2007) Environments that make us smart. *Curr Dir Psychol Sci* 16:167–171

- Todd PM, Gigerenzer G (2012) *Ecological Rationality : Intelligence in the World*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Toms CN, Echevarria DJ, Jouandot DJ (2010) A Methodological Review of Personality-Related Studies in Fish: Focus on the Shy-Bold Axis of Behavior. *Int J Comp Psychol* 23:1–25
- Tregenza T, Wedell N (2000) Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Mol Ecol* 9:1013–1027. doi: 10.1046/j.1365-294X.2000.00964.x
- Trevisio AEO, Collin SP (2005) Opsins: Evolution in waiting. *Curr Biol* 15:794–796. doi: 10.1016/j.cub.2005.09.025
- Trimmer PC (2016) Optimistic and realistic perspectives on cognitive biases. *Curr Opin Behav Sci* 12:37–43. doi: 10.1016/j.cobeha.2016.09.004
- Trimmer PC, Houston AI, Paul ES, McNamara JM (2011) Decision-making under uncertainty : biases and Bayesians. 465–476. doi: 10.1007/s10071-011-0387-4
- Trimmer PC, Paul E, Mendl M, et al (2013) On the evolution and optimality of mood states. *Behav Sci (Basel)* 3:501–521. doi: 10.3390/bs3030501
- Trompf L, Brown C (2014) Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata*. *Anim Behav* 88:99–106. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.11.022
- Vallon M, Grom C, Kalb N, et al (2016) You eat what you are: personality-dependent filial cannibalism in a fish with paternal care. *Ecol Evol* 6:1340–1352. doi: 10.1002/ece3.1966
- van Breukelen N a, Snekers JL, Itzkowitz M (2015) Male convict cichlid 11-ketotestosterone levels throughout the reproductive cycle: an exploratory profile study in laboratory and field populations. *PeerJ* 3:e949. doi: 10.7717/peerj.949
- van Breukelen NA (2013) Androgen receptor antagonist impairs courtship but not aggressive behavior in the monogamous cichlid, *Amatitlania nigrofasciata*. *Horm Behav* 63:527–532. doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.01.008
- van Breukelen NA, Itzkowitz M (2011) Mate removal leads to increase in parental defence behaviour in free-ranging convict cichlids. *Anim Behav* 82:1023–1026. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.07.036
- van de Waal E, Borgeaud C, Whiten A (2013) Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science* (80-) 340:483–485. doi: 10.1126/science.1232769
- van de Waal E, Claidière N, Whiten A (2015) Wild vervet monkeys copy alternative methods for opening an artificial fruit. *Anim Cogn* 18:617–627. doi: 10.1007/s10071-014-0830-4
- van Doorn GS, Edelaar P, Weissing FJ (2009) On the origin of species by natural and sexual selection. *Science* 326:1704–1707
- van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ (2004) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc R Soc B* 271:65–73. doi: 10.1098/rspb.2003.2518
- van Oers K, Drent PJ, Dingemanse NJ, Kempenaers B (2008) Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Anim Behav* 76:555–563. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.03.011
- van Oers K, Klunder M, Drent PJ (2005) Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behav Ecol* 16:716–723. doi: 10.1093/beheco/ari045
- Veissier I, Boissy A, Désir L, Greiveldinger L (2009) Animals' emotions: Studies in sheep using appraisal theories. *Anim Welf* 18:347–354

- Vignal C, Mathevon N, Mottin S (2004) Audience drives male songbird response to partner's voice. *Nature* 430:448–451. doi: 10.1038/nature02645
- Vila Pouca C, Brown C (2017) Contemporary topics in fish cognition and behaviour. *Curr Opin Behav Sci* 16:46–52. doi: 10.1016/j.cobeha.2017.03.002
- Villain AS, Mahamoud-Issa M, Doligez B, Vignal C (2017) Vocal behaviour of mates at the nest in the White-throated Dipper *Cinclus cinclus*: contexts and structure of vocal interactions, pair-specific acoustic signature. *J Ornithol* 158:897–910. doi: 10.1007/s10336-017-1449-4
- Wagner W (1998) Measuring female mating preferences. *Anim Behav* 55:1029–42. doi: 10.1006/anbe.1997.0635
- Wallner B, Dittami J, Machatschke I (2006) Social stimuli cause changes of plasma oxytocin and behavior in guinea pigs. *Biol Res* 39:251–258. doi: 10.4067/S0716-97602006000200007
- Wang M, Brennan CH, Lachlan RF, Chittka L (2015) Speed-accuracy trade-offs and individually consistent decision making by individuals and dyads of zebra fish in a colour discrimination task. *Anim Behav* 103:277–283. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.01.022
- Wascher CAF, Dufour V, Bugnyar T (2012) Carrion crows cannot overcome impulsive choice in a quantitative exchange task. *Front Psychol* 3:118. doi: 10.3389/fpsyg.2012.00118
- Webster MM, Ward AJW (2011) Personality and social context. *Biol Rev* 86:759–773. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00169.x
- Weiß BM, Kotschal K, Möstl E, Hirschenhauser K (2009) Social and life-history correlates of hormonal partner compatibility in greylag geese (*Anser anser*). *Behav Ecol* 21:138–143. doi: 10.1093/beheco/arp164
- Welton NJ, McNamara JM, Houston AI (2003) Assessing predation risk: optimal behaviour and rules of thumb. *Theor Popul Biol* 64:417–430. doi: 10.1016/S0040-5809(03)00097-2
- White SL, Wagner T, Gowan C, Braithwaite VA (2016) Can personality predict individual differences in brook trout spatial. *Behav Processes* 141:220–228. doi: 10.1016/j.beproc.2016.08.009
- Wiebe KL (2005) Asymmetric costs favor female desertion in the facultatively polyandrous northern flicker (*Colaptes auratus*): a removal experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 57:429–437. doi: 10.1007/s00265-004-0878-2
- Wilson ADM, Godin JJ (2009) Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behav Ecol* 20:231–237. doi: 10.1093/beheco/arp018
- Wilson AJ, de Boer M, Arnott G, Grimmer A (2011) Integrating personality research and animal contest theory: Aggressiveness in the green swordtail *Xiphophorus helleri*. *PLoS One* 6:e28024. doi: 10.1371/journal.pone.0028024
- Wilson DS (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philos Trans R Soc Ser B* 353:199–205
- Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol Evol* 9:442–446
- Wilson DS, Coleman K, Clark AB, Biederman L (1993) Shy-Bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. *J Comp Psychol* 107:250–260
- Wingfield JC (2013) The comparative biology of environmental stress: behavioural endocrinology and variation in ability to cope with novel, changing environments. *Anim Behav* 85:1127–1133. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.02.018

- Winslow JT, Hastings N, Carter CS, et al (1993) A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles. *Nature* 365:545–548. doi: 10.1038/365545a0
- Wischhoff U, Marques-Santos F, Manica LT, et al (2018) Parenting styles in white-rumped swallows (*Tachycineta leucorrhoa*) show a trade-off between nest defense and chick feeding. *Ethology* 124:623–632. doi: 10.1111/eth.12770
- Wisenden BD (1995) Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environ Biol Fishes* 43:121–134. doi: 10.1007/BF00002480
- Wisenden BD (1994) Factors affecting reproductive success in free-ranging convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Can J Zool* 72:2177–2185. doi: 10.1139/z94-291
- Wisenden BD, Stumbo AD, McEwen DC, et al (2016) Population-specific co-evolution of offspring anti-predator competence and parental brood defence in Nicaraguan convict cichlids. *Environ Biol Fishes* 99:325–333. doi: 10.1007/s10641-016-0476-y
- Wolf M, Krause J (2014) Why personality differences matter for social functioning and social structure. *Trends Ecol Evol* 29:306–308. doi: 10.1016/j.tree.2014.03.008
- Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581–584. doi: 10.1038/nature05835
- Wolf M, Weissing FJ (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 27:452–461. doi: 10.1016/j.tree.2012.05.001
- Wolf M, Weissing FJ (2010) An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philos Trans R Soc Ser B* 365:3959–3968. doi: 10.1098/rstb.2010.0215
- Yabuta S (2008) Evolution of cross-contextual displays: the role of risk of inappropriate attacks on nonopponents, such as partners. *Anim Behav* 76:865–870. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.03.021
- Zeelenberg M, Nelissen RMA, Breugelmans SM, Pieters R (2008) On emotion specificity in decision making : Why feeling is for doing. *Judgm Decis Mak* 3:18–27
- Zidar J, Campderrich I, Jansson E, et al (2018) Environmental complexity buffers against stress-induced negative judgement bias in female chickens. *Sci Rep* 8:1–14. doi: 10.1038/s41598-018-23545-6
- Zworykin DD (2001) Parental brood provisioning in cichlid fishes by means of stirring up the bottom substrate: a brief review. *J Aquaric Aquat Sci* 269–286. doi: 10.13140/2.1.1937.5048

ANNEXES

Partie A. Données scientifiques annexes

Chapitre A.1 : Personnalité et compatibilité hormonale (Article 4)

Hormonal and fitness consequences of behavioral assortative mating in the convict cichlid (*Amatitlania siquia*)

Cécile Schweitzer, Geoffrey Melot, Chloé Laubu, Maria Teixeira, Sébastien Motreuil,
François-Xavier Dechaume-Moncharmont

Authors' affiliations: Biogéosciences UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté. 6 Bd. Gabriel, F-21000 Dijon, France

Article information: *General and Comparative Endocrinology*, 240:153–161.

Abstract

In monogamous species, partner compatibility is a key factor influencing pairing and reproductive success. In pairs with biparental care, studies have mostly focused on behavioral compatibility because it is likely to encourage the coordination of parental care within pairs, leading to a better reproductive success. Behavior modulation, throughout the breeding season and as a function of the social context, is under the regulatory feedback control of endocrine mechanisms. From this link, the idea of hormonal partner compatibility as a key component of pair cohesion and maintenance has recently emerged. Here, we investigated the link between partner behavioral assortment and their hormonal response to the pairing context. We formed assortative and disassortative pairs of convict cichlids based on their behavioral type (proactive or reactive) and took hormone and fitness measurements. Testosterone, 11-ketotestosterone, 17 β -estradiol and cortisol levels were measured from fish-holding water before and after pair formation. We found no relationship between the behavioral type of individuals and their pre-pairing hormone levels. Only the level of cortisol was affected by the partner but independently of its behavioral type. Reproductive success was not affected by the level of hormonal similarity within pairs, but we found that the variation in 11-ketotestosterone similarity between the isolated context and the pairing context was related to spawning size, and the variation in cortisol similarity to the number of fry. Behavioral compatibility does not reflect hormonal compatibility in the convict cichlid, but the relationship between reproductive success and the flexibility of hormonal similarity between partners suggests hormonal adjustment within pairs in this species.

Key words: *Amatitlania siquia*, assortative mating, behavioral type, fish, partner compatibility, steroid hormones.

Introduction

In socially monogamous pairs, partner compatibility plays a key role in reproductive success. Compatibility occurs at different levels, inducing long-term consequences for both parents and offspring. For example, females can have fitness benefits from choosing mates with whom they are genetically compatible, i.e. genetically dissimilar males or those males with whom they share the fewest alleles across loci (Foerster et al. 2003; Mays and Hill 2004; Thünken et al. 2012; Kamiya et al. 2014). Genetic diversity between partners will thus convey a heterozygote advantage to the offspring which results in a direct genetic benefit. However, social mates not only contribute genes to their offspring but they also often provide parental care. In species that require biparental care, behavioral compatibility between partners is therefore a crucial post-copulatory determinant of offspring fitness (Ihle et al. 2015). Behavioral similarity within pairs increases parental synchrony, which results in better reproductive success and offspring condition in birds and fish (Both et al. 2005; Spoon et al. 2006; Schuett et al. 2011a; Gabriel and Black 2012; Ariyomo and Watt 2013; Burtka and Grindstaff 2015; Ihle et al. 2015; Laubu et al. 2016). On the contrary, behavioral dissimilarity could be advantageous in pairs with

parental division of labor as it would reduce sexual conflict, avoid redundancy in parental tasks, and increase complementarity between the partners (Groothuis and Carere 2005; Wolf and Weissing 2010, 2012). For example, by choosing a dissimilar partner, proactive (i.e. aggressive, fast explorer and bold) males can obtain the best care giver and reactive (i.e. non aggressive, slow explorer and shy) females the best food exploiter and territory defender. Throughout the breeding season and as a function of the social context, the modulation of these behavioral responses is under the regulatory feedback control of endocrine mechanisms (Adkins-Regan 2005). From this link, the idea of hormonal partner compatibility as a key component of pair cohesion and maintenance has recently emerged (Hirschenhauser 2012).

Hormonal compatibility is likely to act at two levels. Firstly, individuals adapt their hormone levels to their partner to increase coordination in reproductive physiology and hormonally-mediated behaviors. In humans, three months after initiation of a new relationship, the two partners not only had higher oxytocin (OT) levels than singles, but there was also no within-pair difference in these levels. In addition, the OT levels were reported as positively correlated with the expression of affiliative interactions (Schneiderman et al. 2012). In mammals, rapid and long-lasting increases in OT levels were found in both partners during pair formation (Barth et al. 1997; Wallner et al. 2006). The positive within-pair testosterone co-variation (TC) found in pairs of Greylag geese, *Anser anser*, was maintained year-round, including during the non-breeding phases, and resulted in long-term pair-bond maintenance and better reproductive success for the TC-matched pairs (Hirschenhauser et al. 1999; Weiß et al. 2009). Given that within- and among-individual variations in socio-sexual behavior are often mediated by hormonal mechanisms (Rodgers et al. 2006, 2013; Bonier et al. 2011; Cantarero et al. 2015; Hau and Goymann 2015), hormonal compatibility may thus reflect behavioral synchrony and therefore be a measure of pair-bond quality.

Secondly, the modulation of hormone levels is affected by the social context and between-partner interactions. Social instability or the need to compensate for the partner's poor performance in nest defense or food provisioning can induce a hormone-specific response (van Breukelen and Itzkowitz 2011; Snekser and Itzkowitz 2014; Almeida et al. 2014). In socially monogamous species, separation from the pair partner (due to the death or disappearance of one of the partners for instance) is a relevant social stressor that is known to cause an increase in activation of the hypothalamic–pituitary–adrenal (HPA) axis (Carter et al. 1995; Hennessy 1997). This stress response continues, sometimes over a period of several weeks, even when an unfamiliar partner is proposed to the individual after separation from their previous mate (Remage-Healey et al. 2003; Griffith et al. 2011). In monogamous species, mate quality is likely

dependent on its ability to provide efficient parental care in terms of territory monopolization, nest defense and provisioning (Kelly and Alonzo, 2009; Royle et al. 2012). However, these behaviors do not always positively co-vary. For instance, aggressive males efficiently defend the nest against predators or competitors but invest less in food provisioning (Duckworth 2006). In great tits, *Parus major*, fast-exploring birds manage to access and defend high quality territories but increase risk-taking behaviors thereby exposing them to predator attacks, whereas slow-exploring individuals invest more in offspring-oriented parental care (Both et al., 2005). Similarly, although pairing with an aggressive partner seems to be beneficial for territory defense, it may also increase within-pair aggressiveness. This additional social stressor is likely to induce a stress response in the mate suffering from agonistic interactions. In this pairing context, to maintain minimum reproductive success, an individual mated with an absent or poor caregiving partner has to, at least partially, increase its number of visits, feedings or aggressiveness towards intruders to maintain better fitness (Markman et al. 1995; Sanz et al. 2000; Johnstone and Hinde 2006; Schuett et al. 2011a; Hunt et al. 2014). Because behavioral flexibility is mediated by hormonal mechanisms, it is likely that the behavioral adjustment between partners also reflects an adjustment at the hormonal level. For now, we are not aware of any studies linking behavioral assortment between partners with a fine-tuned hormonal response to the pairing context.

We investigated the effect of behavioral assortment between partners on their hormonal response and fitness consequences in the convict cichlid, *Amatitlania siquia* (previously *Cichlasoma nigrofasciatum*, *Archocentrus nigrofasciatus*; alternately *Amatitlania nigrofasciata*; Schmitter-Soto, 2007a,b). This territorial and monogamous fish species with biparental care is a particularly important model study species in behavioral and evolutionary ecology to address questions on reproductive behavior, foraging behavior, habitat selection, territoriality, aggression, chemical ecology and physiology, among others (e.g. Grant and Guha 1993; Wisenden 1995; Brown et al. 2006; Dechaume-Moncharmont et al., 2013). Its reproductive behavior is well known with females usually taking care of the brood while males defend the territory against both predators and competitors (Lavery and Reeb 1994), but both members of the pair can defend the breeding territory when faced with a high risk of predation (Itzkowitz et al., 2002; Laubu et al., 2016). In addition, the endocrine mechanisms mediating these socio-sexual behaviors have been well described in a phylogenetically close species, the monogamous cichlid *Cichlasoma dimerus* (Ramallo et al. 2014). Their affiliative, aggressive and reproductive behaviors (nest digging and courtship) are regulated by androgen and estrogen receptor pathways depending on the social context (i.e. challenging vs. reproductive context;

Sessa et al., 2013; van Breukelen, 2013). Males showed an increase in their levels of circulating 11-ketotestosterone (11-KT) and testosterone (T) during courtship, while they decreased during the parental care and non-breeding phases, both in the field and laboratory (Birba et al. 2015; van Breukelen et al. 2015). In a competitive context, the most aggressive males had the highest T and 11-KT levels but the lowest E2 levels (Ramallo et al. 2015). Finally, recent findings regarding the fitness consequences of behavioral assortment showed that disassortative pairs of convict cichlids can quickly adjust their behavioral type after pairing, thereby increasing their behavioral similarity (Laubu et al., 2016). The disassortative pairs that managed to converge not only improved their reproductive success, but also raised it up to the level of the assortative pairs. Using a similar design based on the formation of behavioral assortative and disassortative pairs of cichlids, we measured the circulating levels of cortisol (CORT), 17 β -estradiol (E2), T and 11-KT, an oxidized form of T that has been shown to act as the active androgen in this species (O'Connell et al., 2012), before and after pair formation. Because T, 11-KT and E2 regulate courtship and parental care in cichlids, and CORT is involved in the mobilization of energy stores to cope with a demanding and/or risky situation, hormone responses were expected to vary with the pairing combinations based on the behavioral types. One could predict from previous results on behavioral matching that first assortative pairs also show a hormonal similarity, and second their reproductive success should increase with the degree of hormonal similarity. Conversely, in disassortative pairs, individual hormonal adjustment, resulting in differences in CORT levels between partners, may indicate a stress response in at least one partner or the need to compensate for the difference in behavioral type between partners.

Material and methods

Study animals and laboratory conditions

Male and female cichlids were obtained from an aquarium fish wholesaler (Amazon Fish, Pfaffenhoffen, France) and then maintained at the animal facility in the Biogeosciences laboratory at the University of Burgundy (Dijon, France) at least three months prior to the start of the experiment. All of the fish were individually marked with passive integrated transponder (PIT) tags and housed in same-sex tanks (52-96 liters), with ten fish per tank, at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ and with a 12:12h Light:Dark cycle. The fish were fed daily with Cichlid XL flakes (Tetra, Germany). Four to five days before the start of the behavioral tests, they were isolated in a 20-liter tank (40 x 20 x 25 cm). Each tank was equipped with a PVC tub (8 cm in diameter) serving as a shelter, an air stone and gravel substrate (Fig. A4 in supplementary material). To prevent food dispersion throughout the tank, a piece of polystyrene formed the boundary of a 10-cm

wide feeding area at the front end of the tank and the surface of the water. Visual isolation was achieved by opaque plastic dividers between the tanks. After the behavioral tests, the fish were once again housed in same-sex tanks. All of the procedures described below were approved by the French Ministry of Research and Higher Education and the University of Burgundy Ethics Committee.

Profiling of individual behavioral types

The personality assessment followed the procedure detailed in Laubu et al. (2016). In summary, we recorded the behavioral responses of 108 fish (44 males and 64 females) using four repeatable tests (Laubu et al., 2016; Schweitzer et al., 2015): food neophobia, territory maintenance, aggressiveness and exploration. Except for the exploration test, each focal fish was tested in its 20-liter individual tank. Food neophobia was assessed by recording the latency of the fish to consume a novel food type. Two different novel foods (Tetra Delica Krill Shrimp Freeze Dried Treat or two Power Pellets, a green and a red one, Aquadistri B.V.) were used with all fish in a randomize order to avoid familiarization. To stimulate territory maintenance activity, gravel from the floor was shoveled into the shelter and subsequently 20 min. focal observations were performed, recording the time spent carrying the gravel away. In the aggressiveness test, we staged intra-sexual agonistic encounters between two isolated individuals of the same sex, and suddenly disturbed the agonistic interaction by dropping a 5 g glass marble into the tank from a height of 30 cm (Arnott and Elwood 2009; Schweitzer et al. 2015). The marble landed behind a narrow screen of opaque tape on the wall separating the two fish so that only the focal fish was startled. Interactions were recorded for 15 min. after recovery from this startle stimulus. The same procedure was repeated for a second startle response. Interactions were terminated 15 min. after recovery from the second startle stimulus by placing the opaque divider back between the two adjacent tanks. The number of agonistic displays (frontal and lateral displays, gill extensions and attempted bites) provides a measure of the intensity of the aggressive behaviors of the focal individual, and the time taken to resume the contest provides a measure of its aggressive motivation (Arnott and Elwood 2009; Schweitzer et al. 2015). The exploration test was carried out in a 500-liter tank divided into two compartments, a small acclimation compartment (ca. one fourth of the total tank volume) separated from the large “exploration” compartment by an opaque plastic partition that could easily be remotely removed by the experimenter using a system of pulleys. The novel environment contained gravel substrate, two plastic plants and six PVC tubs (8 cm in diameter, commonly accepted as artificial nests by breeding convict cichlids) to provide shelters to

explore. The fish was first transferred to the acclimation compartment for 5 min. The partition was then removed and the fish was allowed to explore the large compartment for 15 min. The total distance covered by the focal fish was recorded using an automated trajectometry software (Ethovision, Noldus, The Netherlands) and was used as a measure of the exploration activity of the individuals.

For a given focal fish, boldness toward a novel food, maintenance and exploratory activity were tested within one day in this order, while the aggressive test was conducted the next day. The four tests were repeated one week later to estimate the behavioral repeatability. Following the tests, the standard length and body weight of the fish were measured (to the nearest 0.1 cm and 0.01 g, respectively) before they were returned to their same-sex housing tanks.

The four behavioral traits were repeatable and correlated, thus defining a behavioral syndrome (see Tab. A1 and A2 for detailed values; Sih et al, 2004). It was summarized in a one-dimension behavioral score (alongside a reactive-proactive continuum) which allows us to assign each fish to a discrete behavioral type (proactive or reactive). In summary, for each fish, a synthetic behavioral score was calculated from the four behavioral traits using a principal component analysis (PCA; as in Réale et al., 2007). The first two principal components (PC1 and PC2) of the PCA respectively explained 39% and 25% of the total variance. As the PC1 component has an eigenvalue of 1.54 which satisfies to the requirements for dimensionality reduction in PCA (Manly, 2004), this axis was retained as the synthetic personality score. It was mostly defined by the exploration and aggressiveness scores, for all of the subsequent analyses, the PC1 axis characterized the reactive-proactive continuum, with positive values indicating proactive individuals (highly aggressive and explorative individuals) and negative values indicating reactive individuals (less aggressive and less explorative individuals; for further details and values see Laubu et al., 2016). For each fish, the PC1 value defined its behavioral scores. The two sexes were evenly distributed along this score.

Pair formation

Fifty days after the behavioral testing, thirty males (mean standard length \pm standard deviation: 62 mm \pm 11 mm) and thirty females (48 \pm 5 mm) were chosen from their behavioral score in order to form either assortative or disassortative pairs. To prevent frequent injury between partners in the case of experimentally forced pairs, we designed a procedure to control for the behavioral type of the partners while letting the individual choose their partner. We used a 450-liter tank divided into four distinct territories, each freely accessible. Each territory contained

an artificial nest (8 cm diameter PVC tube), gravel substrate, a plastic plant and a rock. For each pairing combination, three or four males with a similar behavioral type were first introduced into the tank for 72 hours in order to let them establish their territory. We then introduced three or four females, respectively, with a similar behavioral type. For example, the introduction of four reactive males was followed by the introduction of four proactive females in order to form four mismatched pairs including one proactive female and one reactive male. After the introduction of the females, we let the individuals choose their partners. When a pair was formed in a territory (partner's close proximity near the nest, no agonistic interactions between them and nest defense against conspecifics), the pair was moved into a 54-liter breeding tank until the end of the experimental period. Each tank was visually isolated from the other tanks and contained an artificial nest, gravel substrate, an air stone and a heater to maintain the water at 25°C. This procedure was used to let the individuals have the opportunity to choose between several potential partners while achieving the desired pairing combinations (Fig.A.5 in supplementary material). Hence, all of the fish managed to find a partner, and we observed no injury among them.

Four pairing combinations were formed: eight pairs with two reactive partners, seven pairs with two proactive partners, seven pairs with one reactive female and one proactive male, and eight pairs with one proactive female and one reactive male. Within a given sex, individuals from the assortative and disassortative pairs did not differ in standard length (males: $t = -0.30$, $p = 0.77$, Cohen's $d = -0.11$, 95% CI = [-0.89; 0.65], females: $t = 0.40$, $p = 0.69$, Cohen's $d = 0.15$, 95% CI = [-0.60; 0.96]). Assortative and disassortative pairs did not differ in contrast between the length of the male (LM) and the length of the female (LF) defined as $|LM - LF| / (LM + LF)$ ($t = 0.40$, $p = 0.69$, Cohen's $d = 0.15$, 95% CI = [-0.60; 0.94]). The behavioral score between partners did not significantly differ in the assortative pairs ($n = 15$, $t = -0.09$, $p = 0.92$, Cohen's $d = 0.03$, 95% CI = [-0.79, 0.76]), whereas it was contrasted in the disassortative pairs ($n = 15$, $t = -2.90$, $p = 0.008$, Cohen's $d = 1.10$, 95% CI = [0.31, 2.32], Fig. A.4 in supplementary material).

Water sample collection and hormone assays

We used the non-invasive technique to measure multiple hormone concentrations in the holding water described in Kidd et al. (2010). Measurement of fish hormone in water offer the following advantages: no anaesthetic, no bleeding and minimal handling stress likely to disturb pair behavior and bias fitness measurements, the possibility of making non-lethal measurements on small fish, repeated measurements on the same fish, and allowing concurrent monitoring of

behavior and physiology (Gabor and Contreras, 2012; Scott and Ellis, 2007). Previous studies also provide convincing evidence that the water concentration is a good proxy for plasma concentration (Ellis et al., 2004, Félix et al., 2013, Gabor and Contreras, 2012, Sebire et al., 2007; Wong et al., 2008). Sample collection was performed in two different contexts: at the end of the personality testing period (isolated context) and 24h after pair formation (pairing context). All of the samples were collected between 9:00 and 11:00 am. The glassware was rinsed prior to use with 100% ethanol and the beakers were then filled with 300 or 500 ml (for body sizes smaller or larger than 6.7 cm, respectively) of filtered unused water. Each fish was removed from its tank, by netting, individually placed in the beaker for 30 min. and at the end of the water sample collection, the fish was reintroduced into its tank. The water sample was then filtered to remove particulate matter and the hormones were extracted. Hormones from each water sample were collected by processing the liquid through a Sep-Pack Plus C18 cartridge (Waters Corp.) connected to a 12-port vacuum manifold, followed by 6 ml of Millipore ultrapure water. Each C18 cartridge was primed by flushing 6 ml of 100% ethanol and then 6 ml of Millipore ultrapure water through the cartridge. The cartridge was then stored at -20°C until eluted. The cartridges were thawed and then eluted with 4 ml of 100% ethanol into 13 x 100 mm glass tubes using the vacuum manifold. The eluted samples were then completely dried under nitrogen gas flow at room temperature. The sample dried pellets were stored at -20°C until the enzyme immunoassays (EIA) were performed.

Three assay systems used in this study were purchased from ELS (Enzo Life Sciences, Inc.): T (# 900-065), E2 (# 900-008) and CORT (# 900-071). The 11-KT assay system was purchased from Cayman Chemical (# 582751). The subsequent description of the EIA protocol is identical for all three ELS assays and the manufacturer's instructions were followed unless stated otherwise. In order to take simultaneous measurements of multiple waterborne hormones from the same sample, we used a universal assay buffer for the T and E2 EIAs. The buffer consisted of 0.5M Tris pH 7.0, 0.15 M NaCl, 1% BSA and Millipore ultrapure water. For the 11-KT kit, the manufacturer's instructions were followed as written. Sensitivities and cross-reactivity values for each assay kit are shown in supplementary Tab. A3. We ran the samples in duplicate at a dilution of 1:4 for T and CORT, 1:2 for E2, and 1:8, 1:16 or 1:100 for 11-KT, respectively, for females and males with a body size smaller or larger than 6.7 cm in the respective assay buffers. The intra- and inter-assay coefficients of variation were respectively 8.7% and 10.8% for CORT, 9.1% and 10.5% for 11-KT, 9.9% and 6.8% for T, and 10.8% and 5.6% for E2. Plates were read at 405 nm using a Spectra Max[®] Plus 384 microplate reader (Molecular Devices, LLC).

Assessment of the reproductive success

The breeding tanks were visually inspected twice a day for spawning. Reproductive success was measured as the number of eggs and the number of fry. The number of eggs was counted just after spawning. To prevent any parental effects on the offspring traits resulting from parental care, the eggs were subsequently gently removed from the tank using a tiny brush and placed in self-constructed cichlid egg tumblers until hatching. The egg tumblers were made of transparent plastic tubes (34 cm in height and 5 cm in diameter, Fig. A.6 in supplementary material) vertically fixed in a 90-liter tank while submerged in a water bath of 25°C. Each tumbler was equipped with an air stone that blew air into the tube, resulting in continuous gentle tumbling movements of the eggs. At a given time, an egg tumbler only held the eggs from one pair. After hatching, the number of fry was counted, and 10 fry per pair were randomly chosen for morphometric measurements: total length (TL), myotome height (above anal opening, MH), snout-vent length (SV), eye diameter (ED), yolk sac length (YSL), yolk sac height (YSH), yolk sac perimeter (YSP) and yolk sac area (YSA). The yolk sac volume (YSV) was estimated using the formula: $\left(\frac{\pi}{6}\right) \times (YSL \times YSH^2)$ (Bagarinao 1986). Each fry was placed on a moistened glass microscope slide and turned on its side to measure all of the morphometric variables using a stereomicroscope (NIKON SMZ1500) with a magnification of 10X.

Statistical analysis

All of the statistical analyses were performed using the R 3.2 Software (R Core Team, 2015). When required, the behavioral scores were log-transformed to normality. The relationships between the individual behavioral score and hormone levels were assessed by Pearson's correlation tests. To avoid type I error inflation, we used the Benjamini-Hochberg correction for multiple tests (Benjamini and Hochberg 1995). The difference in individual hormone levels between the isolated and pairing contexts was assessed using a mixed-effect linear model with individual identity as a random variable using the "lme4" packages (Bates et al. 2015). We used linear models to analyze the effect of the male and female behavioral scores on their hormone concentrations in the pairing context and on the variation in their hormone concentrations between the isolated and pairing contexts ($\Delta\text{hormone} = \text{hormone concentration in the pairing context} - \text{hormone concentration in the isolated context}$). Starting from a full model including all the variables listed above, we identified the covariates with a significant effect on the response variable by sequentially comparing the nested sub-models (i.e. the two models including or not a given covariate) and backward stepwise elimination of non-significant variables or interactions (Hegyi and Laczi 2015). For covariates with a significant effect, we

performed *post-hoc* pairwise comparisons. In order to limit the number of correlations and to avoid problems arising from multicollinearity, the morphometric measurements of the fry were summarized in two synthetic dimensions using a PCA (Fig. A.7 in supplementary material). The PCA enabled us to distinguish two principal axes that together explained 82.1% of the variance. PC1 axis explained 49.8% of the variance and was characterized by the yolk parameters at hatching (Pearson's correlation coefficient between PC1 and the measurement, YSA: $r = 0.45$, YSL: $r = 0.38$, YSV: $r = 0.45$, YSH: $r = 0.41$, YSP = 0.45). PC2 axis explained 32.3% of the inertia and was principally characterized by the body parameters at hatching (MH: $r = 0.43$, SV: $r = 0.47$, ED: $r = 0.50$ and TL: $r = 0.52$). We used PC1 and PC2 for the subsequent analyses. Finally, hormonal similarity (S) was calculated for each measured hormone independently following the within-pair similarity index defined by Laubu et al. (2016). It was based on the relative difference between the hormone concentration in males (C_M) and females (C_F): $S = |C_M - C_F| / (C_M + C_F)$. A value of S close to 0 corresponds to similar partners and a value close to 1 indicates dissimilar partners. We subsequently investigated the extent to which the differences in fitness were associated with the within-partner variation in the hormone levels (Δ hormone) or the variation in the hormonal similarity ($\Delta S = S$ in pairing context – S in isolated context) using mixed-effect models with pair identity as a random variable.

Results

Hormonal and behavioral profiles

Males and females differed in their pre-pairing 11-KT (Welch Two Sample t-test: $t = 8.16$, $df = 58.6$, $P < 0.001$, Cohen's $d = 1.81$, 95% confidence interval (95% CI) = [1.39; 2.35]) and E2 ($t = -6.68$, $df = 104.6$, $P < 0.001$, Cohen's $d = -1.22$, 95% CI = [-1.64; -0.86]) concentrations, whereas there was no difference between the two sexes in their pre-pairing T ($t = -0.55$, $df = 64.4$, $P = 0.58$, Cohen's $d = 0.11$, 95% CI = [-0.26; 0.51]) and CORT ($t = 0.60$, $df = 96.7$, $P = 0.55$, Cohen's $d = -0.11$, 95% CI = [-0.57; 0.27]) concentrations (Fig. A1). There was no relationship between each of their single pre-pairing hormone levels and their behavioral type (Tab. A1).

Table A1: Results from Pearson's correlation tests between the behavioral score and the pre-pairing hormone concentrations in male and female cichlids

Hormone	Sex	<i>r</i>	95% CI	<i>P</i>	<i>P adjust</i> ^a
CORT	Male	0.05	-0.27; 0.36	0.76	0.94
	Female	0.02	-0.23; 0.28	0.85	0.94
11-KT	Male	0.07	-0.24; 0.36	0.66	0.94
	Female	-0.20	-0.42; 0.05	0.11	0.44
T	Male	0.05	-0.25; 0.35	0.74	0.94
	Female	-0.12	-0.36; 0.13	0.33	0.88
E2	Male	0.26	-0.04; 0.52	0.09	0.44
	Female	0.01	-0.24; 0.25	0.94	0.94

^a P-values after Benjamini and Hochberg's (1995) correction for multiple tests

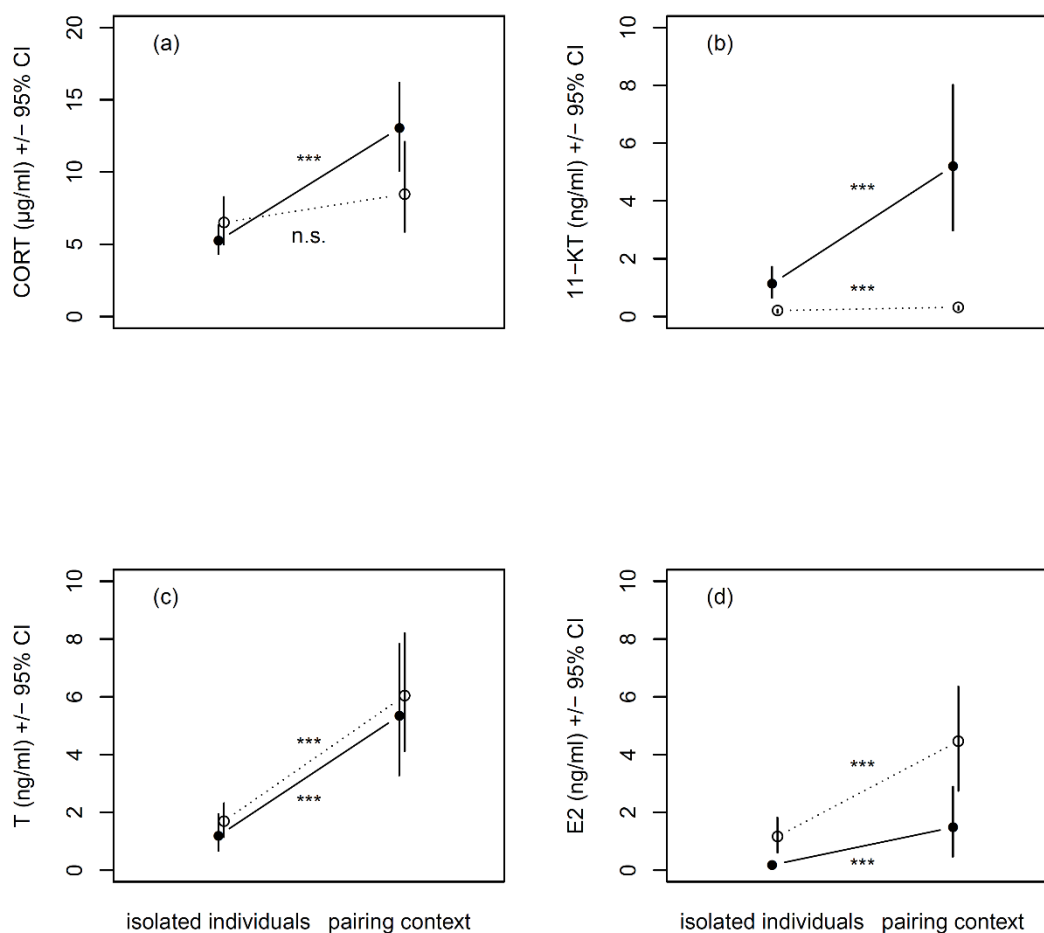


Figure A1. Mean (\pm 95% CI) pre-pairing and post-pairing concentrations of male (solid line) and female (dotted line) convict cichlids. Pre- and post-pairing samples used to measure the CORT (a), 11-KT (b), T (c) and E2 (d) levels were collected in isolated individuals and 24h after pair formation, respectively (mixed-effect linear model: *** $P < 0.001$, n.s., not significant).

Hormonal response to pairing

After pair formation, all of the fish showed an increase in their hormone concentrations (mixed-effect linear model, $\chi^2_1 \geq 12.7$, $P < 0.001$ in all cases, Fig. A.1), except for the CORT concentration which remained constant in the females ($\chi^2_1 = 2.14$, $P = 0.14$). Not only was the pairing context expected to induce a hormonal response in the partners, but individuals may also differ in their physiological response depending on their own behavioral type or the behavioral type of their mate. Females paired with proactive males had higher 11-KT concentrations ($r = 0.44$, 95% CI = [0.018; 0.72], $P = 0.040$). No other hormone level was affected by the partners' behavioral scores (see Tab. A4 for the summary of the model selection procedures). Similarly, the variation in the hormone levels of the male and female cichlids between the isolated and pairing contexts did not depend on their own behavioral score or the behavioral score of their mate (Tab. A4). However, there was a significant negative relationship between the partners in the variation of their CORT concentration after pair formation ($r = -0.48$, 95% CI = [-0.77; -0.01], $P = 0.045$, Fig. A.2). An increase in the CORT concentration in one mate was correlated to a decrease in the CORT concentration in the other one, regardless of the partners' behavioral type.

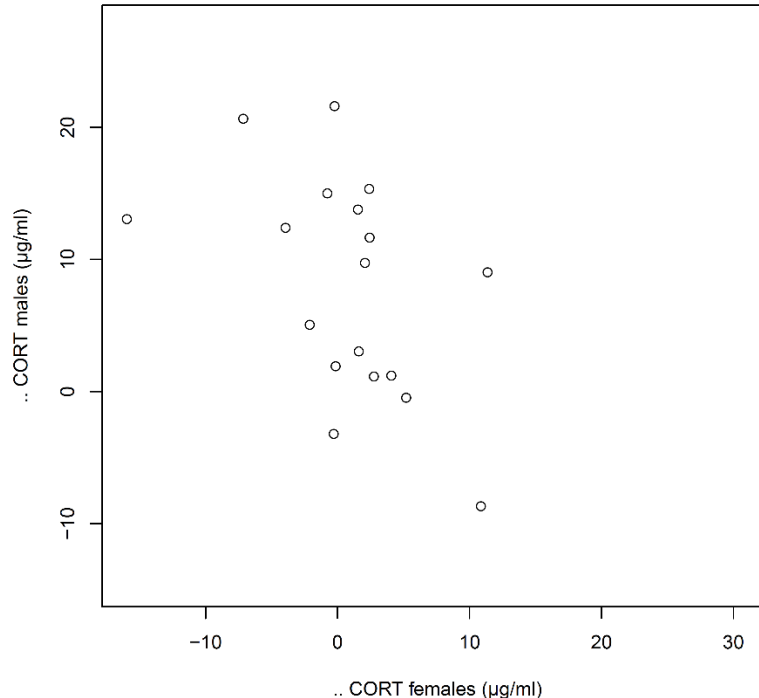


Figure A2. Relationship between male and female cichlids in terms of the variation in the CORT concentrations ($\mu\text{g/ml}$) between the isolated and pairing contexts.

Fitness consequences

At the individual level, there was a significant relationship between the increase in the T concentrations of the females and PC1 characterizing the yolk parameters of the fry (linear models correcting for female and male body lengths: $F_{1,17} = 11.54$, $P = 0.003$, effect size $\beta = 0.20$, 95% CI = [0.17; 0.98]). Females that had a larger increase in T concentrations between isolated and pairing contexts had fry with larger yolk parameters. In the pairing context, fitness was not affected by hormonal similarity between partners ($p \geq 0.11$ in all cases). However, the spawning size was related to the variation in 11-KT similarity (ΔS_{11-KT}) between the isolated and pairing contexts (linear models correcting for female and male body lengths: $F_{1,16} = 5.36$, $p = 0.035$, effect size $\beta = -182.8$, 95% CI = [-351.03; -14.53], Fig. A.3.a). Pairs that showed an increase in their 11-KT similarity between the isolated and pairing context had a lower number of eggs than pairs that showed a decrease in their 11-KT similarity. A reversed relationship was found between the number of fry and the variation in CORT similarity (ΔS_{CORT}) between the isolated and pairing contexts ($F_{1,13} = 4.95$, $p = 0.046$, effect size $\beta = 149.2$, 95% CI = [3.04; 295.39], Fig. A.3.b).

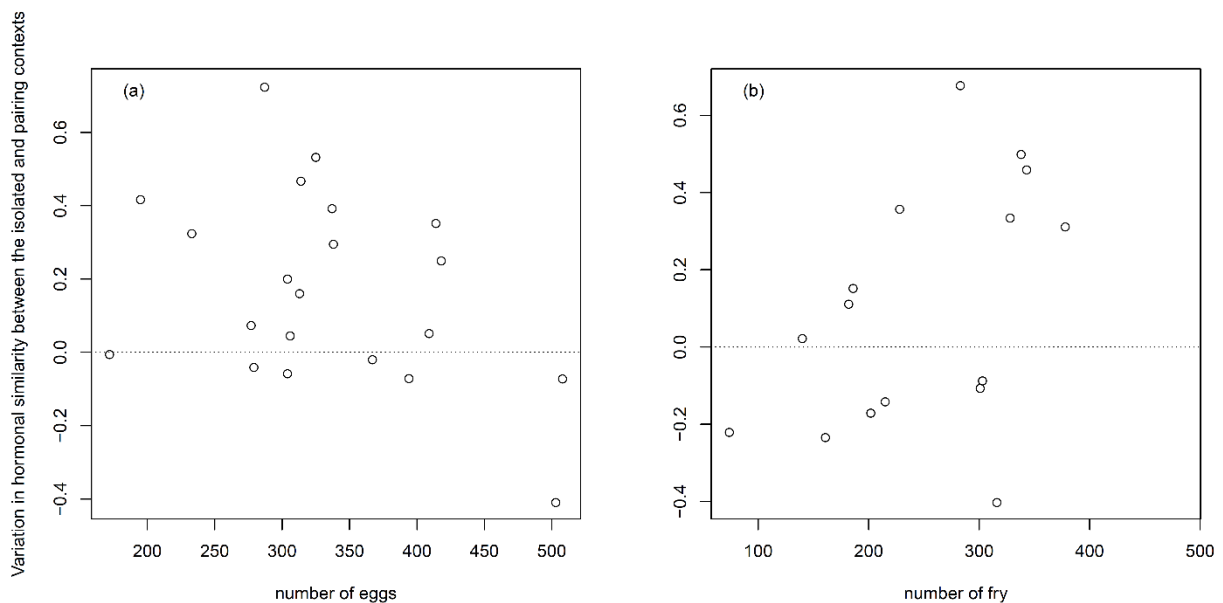


Figure A3. Fitness consequences of the variation in hormonal similarity between the isolated and pairing contexts. (a) Pairs with little change in 11-KT similarity had more eggs, while (b) pairs with higher change in CORT similarity had more fry. A value close to 0 corresponds to no change in hormonal similarity, while positive and negative values indicate an increase and a decrease, respectively, in hormonal similarity between the isolated and pairing context.

Discussion

We found no relationship between the individual behavioral type and their pre-pairing hormone levels. Only the level of CORT was affected by the partner but independently of its behavioral type; such as the increase in CORT concentrations after pairing in one mate was associated with a decrease in the other one and the other way around. The level of hormonal similarity within the pair did not affect reproductive success. However, our results suggest that the flexibility in 11-KT and CORT concentrations between partners, in response to pair formation, is likely to influence reproductive success. Indeed, the spawning size was related to the change in 11-KT similarity, and the number of fry was related to the change in CORT similarity.

Based on the extensive literature reporting a relationship between physiology and behavior, especially the fact that specific behavioral responses are mediated by changes in the hormonal profile (Adkins-Regan 2005; Ketterson et al. 2009; Killen et al. 2013) and that the selection of lines based on their hormonal levels induced differences in the behavioral type in many species (Jones et al. 1992, 1999; Øverli et al. 2002; Martins et al. 2007; Cockrem 2013), we expected that the behavioral type would be predicted by the hormonal profile in this species of cichlids. The recent pace-of-life syndrome (POLS) hypothesis also predicts these relationships between behavioral types and physiological traits. Between-individual variation in behavioral traits such as exploration, aggressiveness, or risk-taking are expected to correspond to a suite of metabolic, hormonal and immunity traits that have coevolved with inter-individual variation in life-history strategies related to different ecological conditions (Biro and Stamps 2008; Réale et al. 2010b). For instance, the POLS hypothesis predicts that the most exploratory, active, or aggressive individuals (i.e. proactive individuals) should show a higher metabolism (Careau et al. 2011; Montiglio et al. 2014), a higher energy intake (Carter et al. 2010; David et al. 2011) and a higher growth rate (Biro et al. 2014), but will have a higher short-term, rather than long-term, reproductive success (Patterson and Schulte-Hostedde 2011). Contrary to these predictions which are based on poorly investigated premises, we observed a lack of relationship between the behavioral type and physiological traits. We propose two ways to explain these results. First, the behavioral type may not be reflected by the hormone concentrations in undisturbed individuals (pre-pairing concentrations) but rather by the change in the hormonal profile in response to a given situation. This could be measured as a reaction norm (Dingemanse et al. 2009; Dingemanse and Wolf 2013; Royle et al. 2014). Such reaction norms have been found for CORT responses in birds (Cockrem 2013) and fish (Fürtbauer et al. 2015). Based on this assumption, proactive fish may be less sensitive to stressors or they may

be bolder, regardless of the intensity of the stressful event (novelty vs. predation risk). In contrast, reactive fish may show more flexibility in their hormonally mediated behavioral response and have a lower increase in its CORT level when a novel object is present while still being more stressed or shyer than proactive conspecifics in this scenario. The reaction norms along the environmental gradient (isolated vs. pairing context here) may thus demonstrate more plastic phenotypes for CORT levels in the reactive fish, while they still have higher individual CORT levels than proactive fish. This suggests that if the underlying hormonal differences can predict different behavioral types, this should be indicated by differences in hormonal plasticity to cope with a given situation and not by differences in individual baseline hormone concentrations (Rensel and Schoech 2011; Wingfield 2013; Hau and Goymann 2015). In our study, both male and female cichlids showed an increase in hormone concentrations, except for the female CORT levels, in response to pair formation. This is consistent with the need to mobilize resources and generate hormonally-mediated sexual behavior and parental care in the pairing context. Previous findings reported an increase in the 11-KT concentrations of male cichlids in socio-sexual contexts (Sessa et al. 2013), with more specifically higher levels during courtship and a subsequent decrease in 11-KT levels during the parental care and non-breeding phases (van Breukelen et al. 2015). Previous studies have shown that females expressed the highest level of aggressiveness during the pre-spawning phase, which was associated with elevated T and E2 plasma levels (Ramallo et al. 2014). However, the change in hormone levels in response to pair formation did not depend on the individual behavioral scores of our fish in contrast with the POLS hypothesis. Our results do not support the existence of a relationship between behavioral type and hormonal profile in either the isolated or pairing context in convict cichlids. It would have been interesting to test the hormonal responses of the partners to additional situations (e.g. predation risk, social instability, *etc.*), but these experimental tests would raise considerable methodological problems. If these additional tests had been carried out before spawning, they would have most probably disturbed the pairs and negatively affected their reproductive success. On the contrary, the tests could have been performed quickly after spawning but we had to remove the eggs from the nest in order to standardize the fitness measurements. As this egg removal event could indicate a reproductive failure in this species, it is likely that the hormonal profile of the parent would have been affected. We therefore decided to limit our behavioral type or hormonal measurements to the strict minimum.

Another possibility would be that the consequences of behavioral assortment do not rely on individual hormonal profiles but on hormonal compatibility between partners. Both males and females, from fish to humans, are known to respond with hormone changes to behavioral

interactions in courtship, mating and competition contexts (Oliveira 2004; Adkins-Regan 2005; Antunes and Oliveira 2009; Lieberwirth and Wang 2014). These hormone changes mediate both the anticipation of a challenging situation (searching for a good partner, accessing and defending a territory or parenting) and the expression of the appropriate behavior in the right situation (e.g. displaying courtship when encountering a potential mate, agonistic interaction with intruders or parental care to offspring). In the specific pairing context, because hormones regulate pairing and parental behavior in cichlids (van Breukelen, 2013; van Breukelen et al., 2015) and behavioral compatibility has been shown to improve reproductive success in several monogamous species including convict cichlids (Both et al. 2005; Schuett et al. 2011a; Laubu et al. 2016), it is likely that hormonal compatibility also has fitness consequences. Hormonal compatibility may occur either through within-pair positive co-variation in the seasonal transitions of hormone patterns or depending on the degree of hormonal similarity between partners. While the fitness consequences of the matching hormonal profile over the season is not limited to monogamous species (see Hirschenhauser, 2012 for similar results in the Japanese quail), the benefit of increasing hormonal similarity between partners during the breeding period has been only studied in two species. In great tits, Ouyang et al. (2014) only investigated their corticosterone levels and regardless of the behavioral type of the partners. Pairs that increased their hormonal similarity within a season (from prebreeding to breeding) had the highest reproductive success. Pairs with more similar baseline corticosterone levels and higher reproductive success were also more likely to remain together after the breeding season. In Eastern bluebirds, androgen and corticosterone similarity within pairs was not related to fledging success (Burtka et al., 2016). This lack of fitness consequences may be explain by the fact that they studied well-established pairs which could have previously increased their similarity according to the recent findings of Laubu et al. (2016). In our study, hormonal similarity did not affect reproductive success and is not related to behavioral assortment between partners. However, we found significant relationships between the variation in 11-KT similarity and spawning size, and the variation in CORT similarity and the number of fry. The increase in 11-KT similarity in the pairing context was related to better fitness, whereas the increase in CORT similarity was related to less fry. Such hormonal plasticity may be consistent with our hypothesis, suggesting that the mate may adapt its hormone levels both to its partner and in response to the social context. 11-KT mediates both gametogenesis and spawning behavior in both males and females of some fish species. It (or its precursor the luteinizing hormone) may also act as a pheromonal signal that helps synchronize spawning. It is thus likely that similar levels of 11-KT in the two partners help coordinate spawning leading to a larger

amount of eggs. The decrease in CORT similarity in the pairing context is also consistent in pairs with parental division of labor as in our convict cichlids. They may have been physiologically prepared for these roles at the time of water collection. If both partners had extremely high or extremely low CORT levels, it is reasonable to predict that the fitness of the fry would have suffered, while differential investment in circulating hormones may promote a better coordination between partners. The main investment of isolated fish is searching for a partner and defending their territory, whereas pairing and pre-spawning individuals must divide their time between securing a reproductive site and anticipating parental displays (Itzkowitz et al. 2002; Snekser et al. 2011; Snekser and Itzkowitz 2014). We cannot conclude that this hormonal adjustment between partners occurred in our pairs of cichlids but the evidence of flexibility in hormonal similarity in the pairs of cichlids and its link with their reproductive success show hormonal changes between partners in response to pair formation and suggest long-term fitness consequences. An additional result at the individual level also suggests that there could be a hormonal adjustment between partners after pairing regardless of their behavioral type. After pair formation, the increase in the CORT concentration in one mate is related to the decrease in the CORT concentration in the other one. Different levels of investment in socio-sexual behaviors between partners may again explain this result, as well as previous observations in pairs that females will often push and butt males away from the nest or block his access to them (Laubu et al., 2016). Further work is required to determine the relationship between the variation in the hormonal levels of the partners and their coordination in socio-sexual behaviors.

Our results suggest that behavioral type and hormonal compatibility in this monogamous species are not related and may act via different pathways. They also show a relationship between reproductive success and the flexibility of hormonal similarity between partners. This questions the existence of a potential hormonal adjustment between partners in response to pairing that emphasizes the need for further studies regarding the relationships between the behavioral coordination of the partners throughout the breeding period and their hormonal similarity in monogamous convict cichlids.

Acknowledgments: This research was supported by the French National Research Agency (ANR-12-PDOC-0034-01). We are especially grateful to Diane Bonnet for assistance with the behavioral procedures. We also thank Aude Balourdet for taking care of the animal facility and two anonymous referees for their insightful comments and suggestions on the manuscript.

Supplementary materials

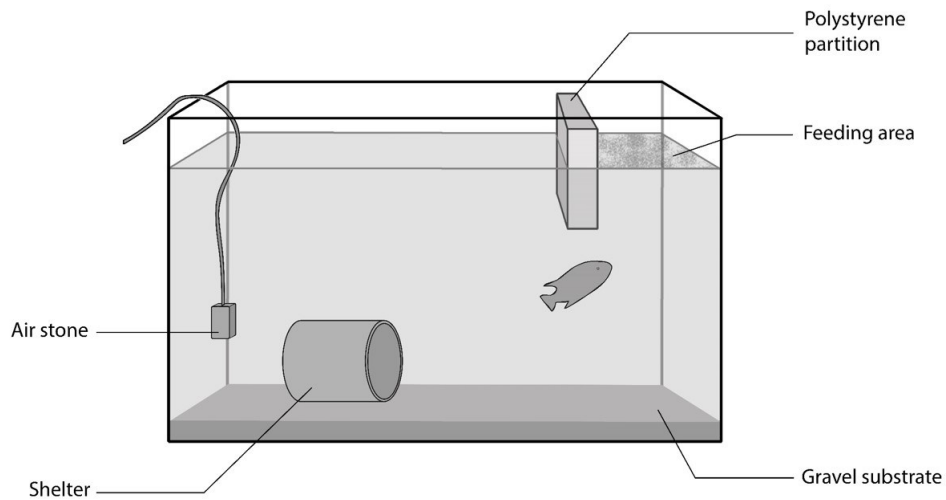


Figure A4. Set-up used for the behavioral tests. Four to five days before the start of the behavioral tests, each fish was isolated in a 20-liter tank (40 x 20 x 25 cm) equipped with a PVC tub (8 cm in diameter) serving as a shelter, an air stone and gravel substrate. To prevent food dispersion throughout the tank, a piece of polystyrene formed the boundary of a 10-cm wide feeding area at the front end of the tank and the surface of the water.

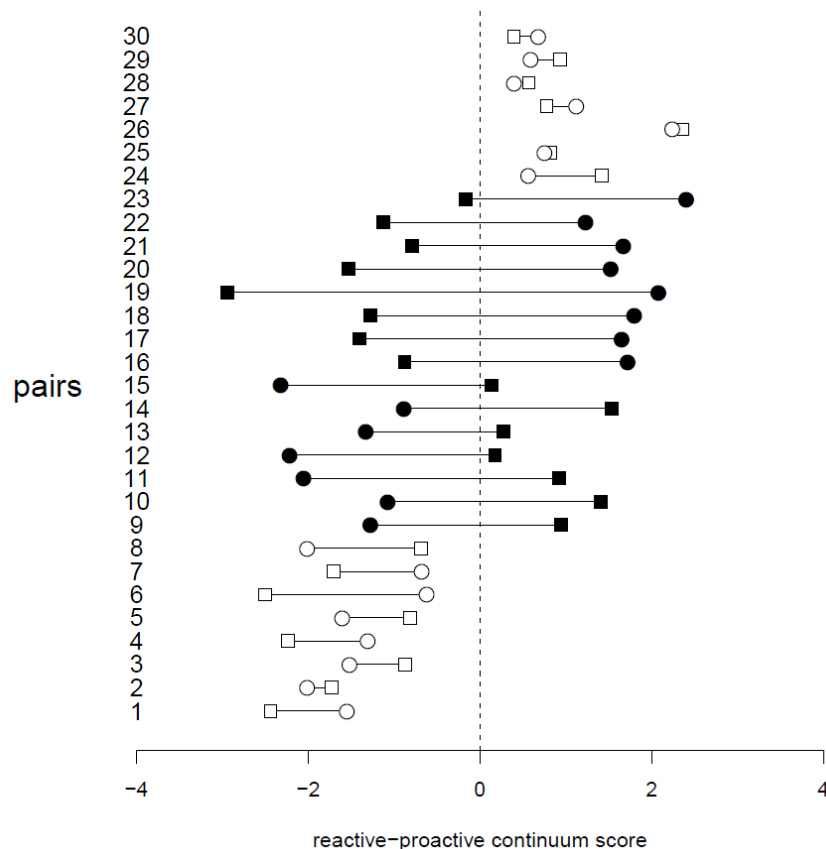


Figure A5. Formation of the 30 pairs used in the study based on their behavioral type along the proactive-reactive continuum. Positive scores indicated proactive individuals (highly aggressive and explorative individuals) and negative scores indicated reactive individuals (less aggressive and less explorative individuals). Assortative pairs: open dots, and disassortative pairs: solid dots. Circles indicate females and squares indicate males.

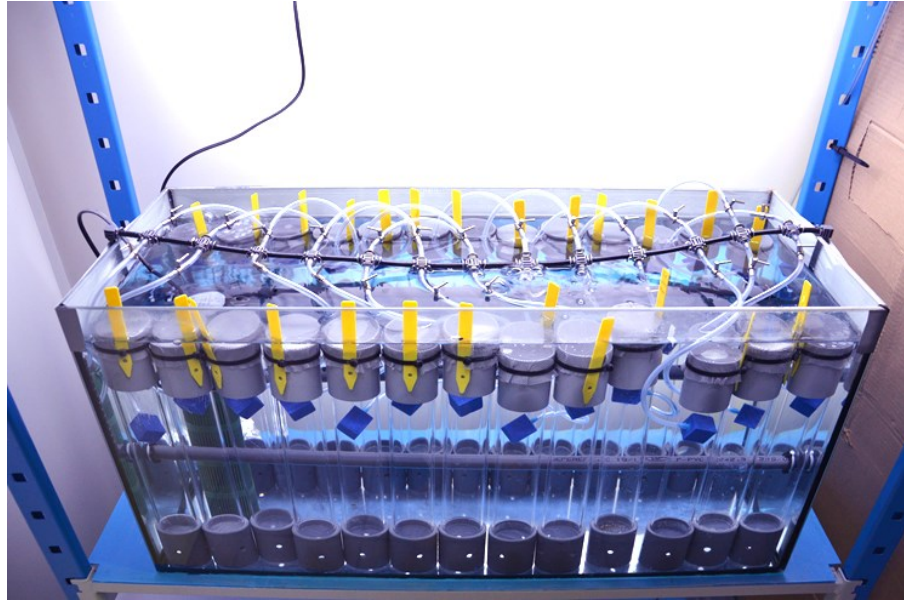


Figure A6. Artificial egg tumblers

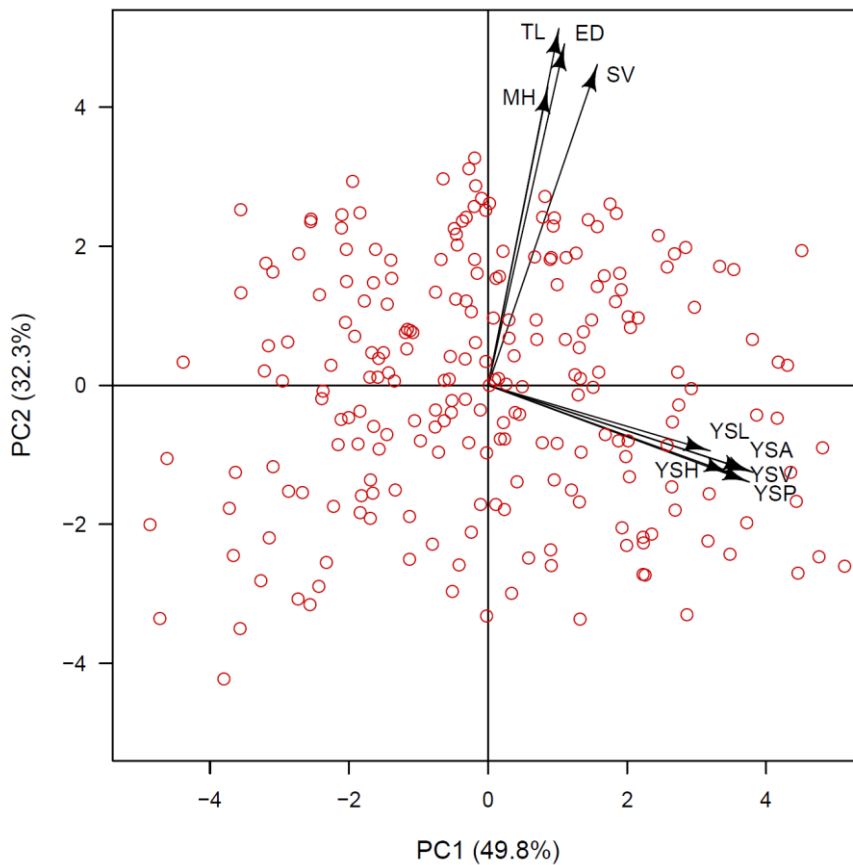


Figure A7. The morphometric measurements. Scatter plot of the principal component analysis based on the morphometric variables measured in fry. The two synthetic dimensions used to test the influence of hormonal similarity on the morphology of fry were derived from the PC1 and PC2 values which characterized the yolk parameters (YSA, YSL, YSV, YSH and YSP) and the body parameters (MH, ED and TL, see methods for detailed results) at hatching, respectively.

Table A2. Repeatability of the behavioral traits adapted from Laubu et al. (2016). Repeatability was assessed in the 108 fish by the intra-class correlation coefficient and 95% confidence intervals (in brackets) for exploration and aggressiveness. Rank repeatability based on Spearman's correlations were used to analyze the two other behavioral traits (which did not meet the assumptions for parametric estimation of repeatability), and 95% confidence intervals (in brackets) were computed by bootstrapping. All behavioral traits were strongly consistent over a one-week interval.

Behavioral traits	Repeatability
Exploration	R = 0.50 [0.37; 0.61]
Food neophobia	$\rho = 0.42$ [0.23, 0.59]
Territory maintenance	$\rho = 0.57$ [0.40, 0.71]
Aggressiveness	R = 0.24 [0.04; 0.41]

Table A3. Correlation between the behavioral traits used to define the proactive-reactive behavioral types (adapted from Laubu et al. 2016). Spearman correlation (ρ) with 95% confidence interval between the four behavioral traits depending on sex (female F: n=64; male M: n=44). Correlations still significant after correcting for multiple comparisons (following Benjamini-Hochberg procedure, see Schweitzer et al. 2015) are figured in bold.

	Sex	Food neophobia	Territory maintenance	Aggressiveness
Exploration	M	-0.32 [-0.58, -0.01]	-0.39 [-0.60, -0.12]	0.42 [0.15, 0.63]
	F	0.09 [-0.19, 0.33]	0.45 [0.22, 0.64]	0.35 [0.10, 0.58]
Food neophobia	M		-0.05 [-0.30, 0.21]	-0.13 [-0.45, 0.19]
	F		0.19 [-0.06, 0.43]	-0.22 [-0.42, 0.0]
Territory maintenance	M			-0.13 [-0.48, 0.21]
	F			0.39 [0.17, 0.56]

Table A4. Sensitivities and cross reactivity values for non-target substances for each EIA system. All values are according to the manufacturers' specifications except the cross-reactivity values for 11-KT (in bold) which was derived in the Kidd *et al.*'s study (2010).

Assay	Sensitivity	Cross reactivity
Testosterone (T)	5.67 – 2,000 pg/ml	T = 100%; 19-hydroxytestosterone = 14.64% Androstendione = 7.20% 11-KT < 5.00% all else ≤ 0.72%
17β-estradiol (E2)	28.5 – 30,000 pg/ml	E2 = 100% Estrone = 4.64% all else ≤ 0.53%
Cortisol (CORT)	56.72 – 10,000 pg/ml	CORT = 100% Prednisolone = 122.35% Corticosterone = 27.68% 11-deoxycortisol = 4.00% Progesterone = 3.64% All else ≤ 0.85%
11-ketotestosterone (11-KT)	0.78–100 pg/ml	11-KT = 100% Adrenosterone = 2.90% T = <0.01% all else ≤ 0.01%

Table A5. Summary of model selection procedure for assessing the effect of the male behavioral score (BS_M) and the female behavioral score (BS_F) on either the hormone concentrations of the cichlid partners in the pairing context, or on the variation of concentration between the contexts (Δ hormone = concentration in the pairing context – concentration in the isolated context).

	Model	Male				Female			
		F	d f	<i>P</i>	AIC	F	d f	<i>P</i>	AIC
CORT	$BS_M \times BS_F$	0.019	1	0.89	163.4	0.495	1	0.49	168.4
	$BS_M + BS_F$	1.882	2	0.18	161.4	0.447	2	0.64	166.9
	BS_M	0.308	1	0.58	162.9	0.060	1	0.81	165.9
	BS_F	3.576	1	0.072	159.7	0.872	1	0.36	165.0
Δ_{CORT}	$BS_M \times BS_F$	0.360	1	0.56	153.3	0.520	1	0.48	151.8
	$BS_M + BS_F$	0.770	2	0.48	151.7	0.362	2	0.70	150.5
	BS_M	0.300	1	0.59	151.2	0.651	1	0.43	148.5
	BS_F	1.287	1	0.27	150.1	0.074	1	0.79	149.2
11-KT	$BS_M \times BS_F$	0.488	1	0.49	39.7	2.622	1	0.12	5.4
	$BS_M + BS_F$	1.030	2	0.37	38.3	2.251	2	0.13	6.4
	BS_M	0.457	1	0.51	38.0	4.713	1	0.042	4.4
	BS_F	1.645	1	0.21	36.8	0.072	1	0.79	9.0
Δ_{11-KT}	$BS_M \times BS_F$	1.224	1	0.28	159.9	0.216	1	0.65	7.3
	$BS_M + BS_F$	0.168	2	0.85	159.3	0.169	2	0.84	5.6
	BS_M	0.046	1	0.83	157.6	0.086	1	0.77	3.9
	BS_F	0.304	1	0.59	157.3	0.169	1	0.61	3.7
T	$BS_M \times BS_F$	0.158	1	0.69	28.1	0.024	1	0.88	37.3
	$BS_M + BS_F$	0.190	2	0.82	26.3	1.677	2	0.21	35.3
	BS_M	0.146	1	0.71	24.6	3.353	1	0.082	33.3
	BS_F	0.245	1	0.62	24.4	7.10^{-4}	1	0.98	36.9
Δ_T	$BS_M \times BS_F$	0.061	1	0.81	147.8	0.025	1	0.88	146.9
	$BS_M + BS_F$	0.557	2	0.58	145.8	0.719	2	0.50	145.0
	BS_M	0.205	1	0.65	144.9	1.407	1	0.25	143.0
	BS_F	0.645	1	0.34	144.1	0.032	1	0.86	144.5
E2	$BS_M \times BS_F$	0.014	1	0.91	45.9	0.012	1	0.91	39.8
	$BS_M + BS_F$	1.238	2	0.31	43.9	1.324	2	0.29	37.8
	BS_M	2.379	1	0.14	42.0	1.458	1	0.24	37.0
	BS_F	0.090	1	0.77	44.5	1.596	1	0.22	37.4
Δ_{E2}	$BS_M \times BS_F$	0.654	1	0.43	125.0	0.020	1	0.89	145.1
	$BS_M + BS_F$	0.433	2	0.65	123.8	0.471	2	0.63	143.1
	BS_M	0.631	1	0.44	122.1	0.785	1	0.39	141.2
	BS_F	0.240	1	0.63	122.5	0.159	1	0.69	142.0

Chapitre A.2 : Données concernant l'homogamie sur le terrain

Cécile Schweitzer, Chloé Laubu, Sébastien Motreuil, Maria Teixeira, François-Xavier Dechaume-Moncharmont. Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté. 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

Material and methods

Study area and animals: This study was conducted in Lake Xiloa, a volcanic crater lake in western Nicaragua, during three weeks of January 2016. All dives for behavioral data collection lasted 60 to 90 min and were conducted at morning between 09h00 and 11h00, and in the afternoon between 13h00 and 16h00. The area investigated for convict cichlid breeding pairs was characterized by gently sloping sandy substrate, shallow weed beds mostly occupied by non-breeding convict cichlids, and a deeper rocky zone where the majority of breeding pairs were located (Site 1 in Anderson et al. 2016). We recorded the behavioral responses of males and females from 45 pairs of cichlids: 6 pairs in the shallow zone (1m depth) and 39 pairs in the rocky zone at depth of 5-16m. Deeper zones were characterized by an increase in predation pressure (Spearman's rank correlation coefficients with bootstrapped 95% confidence intervals: $\rho = 0.41$ [0.17-0.60]). Breeding pairs were first confirmed through 5 min direct observations of pairing behaviors such as partner's close proximity near the nest, no agonistic interactions between them and nest defense against intruders.

Field behavioral observations: An adjusted version of the behavioral tests developed at the laboratory and repeatedly validated in the convict cichlid *Amatitlania siquia* (Schweitzer et al. 2015; Laubu et al. 2016) and many species of fish (Earley et al. 2000; Wilson et al. 2011; Chervet et al. 2011; Balzarini et al. 2014) were used to perform the personality assessment in the field. Each breeding pair was tested in four successive behavioral tests in random order with a 2-3 min interval between two tests: aggressiveness test toward a conspecific, startle response, maintenance activity and aggressiveness test toward a predator.

Aggressiveness toward a competitor – A 30 × 15 cm mirror was placed in front of the nest entrance on its long side. The male and the female agonistic responses toward the mirror was then recorded for 5 min with a GoPro Hero 4 equipped with dive housing and GoPro 3-way

grip. For each test, the total number of agonistic behaviors (frontal and lateral displays, and attempted bites) was then recorded.

Startle response – The test started when both the male and the female of a breeding pair were seen foraging, staying or moving in front of the nest entrance. A startle response was then induced by dropping a blue mini LED flashing light along a fishing line, which caused the fish to temporarily freeze or go back into the nest. The light was dropped at a height of one metre above the nest landing at 40cm from the nest entrance. The time taken to resume moving or to exit the nest was used as a measure of the startle response. If a fish did not move or exit after 5 min, a maximum score of 300 s was recorded.

Maintenance activity – The nest entrance was covered with ground substrate and we measured the time that each partner spent to clear the nest for 5 min. The fish was considered as having cleared the nest when it pushed substrate outside the nest with its tail or with its mouth.

Aggressiveness toward a predator – Aggressiveness was estimated as the agonistic response to an eleotrid predator, the bigmouth sleepers *Gobiomorus dormitor* (McKaye 1977). The bigmouth sleeper is an ambush predator and a specialized predator of cichlid fry (Alonzo et al. 2001; Bedarf et al. 2001; Sowersby et al. 2018). The intruder was collected in the lake Xilola and introduced into a hermetic clear box (20 × 12.5 cm and 14 cm high) which was placed in front of the nest entrance. Similarly to the mirror test, the male and the female agonistic behaviors toward the intruder was then recorded for 5 min.

Statistical analysis: All of the statistical analyses were performed using the R 3.3.1 Software (R Core Team, 2016). For each sex, we analysed the correlation between behavioral responses to test for the presence of a behavioral syndrome. We performed multiple correlation analysis using the Hmisc package (Harrell, 2014) with the procedure of Benjamini and Hochberg (1995). The strength of the behavioral assortative mating was then estimated using Spearman's rank correlation coefficients with bootstrapped 95% confidence intervals (95%CI). Finally, we used linear models to analyze the effect of depth and predation risk on partners' behavioral similarity. The behavioral score and the behavioral responses were first squared-transformed to normality.

Results

Behavioral responses: Males displayed more agonistic behaviors toward a competitor or a predator (Wilcoxon signed rank test: $N = 45$, $V = 787$ and 579 respectively, $P < 0.001$) and expressed a shorter startle response than females ($V = 102.5$, $P = 0.003$). They did not differ in maintenance activity ($V = 220$, $P = 0.28$). Relationships between behavioral responses enabled us to define a ‘behavioral syndrome’ in female convict cichlids (Fig. A.8.a). Only the aggressiveness toward a competitor was not related to the maintenance activity. Males however did not show any significant relationships between their behavioral responses to the four tests (Fig. A.8.b). A PCA was then performed on the four behavioral responses of male and female cichlids. The purpose of the PCA was to reduce individual behavioral responses to a single value, hereafter called the behavioral score. The first axis explained 46.7 % of variance. Eigenvectors of each behavioral response on the axis are as follow: aggressiveness toward a competitor: 0.60; aggressiveness toward a predator: 0.46; startle response: -0.53; maintenance: 0.38.

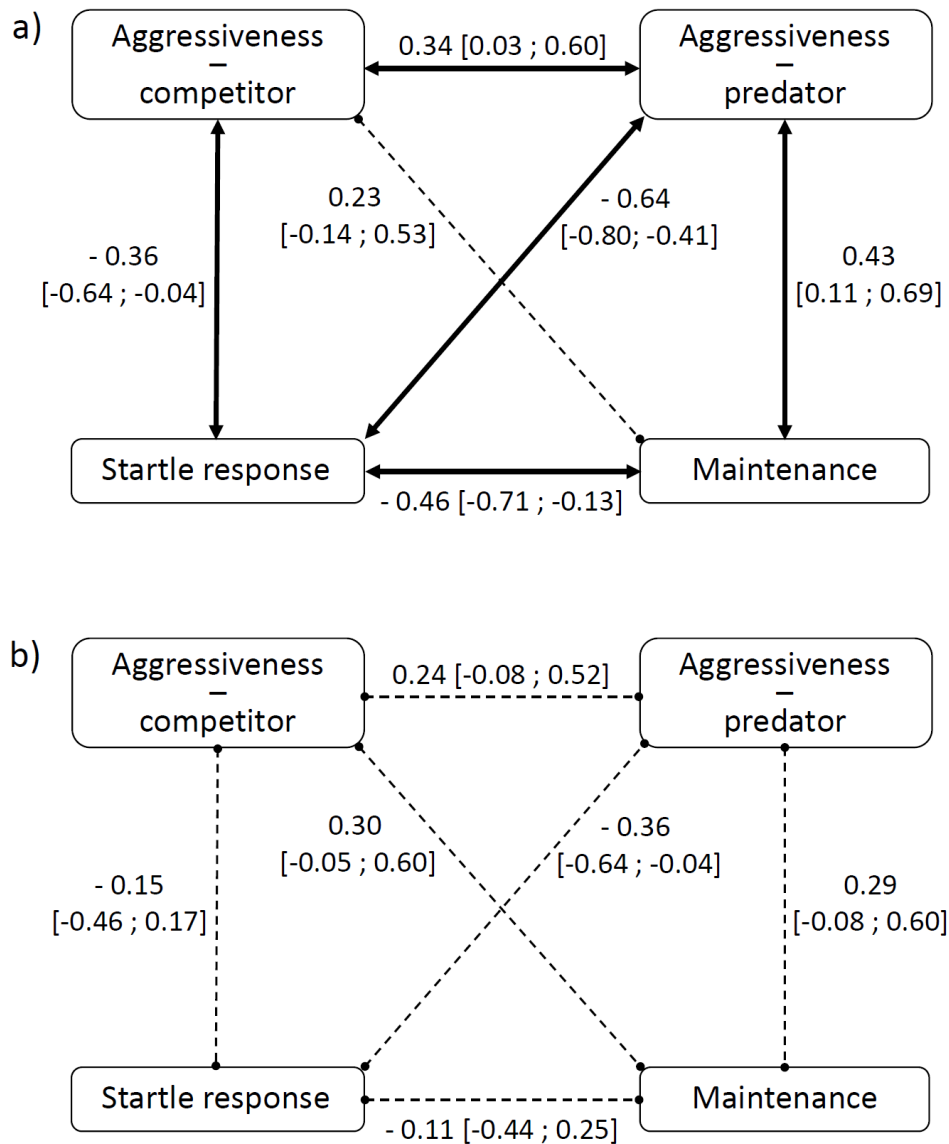


Figure A.8. Relationships between the four behavioral responses in male (a) and female (b) convict cichlids of the studied population. Spearman correlation coefficients with 95% confidence intervals in brackets are indicated next to each link. Black bold arrows indicate correlations remaining significant after Benjamini & Hochberg's (1995) correction ($P < 0.04$, see Methods).

Behavioral assortative mating: We found a positive correlation between the behavioral scores of male and female convict cichlids ($\rho = 0.53$, 95% CI = [0.35; 0.67], Fig. A.9.a). Similar positive correlations between males and females were found for each of their behavioral responses one by one (aggressiveness toward a competitor: $\rho = 0.74$, 95% CI = 0.60; 0.84, aggressiveness toward a predator: $\rho = 0.59$, 95% CI = [0.36; 0.78], startle response: $\rho = 0.37$, 95% CI = [0.08; 0.62], Fig. A.9.b-d), except their maintenance activity ($\rho = -0.09$, 95% CI = [-0.33; 0.37]).

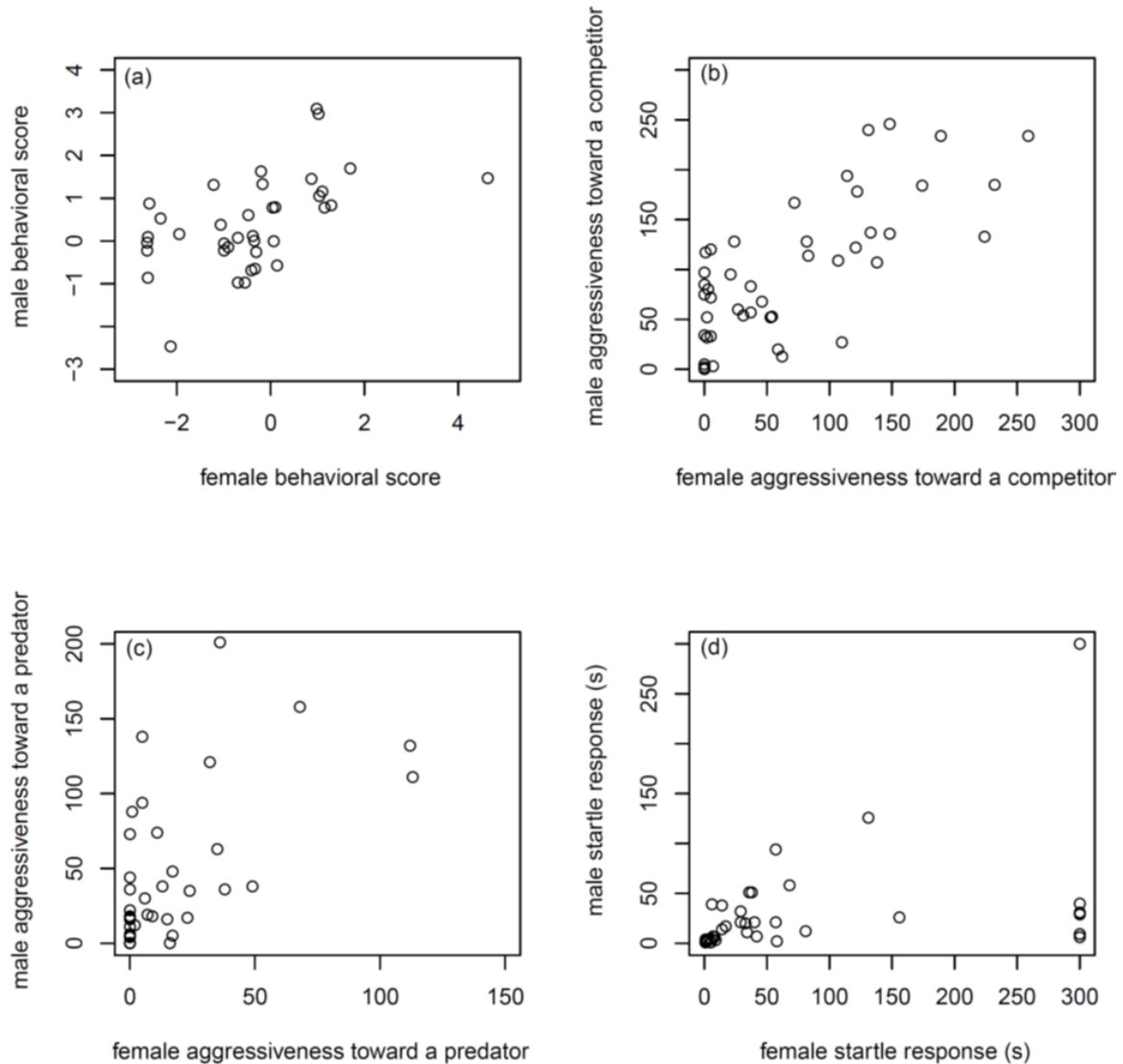


Figure A.9. Relationships between the behavioral scores (a), the number of agonistic behaviors toward a competitor (b) or a predator (c) and the startle responses (d) of male and female convict cichlids within the studied pairs.

Effect of depth of breeding and predation risk: Within-pair similarity was calculated based on the absolute difference in the behavioral score between the male and the female. We also calculated behavioral similarity for each behavioral responses to the four tests. The lower the value is, the more similar the partners are. We evidenced a decrease in similarity in the aggressiveness toward a competitor when predation risk increased (linear model: $F_{35,36} = 6.21$, $P = 0.017$). Similarity in the behavioral score or in the other behavioral responses was not affected by depth or predation risk (linear models: $P > 0.21$ in all cases).

Partie B. Activités complémentaires

Enseignement et encadrement de stagiaires.

J'ai réalisé une mission complémentaire d'enseignement (64 heures) pendant ma première année de thèse. Ces heures se sont réparties entre la licence 1 (volume horaire : 18 heures, TP d'écologie), la licence 2 (volume horaire : 24 heures, TP d'écologie) et la licence 3 (volume horaire : 22 heures, TD et TP de comportement animal). J'ai aussi pendant ma thèse eu l'occasion d'encadrer des stagiaires volontaires (de la Licence 1 à la Licence 3) et quatre stagiaires de master 1 avec rendu de rapport de stage.

Activité de référée.

J'ai été relectrice d'articles scientifiques pour les revues scientifiques *Ethology* et *Behaviour*.

Diffusion scientifique.

Lors de mes deux dernières années de thèse, j'ai réalisé une mission complémentaire de vulgarisation (32 jours/an) avec la Mission Culture Scientifique (MCS) de l'université de Bourgogne. Ma mission s'est organisée en deux activités principales. La première concernait ma participation à l'Expérimentarium tandis que la seconde était liée au projet national d'inventaire des instruments innovants élaborés pour la recherche dans le cadre du programme « Patrimoine Scientifique & Technique Contemporain ». L'Expérimentarium forme de jeunes chercheurs à la communication scientifique avec différents types de publics (scolaires des CM2 aux terminales et avec le grand public via des rencontres dans les bibliothèques, des journées dédiées, sur les marchés, *etc.*). L'objectif est de faire découvrir le métier de chercheur et de rapprocher la recherche de la société en rendant la science accessible à tous les publics. J'ai participé à de nombreuses rencontres avec le public sous différentes formes (ateliers-discussion de 20 minutes, speed-searching, recherche en balade, nuit des musées, bouche à oreille, touchez ma recherche, dessinez ma recherche, *etc.*). Cette mission a donné lieu à un court documentaire (<https://tinyurl.com/laubu-video2018>, collaboration de la MCS avec le master ingénierie des médias et de l'information) et à une bande-dessinée (<https://tinyurl.com/laubu-bd>) de deux pages sur mon travail.

Le projet d'inventaire des prototypes scientifiques a pour objectif de montrer la façon dont les chercheurs conçoivent leurs outils et leurs instruments pour répondre aux besoins de leurs recherches. Dans le cadre de ce projet, j'ai été le relais pour inventorier les prototypes du laboratoire Biogéosciences. Ce travail a été l'occasion pour moi de proposer une rubrique « la science par les objets » dans la revue d'histoire naturelle *ESpèces* (exemples d'articles ci-dessous).

J'ai participé en 2017 au concours Ma Thèse en 180 secondes. Lors de la finale régionale, j'ai obtenu le prix du public et le prix coup de cœur du jury (vidéo : <https://tinyurl.com/laubu-these01>).

LE LANCEUR DE BILLES

ou comment effrayer un poisson à distance



Par Chloé Laubu, UMR biogéosciences et mission "culture scientifique" de l'université de Bourgogne

Le lanceur de billes à air comprimé est un nouveau prototype qui a été conçu et construit dans les laboratoires pour des expériences de recherche.

Le cichlidé zébré, *Amatitlania nigrofasciata*, est un poisson originaire d'Amérique centrale que les aquariophiles apprécient peu du fait de sa féroce tendance à attaquer tout intrus qui ose s'approcher de son territoire. C'est à ces comportements de défense du territoire que s'intéressent des chercheurs de l'université de Bourgogne. Ils tentent de relier les différents profils d'agressivité de ces petits poissons tropicaux à la coloration plus ou moins foncée des individus. Leur hypothèse est que la coloration servirait d'indicateur du profil

comportemental du poisson lors d'interactions avec d'autres individus. La détermination d'un indice de paléur est assez facile à partir de photographies. En revanche, il est beaucoup plus délicat de déterminer les profils comportementaux d'agressivité des poissons dans le but de distinguer les plus agressifs des plus placides. Pour cela, les biologistes ont mesuré les réactions agressives d'un poisson lorsqu'un intrus entre à proximité de son territoire. Cette rencontre se fait à travers une vitre pour éviter les attaques directes et les blessures qui pourraient en résulter. Toutes les observations de comportements se font à distance via des caméras, car ces cichlidés sont des poissons facilement stressés par la présence humaine. En plus des comportements agressifs dirigés vers l'intrus, pas

toujours facilement quantifiables, les chercheurs souhaitaient aussi mesurer la motivation d'un poisson à attaquer, c'est-à-dire le temps qu'il met pour reprendre son activité agressive après un événement perturbateur.

Couple de cichlidés zébrés *Amatitlania nigrofasciata* en posture d'agressivité (nageoires dorsales et ventrales érigées) (éléphant S. Motreuil).



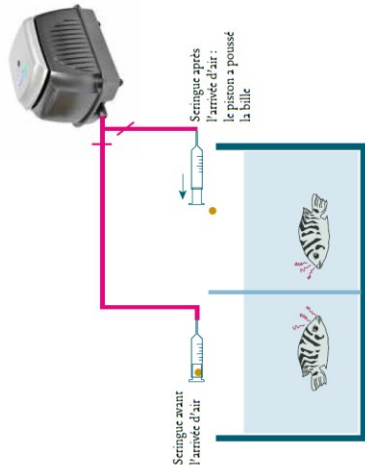
Pour réaliser cette mesure, les biologistes ont dû faire face à de nombreuses difficultés techniques. Tout d'abord, il fallait réussir à déclencher à distance, sans présence humaine, une perturbation qui effrayerait le poisson au point de faire cesser ses manifestations agressives. Il va sans dire que cette perturbation devait aussi être standardisée pour tous les poissons. Dans un premier temps, un système de gouttière en PVC permettait au chercheur à l'extérieur de la salle expérimentale d'introduire une bille qui pouvait rouler jusqu'à l'aquarium. Ce dispositif était relativement efficace, mais présentait néanmoins plusieurs défauts. Tout d'abord la longueur de la gouttière imposait un délai incompressible entre le moment où la bille était lâchée dans la gouttière et celui où elle tombait dans l'aquarium. Dans la procédure, l'expérimentateur observe le comportement du poisson via une caméra et lâche la bille lorsque le poisson est dans une posture agressive, à condition qu'il se trouve

responsable du projet. L'autre difficulté avec le dispositif en gouttière était qu'il était fixé à un aquarium. Ce manque de flexibilité a rapidement été une gêne pour "tester" plusieurs poissons à la suite. C'est à ce moment-là qu'est né le "lanceur de billes à air comprimé" conçu et construit par Sébastien Motreuil, ingénieur d'études. Cet engin, fabriqué à l'aide d'un compresseur à air, permet de faire tomber des billes instantanément dans les aquariums. Le compresseur, situé dans la pièce adjacente à la salle d'expérimentation, est relié à des seringues par un jeu de tuyaux flexibles passant à travers le mur par une petite ouverture. Les seringues sont disposées juste au-dessus des aquariums et devant chaque piston est déposée une bille; l'envoi d'air comprimé repousse les pistons des seringues, ce qui a comme conséquence immédiate de faire tomber la bille dans l'aquarium.



L'embout de la seringue est relié au tube tandis que le piston se situe au-dessus de l'aquarium. Des gicleurs à eau pour l'arrosage automatique sont utilisés et ont été transformés en soupapes permettant d'extraire l'air sous pression du système après l'expérience afin de réarmer les pistons (éléphant C. Laubu).

loin de l'endroit où la bille tombera. Du fait du décalage entre le lâcher et la chute de la bille, ces consignes ne pouvaient pas toujours être respectées. « Il est d'ailleurs arrivé une fois qu'un poisson repousse la bille sur la tête et soit ainsi sommé quelques minutes! » raconte François-Xavier Dechaume-Moncharmont,



Le lanceur de billes est fabriqué avec un compresseur à air, des tubes transparents et des seringues. Il envoie de l'air à distance dans les seringues ce qui a pour effet de pousser leur piston faisant ainsi tomber les billes dans les aquariums, soit simultanément si tous les robinets sont ouverts simultanément, soit un par un avec les robinets correspondants.

différents profils d'agressivité des poissons et ont ainsi pu montrer qu'ils étaient liés à leur coloration. Les poissons les plus pâles déclenchaient moins leur territoire. La coloration pourrait ainsi fournir aux congénères une information fiable et rapide sur le niveau d'agressivité d'un individu afin de choisir un partenaire sexuel ou d'arbitrer des interactions sociales.

Dans le cadre du programme PATSEC, la mission "culture scientifique" de l'université de Bourgogne procède à l'embauche des prototypes scientifiques fabriqués dans les laboratoires de recherche pour mettre en valeur cet aspect méconnu du travail des chercheurs.

Pour en savoir plus
 > Schweizer C., Motreuil S., Dechaume-Moncharmont F.X., 2015 - Coloration reflects behavioural types in the convict cichlid (*Amatitlania nigrofasciata*). *Animal Behaviour*, 105, p. 201-209

De la pâte à modeler pour le bien-être des poissons

Dans les laboratoires de recherche, une large part du travail peut parfois être consacrée aux travaux manuels : il s'agit de fabriquer des objets adaptés à certaines expériences. Au programme aujourd'hui : un atelier pâte à modeler pour fabriquer des boîtes à friandises pour poissons.

Apprendre à évaluer le bien-être des animaux est une question cruciale – tant sociétale que fondamentale – pour mieux comprendre les origines évolutives des processus émotionnels. Plusieurs indicateurs physiologiques ou comportementaux ont ainsi été décrits pour apprendre à décoder les émotions chez les animaux. Néanmoins ces indicateurs ne permettent pas toujours de savoir si un état émotionnel est positif ou négatif. Un battement de cœur accéléré, par exemple, peut être le signe d'un état anxieux (état émotionnel négatif) ou d'une forte excitation (état émotionnel positif) et afin de distinguer l'un de l'autre, des chercheurs se sont inspirés des recherches en psychologie. Le test du biais de jugement est ainsi utilisé chez l'être humain ; il consiste à présenter à un individu une information ambiguë, intermédiaire entre une information positive et une information négative, et à évaluer son interprétation : « *Forêt-il le verre à moitié plein ou à moitié vide ?* ». Sa réponse, optimiste ou

pesimiste, est un indice direct de son état émotionnel. Si ce test a pu être transposé à de nombreuses espèces, il n'avait encore jamais été utilisé chez le poisson et c'est le défi que s'est donné une équipe de recherche de l'université de Bourgogne-Franche-Comté qui désirait connaître l'effet de l'enrichissement de l'environnement (physique : présence de plantes, cachettes et sable ; et social : présence de différents types de congénères) sur le bien-être des poissons. Le premier défi des chercheurs a été de trouver une tâche adaptée aux poissons. Pour les soumettre à ce test, certains espèces de mammifères ont appris à distinguer des signaux acoustiques et à actionner un levier pour y répondre, tandis que d'autres ont appris à réagir à des images en touchant un écran tactile. Autant de tâches difficiles à exécuter pour un poisson ! Alors, les chercheurs se sont inspirés du comportement naturel des poissons étudiés, des cichlides zébrés, qui ont l'habitude de fouir le sol avec leur bouche pour trouver leur nourriture. Il a donc été décidé de leur apprendre à ouvrir de petites boîtes placées au fond de l'aquarium en poussant le couvercle avec leur bouche.

Mais comment fabriquer ces boîtes ? Il fallait qu'elles restent au fond de l'eau, qu'elles puissent y passer du temps sans s'abîmer, qu'elles soient de couleurs différentes et que l'on

un polymère qui durcit à la cuisson et présente les avantages de résister à l'eau, de permettre un modelage précis et d'être disponible dans différentes couleurs. De nombreux essais ont été nécessaires pour déterminer la taille et la forme idéale de couvercle pour que les poissons puissent le pousser. La taille était un élément important, car une boîte trop petite serait retournée au moindre courant d'eau, tandis qu'un couvercle trop grand représenterait un effort trop important pour les poissons les plus petits. Après de nombreux essais, la bonne combinaison entre taille de boîte et forme de couvercle a été établie et de

puis la fabrication de manière standardisée et rapide. Les expérimentateurs ont d'abord fait des essais avec des coupelles de verre peintes, puis ils ont construit des boîtes moulées dans du ciment mais, ni la peinture ni le ciment n'ont résisté à l'épreuve : le ciment ne permettant pas de fabriquer des boîtes assez fines et s'effritait ; la peinture risquait de libérer des produits toxiques pour les animaux. C'est lors d'une discussion informelle au cours de laquelle un membre de l'équipe racontait son « atelier pâte Fimo » avec son fils, que l'idée a émergé. Cette pâte à modeler est



Boîtes finales en pâte Fimo avec couvercle noir, blanc ou gris 50 % (éléfrit C. Laubu).

nombreuses boîtes identiques ont été réalisées à l'emporte-pièce. Un écou incorporé dans leur base faisant office de lest.

Avec ce dispositif, les poissons ont rapidement appris que les boîtes avec un couvercle noir étaient positives parce qu'elles renfermaient une friandise (une larve de chironomide dont ils raffolent) alors que celles avec un couvercle blanc étaient vides. Les chercheurs ont ensuite présenté aux poissons une boîte « ambiguë » avec un couvercle gris et ont évalué le comportement des animaux. Les chercheurs ont d'ores et déjà pu observer un effet important de l'environnement social sur l'état émotionnel des poissons. Les poissons en présence d'un congénère qu'ils n'ont pas choisi devenaient bien plus « pessimistes » que ceux qui étaient avec un partenaire qu'ils avaient choisi. Il s'agit maintenant d'évaluer le rôle de l'enrichissement physique des aquariums sur l'humeur des hôtes.

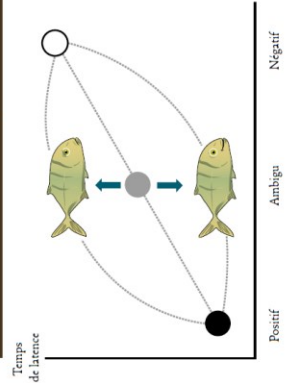
Pour en savoir plus

- > **Bolsley A. et al., 2007** - "Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare", *Physiology & Behavior*, 92, p. 375-397.
- > **Roofoots S., Boleij H., Nordquist R. et Stavy E.J., 2016** - "Making decisions under ambiguity: Judgment bias tasks for assessing emotional state in animals", *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10, p. 1-16.



Premiers essais de boîtes en ciment. Différentes formes de couvercles en pâte Fimo sont aussi essayées (avec rebord, avec poignée, etc.) (éléfrit C. Laubu).

Le principe du test du biais de jugement. Le temps nécessaire pour venir ouvrir la boîte est évalué pour chaque type de boîte (positive, négative et ambiguë). Après une phase d'apprentissage, le poisson met moins de temps à ouvrir une boîte "positive" (en noir) qu'une boîte "négative" (en blanc). La réponse du poisson face à une boîte ambiguë (en gris) peut alors être évaluée pour déterminer son interprétation de ce signal incertain. Un poisson dans un état émotionnel négatif interprétera le couvercle gris de manière pessimiste et y répondra lentement comme s'il ressemblait à une boîte négative et inversément. On peut ainsi déterminer l'état émotionnel initial d'un poisson et ensuite mesurer l'influence d'un changement de son environnement.



Temps de réponse



Par Chloé Laubu, UMR biogéosciences et mission culture scientifique, université de Bourgogne. Les poissons ont appris à ouvrir les boîtes et à distinguer les boîtes intéressantes ou non en se fiant à la couleur du couvercle (cliché C. Laubu).

Curriculum Vitae

sites.google.com/site/chloelaubu



FORMATIONS

2015– : thèse en biologie du comportement animal

Caractère adaptatif de la personnalité et des émotions en contexte sexuel chez un poisson monogame, sous la direction de F-X Dechaume-Moncharmont (HDR) et P. Louâpre, laboratoire Biogéosciences, université Bourgogne Franche-Comté (UBFC). Financement : contrat doctoral du Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche, classée 1^{ère} au concours 2015 de l'école doctorale Environnement-Santé, UBFC

2012–2014 : master en biologie des organismes et des populations

Master 2: majeure de promotion, (1^{ère}/30), mention Bien
Master 1: majeure de promotion, (1^{ère}/55), mention Bien
Université de Bourgogne Franche-Comté (UBFC)

2009–2012 : bachelor biodiversité-écologie-évolution (équivalent licence)

Mention d'excellence (inscrite sur la liste du Palmarès du Doyen)
Université du Québec à Montréal et Université de Montréal, Canada

2006–2009 : diplôme d'État de podologie

Mémoire de fin d'étude avec Félicitations du jury:
« Bipédie humaine et locomotion des grands primates » sous la direction de R. Darmana.
Institut de formation en Podologie, hôpital de Purpan, Toulouse

PRIX et DISTINCTIONS

juin 2018 : Prix de la meilleure présentation orale étudiante, [colloque SFECA](#)

juin 2017 : Prix de la meilleure présentation orale, Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon

avril 2017 : Prix du public et coup de cœur du jury, finale régionale concours [Ma Thèse en 180 secondes](#)

mars 2015 : Prix de la meilleure présentation orale étudiante, [colloque SFECA](#)

juin 2012 : Inscription sur la liste du Palmarès du Doyen, Facultés des Arts et des Sciences, UdeM

SOCIÉTÉS SAVANTES

Depuis 2013: Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (Sféca)

Depuis 2014: The International Society for Behavioral Ecology (ISBE)

Depuis 2016: The Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB)

Depuis 2016: Société Française d'Ecologie (SFE)

EXPERIENCES

Recherche (en dehors de la thèse) :

- **ingénieure d'étude (sept-déc 2014 ; avril-août 2015), laboratoire Biogéosciences, UBFC**
Personnalité chez un poisson monogame : conception, réalisation, analyse de tests comportementaux, et encadrement de stagiaires master 1
- **stagiaire volontaire (juill-août 2013), laboratoire V. Dufour, CNRS, Strasbourg**
Communication acoustique et prise de risque chez les corbeaux freux : récolte des données comportementales, séquençage des enregistrements et analyse
- **stagiaire master 1 et 2 (mars-mai 2012 ; fév-mai 2014), laboratoire Biogéosciences, UBFC**
Choix de partenaire et compatibilité entre partenaires chez un poisson monogame : conception, réalisation, analyse des tests comportementaux et rédaction d'un mémoire
- **assistante technique (mars-mai 2012), collection entomologique, univ. de Montréal**
Inventaire informatique de la collection entomologique Ouellet-Robert, 10h hebdomadaire
- **stagiaire volontaire (mai 2010), laboratoire L-A Giraldeau, univ. du Québec à Montréal**
Personnalité et choix du partenaire chez le diamant mandarin: réalisation de tests comportementaux
- **assistante technique (oct-avril 2010), laboratoire D. Réale, univ. du Québec à Montréal**
Comportement social des mouflons américains : saisie de données, 10h hebdomadaire

Activité de referee :

- Behaviour
- Ethology

Enseignement :

- **encadrement de stagiaires** (7 stagiaires volontaires de licence et 6 stagiaires de master 1 avec rédaction d'un mémoire de stage)
- **formée au métier d'enseignant** dans l'éducation supérieure (24 heures)
- **enseignement** en licence de biologie (volume horaire : 64 heures, contrat doctoral), UBFC. L1 (18h, TP d'écologie), L2 (24h, TP d'écologie) et L3 (22h, TD et TP de comportement animal)
- **correctrice** en biostatistiques, L1 (volume horaire : 43 heures), univ. de Montréal



Vulgarisation :

- Ma Thèse en 180 secondes. [Finale régionale](#) : prix du public et coup de cœur du jury
- [Expérimentarium](#): ateliers avec des scolaires et le grand public (32 jours)
- participation à la [Nuit Européenne des Chercheur.e.s](#) 2018
- recensement de prototypes scientifiques et rédaction d'une rubrique dans ESpèces
- articles sur ma recherche : radio (« [C'est tout naturel](#) » sur France Inter, « [C'est bon à savoir](#) », sur France Bleu Bourgogne, « [Quoi de neuf chercheur-e-s ?](#) » sur Radio Dijon Campus), journaux : [Le Temps](#), [Le Figaro](#), [Artefuture](#), [etc.](#)
- [Bande-dessinée](#) sur ma thèse par Thibault Roy
- Documentaires sur ma recherche [Labo d'Sophie](#) et par l'Expérimentarium
- Formations: média-training (10h) ; organiser une visite de laboratoire (4h) ; écrire sur sa recherche (4h)

Expertise :

- conseils à la conception du scénario de l'exposition au jardin des sciences de Dijon sur la reproduction et la sexualité animale : *L'amour, c'est pas si bête !*
- expertise éthologique dans l'élaboration d'une création artistique sur la sélection sexuelle dans le monde aquatique. Compagnie Turak Théâtre

Écovolontariat :

- août 2011 : Société d'Éducation et Recherche Océanique (ORES), Québec.
- juillet 2009 : Centre de Sauvegarde de la Faune Sauvage, Normandie, France

PUBLICATIONS

- [C. Laubu](#), P. Louâpre & F-X. Dechaume-Moncharmont. Pair-bonding induces an optimistic-pessimistic mood in a monogamous fish species. *In review in Proceedings of the Royal Society*
- [C. Laubu](#), C. Schweitzer, S. Motreuil, P. Louâpre & F-X. Dechaume-Moncharmont. 2017. Mate choice based on behavioural type: Do convict cichlids prefer similar partners? [Animal Behaviour](#), 126:281–291.
- C. Schweitzer, G. Melot, [C. Laubu](#), M. Teixeira, S. Motreuil & F-X. Dechaume-Moncharmont. 2017. Hormonal and fitness consequences of behavioral assortative mating in the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). [General and Comparative Endocrinology](#), 240:153–161.
- [C. Laubu](#), F-X. Dechaume-Moncharmont, S. Motreuil & C. Schweitzer C. 2016. Mismatched partners that achieve post-pairing behavioral similarity improve their reproductive success. [Science Advances](#), 2, e1501013

COMM. ORALES

- Biais cognitif et choix de partenaire chez un poisson monogame. **Colloque de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal (SFECA)**, Rennes, juin 2018.
- Personnalité et sélection sexuelle chez un poisson monogame. **Forum Jeunes Chercheurs**, Dijon, 2017.
- Qui s'assemble finit par se ressembler, chez un poisson monogame. **85^{ème} congrès de l'ACFAS**, Montréal, Canada, mai 2017. *Bourse de l'Office Franco-Québécois pour la Jeunesse et de la Sféca.*
- Fitness consequences of personality convergence between partners of convict cichlids. **Sfécoologie (SFE)**, Marseille, France, octobre 2016
- Mismatched partners that achieve postpairing behavioral similarity improve their fitness. **International Society for Behavioural Ecology (ISBE)**, Exeter, UK, juillet 2016
- Fitness consequences of personality convergence between partners of convict cichlids. **European Conference on Behavioural Biology (ECBB)**, Vienne, Autriche, juillet 2016
- Personality and behavioural convergence within pairs of convict cichlids. **Ecology & Behaviour (E&B)**, Lyon, juin 2016.
- Absence of sexual preference for behavioural similarity in convict cichlids. **Colloque de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal (SFECA)**, Caen, mars 2016.
- Qui s'assemble finit par se ressembler : personnalité et convergence comportementale au sein des couples. **Colloque de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal (SFECA)**, Strasbourg, avril 2015.
- Bipédie humaine et locomotion des grands primates. **Congrès d'anatomie de la faculté de médecine**, Montpellier, juin 2009. Publication du résumé dans « [Muscle, nouveaux concepts: anatomie, biomécanique, chirurgie-rééducation](#) », 2009. *Edition Sauramps*

ANGLAIS

Formation à l'écriture scientifique en anglais (15h)

920/990 au Test Of English for International Communication (TOEIC)



AUTRES FORMATIONS

Formation expérimentation animale et méthodes alternatives (niveau B)

Formation sur l'utilisation des animaux d'expérimentation, Conseil canadien de la protection des animaux (volet théorique)

Formation Santé, Médecine et Sciences de l'Evolution (25h)

Formation Média-training (9h)

Formation Communiquer sur la recherche avec le public (6h)

Formation Word (10h)