

**UNIVERSITE PARIS OUEST- NANTERRE LA DEFENSE**  
**ECOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODELISATION**

Thèse  
Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS OUEST- NANTERRE LA**  
**DEFENSE**

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Ethologie et Cognition Comparées

Présentée et soutenue publiquement par

**Julie Chébaux**

Le 8 décembre 2009

**DISCRIMINATION DE PARENTELE ET**  
**INTERACTIONS SOCIALES CHEZ LE CANARI**  
**DOMESTIQUE, *SERINUS CANARIA***

Devant le jury composé de MM

Thierry Aubin	Directeur de recherche CNRS Examineur <i>Université Paris XI, Orsay</i>
Nathalie Béguin	Maître de Conférence Directrice de thèse <i>Université Paris Ouest Nanterre la Défense</i>
Paulo Gama Mota	Professeur Rapporteur <i>Université de Coimbra, Portugal</i>
Pierre-Henri Gouyon	Professeur Rapporteur <i>Muséum National d'Histoire Naturelle</i>
Michel Kreutzer	Professeur Directeur de thèse <i>Université Paris Ouest Nanterre la Défense</i>
Gérard Leboucher	Professeur Président du jury <i>Université Paris Ouest Nanterre la Défense</i>
Jean-Sylvain Liénard	Directeur de recherche CNRS Examineur <i>Université Paris XI, Orsay</i>



**DISCRIMINATION DE PARENTELE ET  
INTERACTIONS SOCIALES CHEZ LE CANARI  
DOMESTIQUE, *SERINUS CANARIA***

Sous la direction de Nathalie Béguin

et

Michel Kreutzer



# Note aux lecteurs

Deux articles relatifs à cette thèse ont été soumis.

Un article relatif à une partie du premier chapitre est présenté en Annexe 1. Il a été soumis à Behaviour et est en cours de révision.

Un article présentant une partie des expériences du chapitre 2 est exposé en Annexe 2. Il a été soumis à Behaviour et est en cours de révision.

Les expériences ont été réalisées au Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées à l'Université Paris Ouest - Nanterre la Défense et ont fait l'objet de collaborations scientifiques, mentionnées en début de chapitre.



# Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord le Ministère de l'Education Nationale de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche pour l'allocation de recherche dont j'ai pu bénéficier pour ces trois années de recherche. Mais également mes directeurs de recherche Nathalie Béguin et Michel Kreutzer d'avoir accepté de m'encadrer durant ces trois années de thèse, pour leurs conseils et leur soutien. Je souhaite également remercier Gérard Leboucher pour m'avoir accueillie dans son laboratoire de recherche et pour ses conseils en statistiques !

Je voudrais remercier les membres du jury. Je remercie les Professeurs Paulo Gama Mota et Pierre-Henri Gouyon d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Je remercie également les Directeurs de recherche CNRS Jean-Sylvain Liénard et Thierry Aubin ainsi que le Professeur Gérard Leboucher d'avoir bien voulu être les examinateurs.

Mes remerciements vont à Katia Lehongre pour son aide dans l'analyse des données des chants, à Sophie Baron pour la réalisation des analyses génétiques, à Jean-Sylvain Liénard pour son aide précieuse dans l'analyse des données acoustiques concernant les cris et à Pierre Vrignaud pour la réalisation des analyses discriminantes.

Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées : les professeurs Eric Vallet et Laurent Nagle, les docteurs Frédérique Hallé, Dalila Bovet et Tudor Draganiou. Merci pour votre bonne humeur et pour nos discussions du midi dans la cuisine !! Ainsi que Colette Desaleux et Philippe Groué d'avoir pris soin de mes canaris !

Je ne pourrais jamais oublier la merveilleuse ambiance créée par les doctorants et stagiaires :

- *Valériane* : tu m'auras vraiment manqué pendant mes deux dernières années de thèse...

- *Nicolas* : un grand merci pour tes secours informatiques et pour ton côté pessimiste qui m'aidait à rester optimiste !
- *Mathieu* : Vive les Fish and Chips ! Je me sacrifie avec plaisir et t'offre toutes mes parts de cette succulente nourriture...
- *Marie* : Nos pauses clopes me manquent..ainsi que ta joie de vivre !
- *Alexandre* : Ensemble pour commencer, et séparé pour la finir, lâcheur !
- *Violaine* : Merci pour ton soutien, tes coups de gueule marrants et tes délires...
- *Ahmed* : Dommage je n'aurais jamais participé à une capture de pigeons... Ce n'est que partie remise !
- *Philippe* : Merci pour ton savoir sur les canaris !
- *Franck* : Que dire... merci loulou pour ton aide dans tous les domaines (et non il y en a un où je n'ai pas besoin de tes conseils...) et pour avoir appris à parler à Shango !
- *Solenn* : Merci pour les balades normandes, ma porte t'est toujours ouverte ne l'oublie pas !

Merci aussi à tous les autres : Syrina, Sophie, Marion, Jocelyn et Magali que j'aurais souhaité mieux connaître...Je remercie aussi Zoé, Léo et Shango pour l'animation qu'il mettait dans le bureau d'à côté...

Un énorme merci à David Grimardias pour les GLMM qui nous ont bien embêté pendant de longs mois !

Je souhaite remercier ma famille, ma belle-famille, ma sœur Céline et tous mes amis pour leur soutien depuis de nombreuses années, je ne peux pas tous vous citer mais merci à Maryse, Michel, Marc, Chrystelle, Candice, Catherine, Emilie, Olivier, Jonathan, Simon, Julie, Marlène...

Je voudrais dédier cette thèse à ma grand-mère, Maximilienne Gilles, qui m'a transmis son amour pour les animaux, à mes parents, Brigitte Chébaux et Philippe Mérault, sans qui je ne serais pas là aujourd'hui !! Et oui maman, on y est arrivé !! Et à Julien Lacomme sans qui je ne serai peut-être pas là où j'en suis sans son soutien et son amour...

Je remercie également d'avoir fait de moi ce que je suis Eos, Sweety, Jujube, Monsieur Ed, Nina, Cléa, Enaut et surtout Isis...

Enfin, cette thèse n'aurait pas été possible sans mon groupe de canaris !!



# Table des Matières

<b>Introduction générale .....</b>	<b>15</b>
<b>Reconnaissance et discrimination de parentèle .....</b>	<b>15</b>
<b>Les mécanismes de reconnaissance/discrimination de parentèle .....</b>	<b>16</b>
<b>Fonctions de la reconnaissance/discrimination de parentèle .....</b>	<b>19</b>
La reconnaissance parents-jeunes .....	19
Reconnaissance au sein des fratries .....	20
Comportements altruistes .....	21
Compétition intra-sexuelle .....	22
Choix de partenaire .....	23
<b>Modalités sensorielles utilisées pour la reconnaissance/ discrimination de parentèle .....</b>	<b>24</b>
L'olfaction .....	24
La vision .....	25
L'audition .....	26
<b>Expérience sociale précoce .....</b>	<b>27</b>
<b>Vocalisations des oiseaux.....</b>	<b>29</b>
Les chants .....	29
Apprentissage.....	29
Structure .....	31
Fonctions .....	32
Contrôles moteurs et cérébraux.....	35
Les cris .....	37
Apprentissage.....	37
Structure .....	38
Fonctions .....	38
Contrôles moteurs et cérébraux.....	39
<b>Présentation de la thèse .....</b>	<b>39</b>
Objectifs de cette thèse .....	39
Choix de l'espèce .....	41

Présentation de l'espèce .....	43
Organisation de la thèse .....	47
<b>Méthodologie Générale : Sujets et conditions d'élevage.....</b>	<b>48</b>

## **Chapitre 1 : Discrimination de parentèle chez le canari**

<b>domestique .....</b>	<b>51</b>
Résumé .....	51
<b>Introduction .....</b>	<b>53</b>
<b>Matériels et méthodes .....</b>	<b>57</b>
Expérience 1 : Interactions mâles-femelles.....	57
Protocole expérimental .....	57
Analyses statistiques.....	<b>59</b>
Expérience 2 : Interactions mâles-mâles.....	59
Protocole expérimental .....	59
Analyses statistiques .....	60
Analyses génétiques .....	61
<b>Résultats .....</b>	<b>61</b>
Expérience 1 : Interactions mâles-femelles.....	61
Expérience 2 : Interactions mâles-mâles.....	67
Analyses génétiques .....	70
<b>Discussion .....</b>	<b>71</b>

## **Chapitre 2 : Utilisation du chant pour la discrimination de**

<b>parentèle chez le canari domestique .....</b>	<b>81</b>
Résumé .....	81
<b>Introduction .....</b>	<b>83</b>
<b>Matériels et méthodes .....</b>	<b>87</b>
Enregistrement des chants.....	87
Analyse des chants .....	88
Analyses statistiques .....	89
Expérience 1 : pré-analyse des réponses comportementales des mâles	90
Protocole expérimental .....	90

Analyses statistiques .....	91
Expérience 2 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des mâles .....	92
Les chants diffusés .....	92
Protocole expérimental .....	92
Analyses statistiques .....	93
Expérience 3 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des femelles.....	94
Chants diffusés.....	94
Protocole expérimental.....	95
Analyses statistiques .....	95
<b>Résultats .....</b>	<b>97</b>
Analyse de chants.....	97
Expérience 1 : pré-analyse des réponses comportementales des mâles	102
Expérience 2 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des mâles .....	103
Expérience 3 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des femelles.....	105
<b>Discussion .....</b>	<b>107</b>
 <b>Chapitre 3 : Analyse des cris de contact des canaris domestiques .....</b>	
<b>domestiques .....</b>	<b>117</b>
Résumé.....	117
<b>Introduction .....</b>	<b>119</b>
<b>Matériels et méthodes .....</b>	<b>123</b>
Enregistrements des cris .....	123
Analyse acoustique des cris .....	123
Analyses statistiques .....	125
<b>Résultats .....</b>	<b>127</b>
<b>Discussion .....</b>	<b>131</b>
 <b>Discussion générale .....</b>	 <b>137</b>
<b>Rappel des principaux résultats .....</b>	<b>138</b>

<b>La discrimination de parentèle chez le canari domestique .....</b>	<b>140</b>
<b>La simultanéité des effets de l'expérience sociale précoce et de la parentèle chez le canari domestique .....</b>	<b>143</b>
<b>Modalités sensorielles de la discrimination de parentèle chez le canari domestique .....</b>	<b>145</b>
<b>Les mécanismes de discrimination de parentèle chez le canari domestique .....</b>	<b>147</b>
<b>Les limites de l'étude .....</b>	<b>148</b>
<b>Perspectives .....</b>	<b>149</b>
<b>Conclusion .....</b>	<b>152</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>153</b>
<b>Tables des figures .....</b>	<b>167</b>
<b>Tables des tableaux .....</b>	<b>169</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>171</b>
Annexe 1 : article relatif à une partie du chapitre 1, <i>The effect of genetic relatedness and early social experience on mate choice in domestic canaries, Serinus canaria</i> .....	173
Annexe 2 : article relatif à une partie du chapitre 2, <i>Use of song for kin discrimination in male domestic canaries, Serinus canaria</i> .....	197
Annexe 3 : Protocole d'indentification de l'hétérogénéité des individus.....	231

# Introduction générale

## Reconnaissance et discrimination de parentèle

La théorie Darwinienne de la sélection naturelle postule l'existence d'une sélection des individus afin d'augmenter leur survie et leur reproduction. Certains auteurs se sont attachés à étudier des individus qui agissent de manière altruiste, c'est-à-dire qui favorisent la reproduction d'autres individus qui leur sont génétiquement proches. Le fait qu'un individu ne se reproduise pas lui-même mais favorise la reproduction d'un apparenté ne va pas dans le sens de la sélection naturelle de Darwin. Hamilton (Hamilton 1964a; Hamilton 1964b), trouva une explication à ces comportements altruistes en mettant en évidence l'existence d'une sélection de parentèle (la parentèle étant l'ensemble des individus ayant un lien de parenté : par exemple les frères-sœurs, les cousin(e)s, les oncles-tantes...). Il s'agit d'un mécanisme de sélection basé sur la possession de gènes communs qui amène un individu (le donneur) à favoriser un apparenté (le receveur) en matière de survie ou de reproduction. Ces comportements altruistes sont sélectionnés lorsque les coûts du donneur (par exemple diminution de son propre succès reproducteur) sont inférieurs aux bénéfices gagnés par le receveur en fonction du coefficient d'apparentement de ces deux individus. En général, le donneur augmente sa valeur adaptative globale, appelé en anglais « inclusive fitness ». Cela se traduit par l'équation suivante :  $c < b \times r$ , où  $c$  correspond aux coûts du donneur,  $b$  correspond aux bénéfices du receveur et  $r$  correspond au coefficient d'apparentement (« relatedness » en anglais). Cette sélection de parentèle suppose que les individus seraient capables de reconnaître leurs apparentés (reconnaissance de parentèle) et/ou de les discriminer (discrimination de parentèle). La définition de ces deux processus est différente : la reconnaissance de parentèle fait référence aux processus cognitifs qui permettent à des individus de classer des congénères dans la catégorie des apparentés sur la base d'indices liés à la parentèle. La discrimination de parentèle quant à elle, est mise en évidence par

les réponses (comportementales, physiologiques) différentes observées lorsqu'un individu rencontre des apparentés et des non-apparentés (Nakagawa & Waas 2004; Tang-Martinez 2001).

Par la suite, dans ce manuscrit nous emploierons indifféremment les termes de reconnaissance et de discrimination de parentèle quand nous ferons référence aux précédentes études. En revanche, pour nos travaux nous parlerons de discrimination de parentèle car nous n'avons pas étudié les processus cognitifs mis en place pour la reconnaissance de parentèle.

## **Les mécanismes de reconnaissance/discrimination de parentèle**

Quatre types de mécanismes de reconnaissance ont été proposés : (1) la reconnaissance par association ou familiarité, (2) la comparaison de phénotypes, (3) la reconnaissance basée sur la proximité spatiale et (4) la reconnaissance des allèles.

La plupart des études se sont principalement intéressées à la reconnaissance par association ou familiarité (1) et à la comparaison de phénotypes (2) (Gerlach & Lysiak 2006; Komdeur et al. 2004; Kruczek 2007; Russell & Hatchwell 2001). Ces études voulaient voir si les individus reconnaissaient les apparentés grâce à un apprentissage réalisé au cours d'associations antérieures entre les individus apparentés (reconnaissance par association) ou si les individus étaient capables de reconnaître les apparentés sans avoir besoin d'associations antérieures (comparaison de phénotype). Dans ce dernier cas les individus qui se rencontraient n'avaient pas besoin d'expérience sociale précoce commune pour se discriminer, contrairement à la « reconnaissance par association ». En réalité, ces deux mécanismes, la « reconnaissance par association » et la « comparaison de phénotypes », sous-tendent un même apprentissage. En effet, dans le cas de la « reconnaissance par association » les individus apprennent lors de leurs associations antérieures

le phénotype des individus apparentés avec qui ils sont tôt dans leur vie et le compare ultérieurement au phénotype du nouvel individu rencontré. Ce processus requière des associations antérieures entre les individus apparentés qui vont se rencontrer et une comparaison de phénotype. Dans le cas de la « comparaison de phénotypes » les individus ont besoin d'associations antérieures avec des indices phénotypiques et ont besoin de les apprendre. Ces indices peuvent venir d'un apparenté ou de l'individu lui-même. Ensuite, le phénotype du nouvel individu rencontré sera comparé au phénotype appris au préalable. Ainsi, pour ces deux mécanismes, les individus ont besoin d'associations antérieures et d'apprendre des caractéristiques phénotypiques pour pouvoir discriminer les apparentés des non-apparentés. La différence entre ces deux mécanismes réside dans le type de phénotype appris au préalable, dans la « reconnaissance par association » les individus apprennent les caractéristiques individuelles de leurs apparentés alors que dans la « comparaison de phénotypes », les individus apprennent les caractéristiques familiales à partir de leur propre phénotype ou de celui d'apparentés. D'après Tang-Martinez (2001), une nouvelle terminologie est nécessaire. En s'appuyant sur d'anciens travaux, il a proposé les termes de « familiarisation directe » et de « familiarisation indirecte ». Dans la « familiarisation directe », des associations antérieures sont nécessaires entre le sujet et le nouvel individu rencontré pour que le sujet soit capable d'identifier le nouvel individu rencontré comme étant un apparenté ou non. Dans la « familiarisation indirecte » des associations antérieures entre le sujet et le nouvel individu rencontré ne sont pas nécessaires pour le sujet, en revanche ce dernier a dû être familiarisé à lui-même ou à d'autres apparentés. Cette « familiarisation indirecte » est considérée comme étant de la « vraie » reconnaissance de parentèle. Des expériences qui font varier uniquement la familiarité entre les individus servent à mettre en évidence l'existence d'une discrimination par « familiarisation directe ». En revanche, des tests faisant varier uniquement le degré de parenté indiqueront si les sujets sont capables de discrimination par une « familiarisation indirecte ».

La reconnaissance basée sur la proximité spatiale (3) implique que les individus vivant à un endroit donné fassent parti de la même famille, tous ces

individus sont ainsi considérés comme étant apparentés. Il n'y a pas d'apprentissage des caractéristiques communes aux membres de la famille (phénotype, odeur...). Le biais de ce type de reconnaissance est que si les individus se rencontrent à l'endroit « familial », ils seront automatiquement considérés comme étant des apparentés même si ce n'est pas le cas. Il n'y a donc pas une « vraie » reconnaissance de parentèle. Payne et al. (1988) et Payne et al. (1991) ont mis en évidence l'existence de ce type de reconnaissance chez le mériion splendide, *Malurus splendens*, et le mériion élégant, *Malurus elegans*. Cependant, plusieurs études s'accordent pour dire que la reconnaissance de parentèle basée sur la proximité spatiale ne peut pas être considérée comme de la reconnaissance de parentèle au sens strict (Tang Halpin 1991; Tang-Martinez 2001). En effet, les individus n'utilisent pas d'indices liés à la parentèle (phénotype, odeur...) pour discriminer les apparentés.

Quant à elle, la reconnaissance des allèles (4) suppose qu'un gène ou qu'un groupe de gènes code l'expression d'un marqueur phénotypique (présent chez tous les individus apparentés) et que ce gène ou groupe de gènes code aussi la reconnaissance de ce marqueur phénotypique. Enfin, cela implique aussi que ce gène ou groupe de gènes induit des comportements préférentiels vers les membres porteurs de ce marqueur phénotypique. Bien que ce type de reconnaissance soit une « vraie » reconnaissance de parentèle au sens strict, jusqu'à ce jour aucune étude n'a réussi à mettre en évidence ce type de reconnaissance. Des études sur les souris ont montré qu'il existait une covariance gène-odeur via le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) et que les individus discriminaient les apparentés des non-apparentés via ces odeurs (Busquet & Baudoin 2005). Ces résultats pouvaient faire penser à une reconnaissance des allèles. Cependant, ces caractéristiques (odeurs) doivent être apprises d'autres individus ou par l'individu lui-même, ce qui ressemble plus à de la « familiarisation directe ou indirecte » (Hepper & Cleland 1999).

## Fonctions de la reconnaissance/discrimination de parentèle

Cette discrimination de parentèle a des fonctions différentes selon le contexte dans lequel elle est utilisée.

### - la reconnaissance parents-jeunes :

La reconnaissance des jeunes par les parents et des parents par leurs jeunes a été mise en évidence principalement chez les oiseaux d'espèces coloniales (Komdeur & Hatchwell 1999). Chez ces espèces, il y a une grande proximité des nids et un fort risque de ne pas retrouver ses jeunes ou ses parents lorsque les individus quittent le nid. Lefevre et al. (1998) ont montré chez les guillemots de Brünnich, *Uria lomvia*, l'existence d'une reconnaissance de parentèle qui permettait aux jeunes de retrouver leurs parents et aux parents de retrouver leurs jeunes (Lefevre et al. 1998). D'après Nakagawa & Waas (2004) cette reconnaissance de parentèle est utile pour les jeunes d'espèces coloniales, car elle leur permet de retrouver leur nid plus facilement et d'éviter d'aller dans le nid d'adultes non-apparentés où ils risquent de se faire agresser. Chez certaines espèces coloniales comme les mouettes, les parents discriminent les apparentés des non-apparentés, ainsi on observe que les parents adoptent davantage de petits apparentés par rapport à des non-apparentés.

Dans la plupart des espèces d'oiseaux et de mammifères, la reconnaissance parent-jeune est possible dans les deux sens. C'est-à-dire que les parents sont capables de reconnaître leurs jeunes et que les jeunes sont capables de reconnaître leurs parents (Lefevre et al. 1998; Lengagne et al. 2001; Charrier et al. 2001; Charrier et al. 2003). Cependant, chez certaines espèces comme les hirondelles bicolores, *Tachycineta bicolor*, seuls les jeunes reconnaissent les cris de leurs parents (Leonard et al. 1997). Tandis que dans d'autres espèces tels que les chauves-souris *Saccopteryx bilineata*, seuls les parents sont capables de reconnaître les cris de leurs jeunes (Knörnschild & von Helversen 2008).

### - **Reconnaissance au sein des fratries**

De nombreuses études ont montré que chez des espèces coloniales et non-coloniales les jeunes étaient capables de reconnaître les individus de leur fratrie.

Boncoraglio & Saino (2008) ont montré que les jeunes d'hirondelles rustiques, *Hirundo rustica*, âgés de 12 jours sont capables de reconnaître les jeunes de leur couvée par rapport à des jeunes issus de couvées différentes. Cette reconnaissance entre membres d'une même fratrie permet de diminuer la compétition au nid. Chez les espèces où les nids sont très rapprochés, il est possible d'observer des compétitions entre les jeunes apparentés et les jeunes non-apparentés. La compétition pour la nourriture au nid est moins importante lorsque les jeunes sont apparentés que lorsque la parenté des jeunes diminue. Plusieurs études réalisées chez la sterne pierregarin, *Sterna hirunda*, une espèce coloniale, ont mis en évidence que les jeunes de cette espèce préfèrent un jeune de leur couvée par rapport à un jeune étranger d'un nid voisin, dès l'âge de cinq jours (Palestis & Burger 2001). C'est d'ailleurs à cette période que les jeunes commencent à quitter leur nid. Les jeunes sternes utilisent les cris de quémante des autres jeunes pour identifier les apparentés des non-apparentés (Burger et al. 1988). Cependant, Palestis & Burger (1999) ont montré que les jeunes de sterne pierregarin reconnaissent plus facilement les membres de leur fratrie lorsqu'ils peuvent à la fois les voir et les entendre que lorsqu'ils peuvent uniquement les entendre. Cette reconnaissance de parentèle entre les membres d'une même fratrie leur permet de retrouver et de retourner plus rapidement à leur nid lorsque leurs frères-sœurs sont à l'intérieur que lorsque que le nid est vide ou que d'autres jeunes sont dans ce nid. Le fait de retourner plus rapidement au nid permet également aux jeunes de profiter des soins de leurs parents comme le nourrissage, mais aussi de la couvaison et de la protection contre le soleil.

D'après Nakagawa & Waas (2004), la reconnaissance de parentèle entre les jeunes leur permet également de détecter des opportunités de nourriture alors qu'ils sont hors du nid lorsque les membres de leur fratrie émettent des

vocalisations à l'arrivée des parents. Cela leur permet également d'empêcher des jeunes non-apparentés de s'introduire dans leur nid et d'éviter d'entrer en compétition avec eux pour la nourriture.

### - **Comportements altruistes**

Certains individus agissent de façon paradoxale d'un point de vue évolutif. En effet, leurs comportements ne vont pas augmenter directement leur propre succès reproducteur mais celui d'autres individus qui leur sont apparentés. Ce type de comportement est qualifié de comportement altruiste. Les individus altruistes augmentent ainsi leur valeur adaptative globale (« inclusive fitness »). Ces comportements suggèrent que les individus altruistes sont capables de reconnaître leurs apparentés. Ainsi la reconnaissance de parentèle a également pour fonction de favoriser le népotisme (Hamilton 1964b; Nakagawa & Waas 2004).

Ce comportement est observé chez les espèces sociales d'insectes telles que les fourmis et les abeilles. Ces espèces forment des colonies où seuls les reines et les mâles se reproduisent. Les autres femelles sont des ouvrières souvent stériles. Ces espèces ont un système génétique d'haplo-diploïdie où les mâles sont haploïdes et les femelles diploïdes. Ainsi, les femelles entre elles sont génétiquement plus proches que les mâles et les femelles. De même, les sœurs partagent  $\frac{3}{4}$  de leurs gènes alors que les mères et les filles ne partagent que la moitié de leurs gènes. Les femelles transmettent donc plus de leurs gènes lorsqu'elles s'occupent de l'élevage de leurs sœurs que si elles se reproduisaient elles-même. Les ouvrières participent donc à l'éclosion et à l'élevage du couvain. Ces ouvrières étant apparentées aux couvains, elles transmettent indirectement des copies de leurs gènes. Ces ouvrières n'augmentent pas directement leur propre succès reproducteur mais celui de leur colonie (Jaisson 1991).

Le népotisme est également souvent observé chez les espèces à reproduction coopérative. Chez certaines espèces d'oiseaux telles que les mésanges à longue queue, un seul couple se reproduit, il est qualifié de couple

reproducteur. Certains de leurs descendants restent auprès d'eux et les aident dans l'élevage des générations suivantes. Ces individus sont qualifiés d'assistants (ou « helpers »). D'après Russell & Hatchwell (2001), la reconnaissance de parentèle permet de maintenir les espèces de type espèces coopératives de reproduction car les assistants favorisent la reproduction de leurs apparentés.

#### - **Compétition intra-sexuelle**

D'après Barnard & Aldhous (1991), la reconnaissance de parentèle influence les interactions entre mâles en diminuant le nombre de comportements agonistiques entre mâles apparentés. L'étude d'Ensminger & Meikle (2005) chez les souris domestiques, *Mus domesticus*, a confirmé cette hypothèse. En effet, ils ont trouvé que les mâles qui sont frères sont moins agressifs entre eux que les mâles qui sont non-apparentés. Et les femelles préfèrent les groupes de mâles où il y a le moins d'interactions agonistiques. C'est pourquoi, elles se reproduisent davantage avec les groupes de mâles contenant des mâles qui sont frères. Ces derniers ont ainsi un succès reproducteur plus grand que les mâles qui sont non-apparentés.

D'après Treisman (1978), en général les mâles auraient un avantage à établir un territoire proche de celui de mâles apparentés plutôt que de mâles non-apparentés car cela diminue les comportements agonistiques. Lodé (2008) a montré chez le putois européen, *Mustela putorius*, où les mâles établissent un territoire via leur marquage odorifère, que les mâles apparentés ont plus d'interactions positives et moins d'interactions négatives que des mâles non-apparentés.

Kokko & Lindstrom (1996) suggèrent qu'il serait bénéfique aux mâles qui participent à des leks de former des leks entre mâles apparentés. Les jeunes mâles de faible rang hiérarchique qui iraient dans le même lek que des mâles de haut rang qui leurs sont apparentés verraient leur valeur adaptative globale augmenter. Cette situation bénéficie aussi aux mâles de haut rang car l'arrivée des mâles de faible rang augmente la taille du lek ce qui permet d'attirer plus de

femelles. Différentes études ont confirmé ces hypothèses. Les études de Petrie et al. (1999) et Höglund et al. (1999) révèlent que les mâles de paon bleu, *Pavo cristatus*, et de tétras lyre, *Tetrao tetrix*, forment des leks entre mâles apparentés. Ce regroupement de mâle augmente la taille du lek, ce qui attire un plus grand nombre de femelles. Ainsi, les mâles apparentés augmentent leur valeur adaptative globale.

### - Choix de partenaire

Les individus choisissent des partenaires sexuels génétiquement compatibles avec leur propre génome. Cela suggère qu'un partenaire adéquat pour un individu peut ne pas l'être pour un autre (Tregenza & Wedell 2000). Dans les cas de choix de partenaire pour des mâles ayant de « bons gènes », seul le génome du père est important pour la qualité des descendants. Or dans le cas de choix d'un partenaire génétiquement compatible, les génomes de la mère et du père sont importants pour les descendants car c'est de leur compatibilité génétique que va dépendre le génome des descendants (Mays & Hill 2004).

Choisir un partenaire trop proche génétiquement, appelé « inbreeding » en anglais, entraîne des conséquences au niveau du génome des descendants comme une diminution de l'hétérozygotie et une apparition élevée d'allèles délétères récessifs (Kruuk et al. 2002; Partridge 1983). Cela peut avoir diverses conséquences comme une diminution de la taille de la couvée, une diminution du nombre d'œufs éclos, un faible poids des jeunes, une moins bonne survie des jeunes. Tout ceci diminue le succès reproducteur des parents (Daniels & Walters 2000; Edly-Wright et al. 2007; Keane 1990; Kempnaers et al. 1996; Spottiswoode & Pape Moller 2004). Cependant, choisir un partenaire sexuel trop différent génétiquement, appelé « outbreeding » en anglais, peut également avoir des conséquences au niveau du génome des descendants comme la dissociation des complexes de gènes coadaptés et la disparition des gènes utiles pour l'adaptation environnementale (Partridge 1983). La plupart des espèces tendent à éviter de se reproduire avec un partenaire génétiquement trop similaire. Cependant, pour certaines espèces il est

bénéfique de se reproduire avec un partenaire proche génétiquement lorsque les sujets rencontrent peu de partenaires sexuels, ou bien dans le cas où cela augmente leur valeur adaptative globale, ou alors parce que cela apporte des bénéfices pour les descendants par exemple pour leur adaptation environnementale (Cohen & Dearborn 2004; Kokko & Ots 2006). Bateson (1983) a montré qu'il pouvait exister un « optimal outbreeding » où les individus recherchent un partenaire génétiquement ni trop proche ni trop éloigné. Ce choix permet de réduire les coûts liés à la fois à l'inbreeding et à l'outbreeding.

Ainsi la reconnaissance de parentèle permet d'une part de pouvoir identifier les partenaires sexuels génétiquement compatibles et d'autre part de s'apparier avec le partenaire le plus compatible génétiquement. Comme nous l'avons dit précédemment, ce partenaire génétiquement compatible peut être différent selon les femelles et selon les espèces. Chez les cailles japonaises, *Coturnix japonica*, les mâles et les femelles préfèrent se reproduire avec un(e) cousin(e) (Bateson 1983). Burley et al. (1990) ont montré que les mâles et les femelles diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*, préfèrent également les cousin(e)s comme partenaires sexuels. D'après l'étude de Keane (1990), les femelles de souris à pattes blanches, *Peromyscus leucopus*, montrent une préférence pour l'odeur d'un mâle cousin. Simmons (1991) a montré en revanche que les femelles de grillons, *Gryllus bimaculatus*, préfèrent des mâles qui ne leurs sont pas apparentés.

## **Modalités sensorielles utilisées pour la reconnaissance/ discrimination de parentèle**

### **- L'olfaction**

L'olfaction est utilisée dans la discrimination de parentèle par plusieurs espèces (Tang Halpin 1991). Chez de nombreux mammifères, l'olfaction serait la modalité sensorielle la plus utilisée pour discriminer les apparentés des non-apparentés. Les souris à pattes blanches et les campagnols roussâtres,

*Clethrionomys glareolus*, discriminent les partenaires sexuels de différents degrés de parenté grâce à l'odeur de leur urine. Le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) pourrait influencer les odeurs des individus et leur permettrait d'identifier les apparentés (Penn 2002). Chez la souris, il a été montré qu'il existait un lien entre le CMH et l'odeur des individus et que cela permettait aux souris de discriminer des individus ayant différents degrés de parenté (Busquet & Baudoin 2005). L'étude de Wedekind et al. (1995) montre que les humains utilisent également l'olfaction pour choisir leur partenaire sexuel. Les odeurs corporelles des individus sont différentes en fonction de leur CMH. Ces différences permettent aux personnes de discriminer les individus qui ont un CMH proche ou éloigné du leur. Les insectes sociaux tels que les fourmis utilisent les odeurs des colonies pour estimer la parentèle (Jaisson 1991). En effet, tous les membres d'une même colonie portent la même signature olfactive, ce qui leur permet de se reconnaître. De récentes études tendent à montrer que les oiseaux se servent aussi des odeurs. En effet, Bonadonna et al. (2007) ont montré que les prions de la désolation, *Pachyptila desolata*, retrouvent leur nid en reconnaissant l'odeur de leur partenaire. L'étude de Leclair et al. (2009) suggère que les mouettes tridactyles, *Rissa tridactyla*, sont capables de discriminer différentes odeurs introduites expérimentalement dans leur nid. Ces odeurs étaient une odeur de banane, de poisson et de moufette. Il est possible que l'olfaction soit également utilisée par les oiseaux pour discriminer les individus apparentés des non-apparentés à partir de leurs odeurs corporelles, de leurs déjections.

#### - La vision

Outre l'olfaction, les humains utilisent également les indices visuels comme indices de parenté (Park & Schaller 2005). La vision est également utilisée par les oiseaux (Nakagawa & Waas 2004). Les jeunes sternes pierregarins reconnaissent les membres de leur fratrie grâce aux indices visuels. Burley & Bartels (1990) ont montré que les frères de diamant mandarin ont des traits phénotypiques similaires. Les rayures de la gorge et les traits autour des yeux sont plus similaires chez des frères par rapport à des mâles non-apparentés. En revanche, ils n'ont pas testé si les individus utilisaient ces

similarités phénotypiques pour discriminer leurs apparentés même si Burley et al. (1990) ont montré que les individus de cette espèce sont capables de discriminer des conspécifiques de différents degrés de parenté. On peut ainsi émettre l'hypothèse que les diamants mandarins peuvent utiliser comme indices visuels, la similarité phénotypique pour discriminer les apparentés.

#### - **L'audition**

Les mammifères utilisent en plus de l'olfaction et de la vision pour discriminer les apparentés les indices acoustiques (macaque rhésus, *Macaca mulatta* (Rendall et al. 1996) ; otaries subantarctiques, *Arctocephalus tropicalis* (Charrier et al. 2001; Charrier et al. 2003)). Knörnschild et al. (2007) ont montré que les cris de frères chez la chauve-souris sont plus similaires que des cris de mâles non-apparentés. Cette similarité de structure acoustique entre apparentés semble être présente chez les individus jeunes (dès les premiers jours de vie) et reste présente jusqu'à ce qu'ils soient adultes. Les indices vocaux sont également utilisés par les oiseaux. Par exemple, les parents et les jeunes utilisent les cris afin de se reconnaître (Lefevre et al. 1998; Leonard et al. 1997; Draganoiu et al. 2006). Différentes études ont montré que les cris pouvaient servir dans la discrimination de parentèle (mésange à longue-queue, *Aegithalos caudatus* (Hatchwell et al. 2001) (Sharp et al. 2005); troglodyte rayé, *Campylorhynchus nuchalis* (Price 1999)). (Keenan & Benkman 2009) ont montré que les femelles de bec-croisé des sapins, *Loxia curvirostra*, préfèrent des mâles ayant des cris différents des leurs, ce qui suggère que les cris pourraient servir dans le choix de partenaire sexuel pour éviter l'inbreeding. Les chants peuvent également être des indicateurs de parentèle. Les femelles de mérion splendide, *Malurus spendens*, discriminent les chants de mâles apparentés de chants de mâles non-apparentés (Payne et al. 1988). Les chants peuvent aussi permettre aux individus d'éviter de se reproduire avec des partenaires trop proches génétiquement (Grant & Grant 1996; McGregor & Krebs 1982).

Tout ceci n'est pas exclusif et les individus peuvent utiliser simultanément différentes modalités sensorielles afin de mieux discriminer les apparentés (Tang Halpin 1991; Palestis & Burger 1999).

## **Expérience sociale précoce**

Dans de nombreuses espèces d'oiseaux, des phénomènes d'empreintes sont observés entre les jeunes et leurs parents. L'empreinte est un apprentissage des caractéristiques visuelles, acoustiques et olfactives d'individus avec qui on vit les premiers mois de vie. L'imprégnation a lieu au cours de périodes critiques lors du développement des jeunes. En général, les jeunes s'imprègnent tout d'abord des caractéristiques de leurs parents puis de celles de leurs frères et sœurs. Tout d'abord, il a été suggéré que l'empreinte pouvait servir dans la reconnaissance de l'espèce pour éviter l'hybridation interspécifique. Ensuite, il a été proposé qu'elle puisse intervenir aussi dans la reconnaissance des conspécifiques afin d'éviter de se reproduire entre apparentés. Aujourd'hui, il est admis que l'empreinte sert à choisir parmi les membres de son espèce, les partenaires sociaux et sexuels. La plupart du temps, ces deux types de partenaires vont être différents : les partenaires sociaux vont plutôt être des individus apparentés tandis que les partenaires sexuels vont être des individus ni trop proches ni trop éloignés génétiquement. Ainsi les individus avec qui nous passons les premiers mois de nos vies, donc avec lesquels nous allons partager une expérience sociale précoce commune, vont influencer nos choix ultérieurs sociaux et sexuels.

Vos (1995a) et Vos (1995b) ont montré que les mâles et les femelles de diamant mandarin préfèrent un partenaire ressemblant à leur mère plutôt qu'à leur père. Ces préférences sont plus prononcées chez les mâles qui dans cette espèce est le sexe qui initie les comportements de cours. Ces expériences montrent que le phénotype des parents influence le choix des jeunes pour leur partenaire sexuel. Chez les humains, il y a un évitement de l'inceste quand les enfants ont grandi ensemble (Fessler & Navarrete 2004; Lieberman 2009).

Lorsque les enfants sont séparés pendant leur enfance, leur chance de s'accoupler ensemble par la suite augmente (Bevc & Silverman 2000). Les mêmes résultats sont obtenus par Gavish et al. (1984) chez les campagnols américains des plaines, *Microtus ochrogaster*. Ainsi, ces expériences montrent que les individus évitent de se reproduire avec des individus ressemblant à leurs frères-sœurs.

Plusieurs études chez les oiseaux suggèrent que les femelles qui ont appris les chants de leur père et de leurs frères pendant les premiers mois de leur vie, utilisent ces chants pour choisir leur partenaire sexuel. McGregor & Krebs (1982) ont montré que les femelles de mésanges charbonnières, *Parus major*, préfèrent des mâles qui ont un chant légèrement différent de celui de leur père. D'après Miller (1979), les femelles de diamants mandarins se souviennent du chant de leur père après une période de séparation. Il est supposé que les femelles puissent utiliser le chant de leur père pour choisir un partenaire sexuel qui aurait un chant différent de celui de leur père. Chez le canari domestique, les femelles montrent des préférences sexuelles pour des chants qu'elles ont entendu pendant les premiers mois de leur vie (Draganoiu et al. 2002; Nagle & Kreutzer 1997).

Certaines études ont testé l'influence simultanée de l'expérience sociale précoce et de la parentèle. Burley et al. (1990) ont trouvé que les mâles et les femelles de diamant mandarin montrent une préférence pour le degré de parenté de leur partenaire (les cousin(e)s), quelque soit leur expérience sociale précoce avec ces individus. Dans l'expérience de Hayashi & Kimura (1983) chez les souris domestiques mâles et femelles, *Mus musculus*, les résultats montrent que les femelles n'ont pas de préférence pour un partenaire qu'il soit parent avec la femelle ou qu'elles aient eu avec eux une expérience sociale précoce. Cependant, les préférences sexuelles des mâles sont influencées à la fois par la parenté qu'ils ont avec les femelles et leur expérience sociale précoce avec elles. Ces deux études obtiennent des résultats différents concernant l'influence de l'expérience sociale précoce et de la parentèle sur le choix de partenaire en fonction du sexe de l'individu observé. Cela suggère que

la question de l'influence simultanée de la parentèle et de l'expérience sociale précoce reste encore ouverte.

## **Vocalisations des oiseaux**

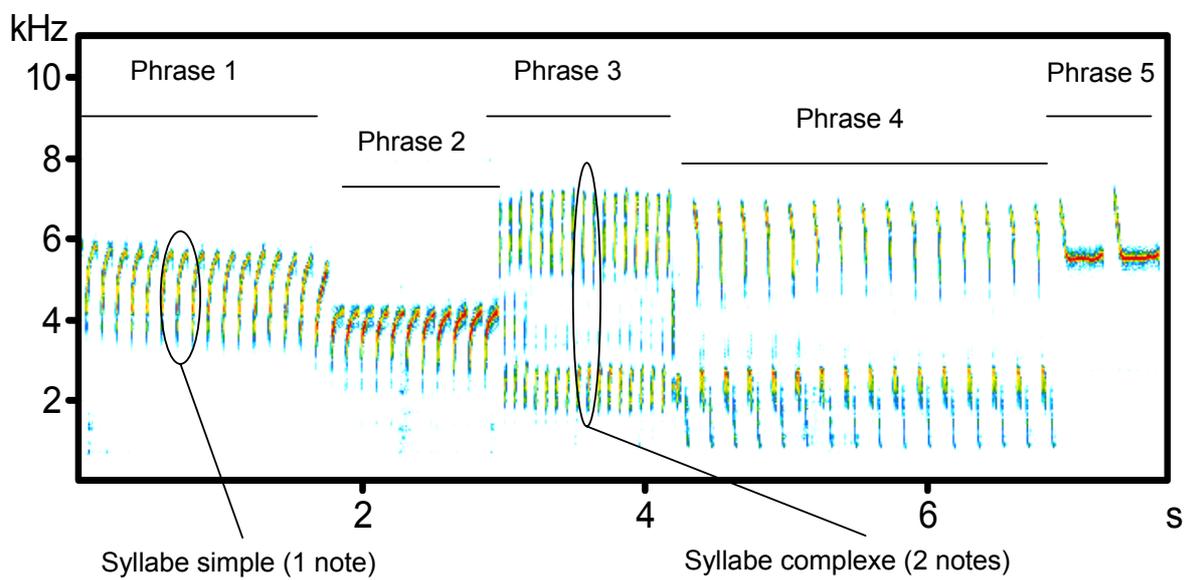
Les oiseaux et plus particulièrement les oiseaux chanteurs (les Oscines) émettent deux types de vocalisations qui ont des fonctions et des structures acoustiques différentes : les chants et les cris.

### **- Les chants**

Les chants sont principalement émis par les mâles surtout pendant les périodes de reproduction.

#### **○ Apprentissage**

Les chants sont appris au cours des premiers mois de vie des individus. Cet apprentissage se fait en deux étapes : lors de la première phase appelée « phase de mémorisation », les jeunes écoutent et mémorisent les chants des mâles adultes. Lors de la seconde phase appelée « phase sensori-motrice », les jeunes émettent tout d'abord des vocalisations comparables aux babillages des enfants. Ensuite, les jeunes oiseaux émettent des chants dits « plastiques » qui vont être modifiés par ajout de nouvelles syllabes et qui vont être réarrangés séquentiellement. Enfin, les mâles vont émettre leur chant adulte appelé « chant cristallisé ». Le passage des chants plastiques aux chants cristallisés est rapide. Les chants « cristallisés » sont reconnaissables par la stéréotypie de la structure des syllabes. La durée de ces différentes phases d'acquisitions du chant est différente selon les espèces mais pour la plupart, le chant adulte est émis avant la fin de leur première année de vie (Hultsch & Todt 2004). L'apprentissage des chants est amélioré quand les jeunes mâles se trouvent dans un environnement social avec d'autres mâles et quand les jeunes mâles ont la possibilité de s'entendre chanter (Bolhuis et al. 1999; Lehongre et al. 2006; Marler & Waser 1977). L'apprentissage du chant de certaines espèces



**Figure I.1 : Sonagramme d'un chant de canari domestique.**

Les phrases 1, 2 et 5 sont constituées de syllabes simples car ces syllabes sont composées d'une seule note. Les phrases 3 et 4 sont composées de syllabes complexes car ces syllabes sont constituées de deux notes.

d'oiseaux, telles que les diamants mandarins, se limite à leur première année de vie. Ils ne peuvent pas modifier leur chant une fois que celui-ci est cristallisé. Ces espèces sont qualifiées de « closed-ended learner » ou « apprentissage fermé ». Au contraire, d'autres espèces telles que les canaris domestiques et les étourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris*, peuvent modifier leur chant à chaque saison de reproduction (Eens et al. 1992; Nottebohm & Nottebohm 1978). Ces dernières espèces sont qualifiées de « open-ended learner » ou « apprentissage ouvert ».

Selon les espèces d'oiseaux étudiées, les tuteurs des jeunes mâles vont être différents. Certains vont apprendre le chant de leur père comme les pinsons de Darwin et les canaris domestiques (Grant & Grant 1996; Waser & Marler 1977). D'autres vont tout d'abord apprendre le chant de leur père puis ceux de leurs voisins de territoire (Kroodsma 2004). Pour d'autres encore, les jeunes apprennent directement le chant des mâles aux côtés desquels ils vont établir leur territoire. Les pinsons de Darwin, les canaris domestiques et les diamants mandarins sont capables d'apprendre des parties de chants de leur(s) frère(s) au nid (Tchernichovski & Nottebohm 1998; Grant & Grant 1996; Waser & Marler 1977). Pour les espèces « open-ended learner », les mâles vont pouvoir apprendre chaque année le chant de leurs nouveaux voisins (Beecher & Brenowitz 2005; Eens et al. 1992).

### ○ **Structure**

Les productions vocales des oiseaux sont considérées comme des chants lorsque leurs durées sont supérieures ou égales à 0.8 s. Lorsque les productions vocales sont séparées par des silences d'au moins 1.2 s, elles sont considérées comme étant deux chants différents (Güttinger 1979). Les chants sont constitués de syllabes qui peuvent être composées d'une ou plusieurs notes (deux en général). On parle alors de syllabes simples ou de syllabes complexes. La répétition d'une même syllabe forme une phrase ou aussi appelé « séquences de syllabes » (Fig. I.1).

La succession des phrases constitue un chant. Le répertoire de syllabes, c'est-à-dire le nombre de syllabes que peut chanter un mâle peut être différent d'un

mâle à l'autre. L'ordre de succession des phrases, c'est-à-dire la syntaxe des chants, peut être important dans la signature acoustique des chants (Lehongre et al. 2008; Del Negro et al. 2005).

- **Fonctions**

Les chants ont deux fonctions. Ils servent dans la compétition intersexuelle à attirer les femelles et dans la compétition intrasexuelle pour la défense du territoire.

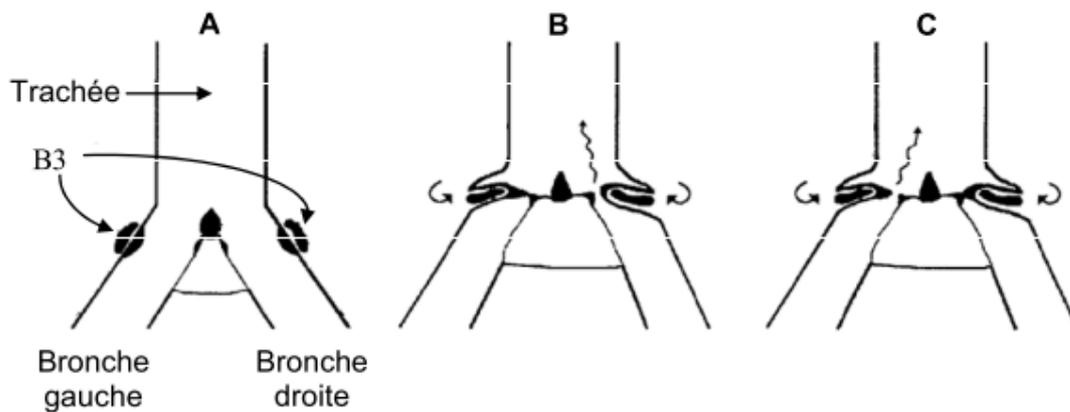
Les chants des mâles peuvent refléter leur qualité génétique, morphologique et immunitaire. Chez les mâles de bruant chanteur, *Melospiza melodia*, ceux qui ont un grand répertoire sont les mâles qui à la fois sont en meilleure forme physique, ont un bon système immunitaire et sont génétiquement hétérozygotes (Pfaff et al. 2007; Reid et al. 2005). Ces mâles qui ont un plus grand répertoire sont généralement préférés des femelles (Badyaev et al. 2002; Reid et al. 2004). Certaines phrases sont très attractives pour les femelles. Par exemple chez les canaris domestiques, la présence de phrases « A » dans le chant des mâles est très réactogène pour les femelles (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). C'est-à-dire que ce type de phrases provoque de nombreuses réponses (PSA, définie ultérieurement) de la part des femelles en période de réactivité sexuelle. Cette phrase « A » est aussi appelée phrase « sexy ». Elle est constituée de syllabes complexes (composées de deux notes), émises à un tempo de 16 syllabes par seconde, avec une bande de fréquence de 4 kHz. Ces phrases « sexy » reflèteraient la qualité des mâles de canari domestique car elles sont difficiles à émettre. De la même façon, chez les rosélins familiers, *Carpodacus mexicanus*, les femelles préfèrent des chants longs émis à un tempo rapide (Nolan & Hill 2004).

Outre la qualité des mâles, les chants peuvent apporter des informations sur la parentèle des mâles et ainsi influencer le choix sexuel des femelles. Les femelles peuvent se servir des chants appris pendant les premiers mois de leur vie pour choisir leur partenaire sexuel. Ces chants correspondent principalement aux chants de leur père et de leurs frères. Par exemple, les femelles de mésange charbonnière et de diamant mandarin préfèrent les mâles

ayant un chant différent de ceux de leur père (McGregor & Krebs 1982; Miller 1979). Les frères chez les pinsons de Darwin apprennent le chant de leur père et se copient également les uns les autres. Les femelles de cette espèce peuvent se servir des chants des mâles de leur famille pour choisir un partenaire sexuel ayant un chant dissimilaire. Ceci leur permettrait d'éviter de se reproduire avec des partenaires trop proches génétiquement (Grant & Grant 1996).

Les chants des mâles interviennent également dans la compétition intra-sexuelle. En fonction des espèces, les interactions de chants entre les mâles peuvent avoir un caractère agressif ou non (Naguib 2005). Certaines phrases des chants peuvent indiquer la qualité des mâles. Par exemple, la phrase « A » chez les canaris domestiques est également utilisée par les mâles lorsqu'ils rencontrent d'autres mâles (Kreutzer et al. 1999). Elles sont plus souvent émises par des mâles dominants que dominés (Parisot 2004). Ainsi, l'émission de cette phrase peut servir aux mâles à indiquer leur statut.

Chez certaines espèces, les mâles apprennent le chant de leur voisin car cela permet de réduire les comportements agonistiques entre ces individus. Il s'agit de la théorie du « cher ennemi » (Fisher 1954). Les mâles qui apprennent les chants de leur voisin ont la possibilité de discriminer ces chants des chants de mâles étrangers. Les voisins auront ainsi plus de chance d'avoir des interactions positives que des mâles étrangers (Beecher et al. 1996; Briefer et al. 2008; Wiley 2005). Lorsque les mâles passent du temps avec d'autres mâles, ils ont tendance à modifier leur chant afin de partager quelques parties de chant avec ces nouveaux individus (Güttinger 1979; Hausberger et al. 1995). Ces mâles qui partagent des parties de chants sont également plus « amicaux » qu'agressifs. Des partages de parties de chants peuvent également être observés entre les mâles d'une même famille. En effet, comme nous l'avons dit précédemment, les mâles de certaines espèces apprennent le chant de leur père et de leurs frères. Ces partages de chants permettraient aux mâles apparentés de se reconnaître et d'interagir de façon affiliative par rapport à des mâles non-apparentés.



**Figure I.2 : Schéma d'une syrinx d'oiseau chanteur** (d'après Suthers et al. (1999)). La syrinx se trouve à la jonction des bronches gauche et droite qui se regroupent pour former la trachée. **A** : syrinx au repos, **B et C** : syrinx en activité. La contraction des muscles syringaux entraînent la rotation des cartilages B3. La production unilatérale d'un son est conditionnée par la fermeture complète d'un côté de la syrinx tandis que l'autre reste légèrement ouvert, entre en vibration suite au passage de l'air durant l'expiration et produit un son. Le schéma B représente un son émis par la syrinx droite et le schéma C représente un son émis par la syrinx gauche.

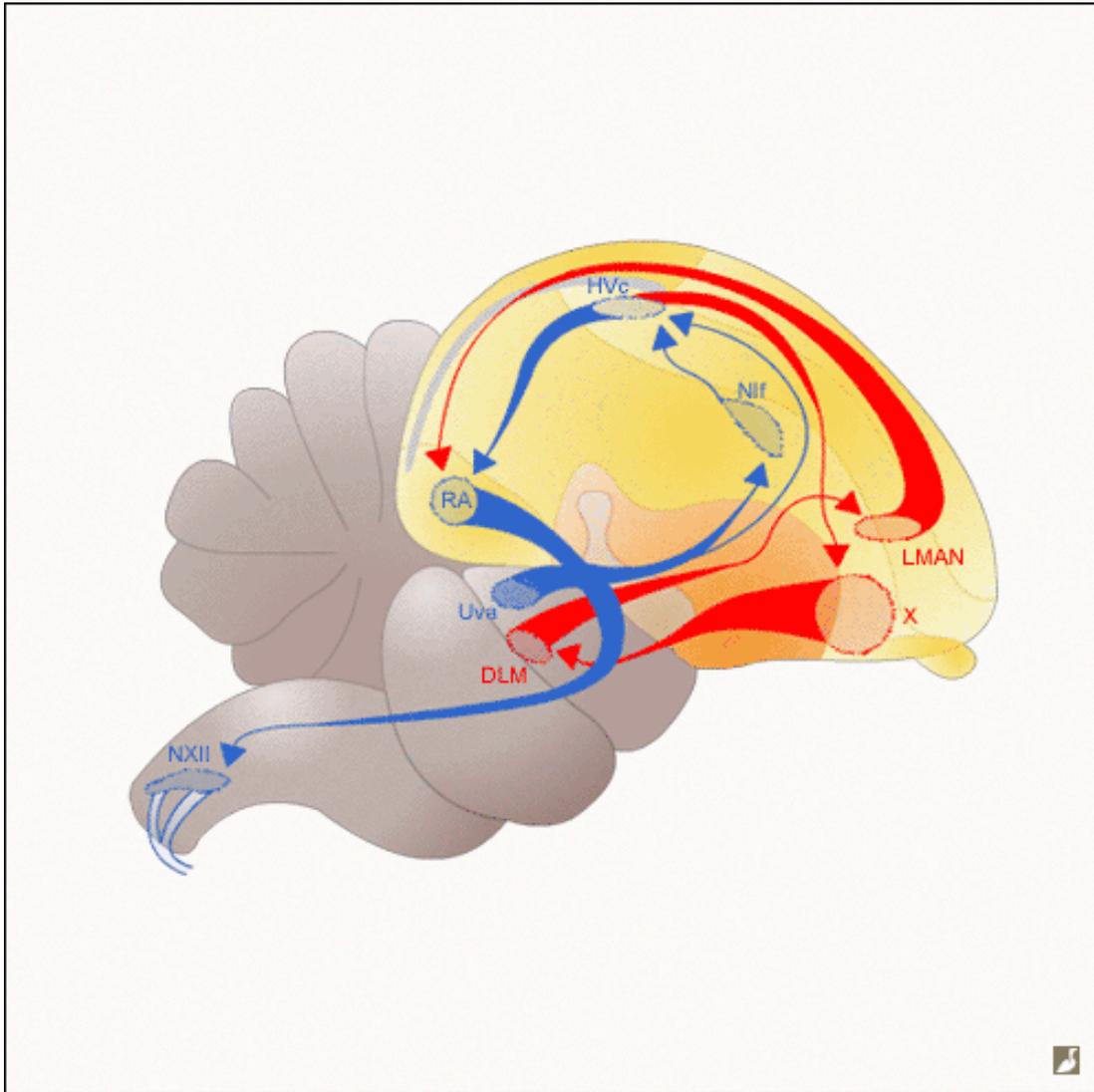
- **Contrôles moteurs et cérébraux**

L'organe vocal des oiseaux est la syrinx, située à la jonction des bronches qui se regroupent pour former la trachée. Les deux côtés de la syrinx sont reliés à de nombreux muscles syringaux (Fig. 1.2). Les sons sont produits lors des expirations, lorsque l'air passe par la syrinx.

Les muscles bilatéraux de la syrinx agissent indépendamment les uns des autres, produisant ainsi des sons différents. D'après Suthers (2004), les muscles syringaux dorsaux contrôlent principalement la durée des chants tandis que les muscles syringaux ventraux contrôlent surtout la fréquence fondamentale. Le contrôle bilatéral indépendant de la syrinx est responsable de la production de parties fréquentielles différentes des syllabes. Par exemple, chez le cardinal rouge, *Cardinalis cardinalis*, la partie gauche de la syrinx est responsable des fréquences fondamentales inférieures à 3,5 kHz tandis que la partie droite contrôle les fréquences fondamentales supérieures à 3,4 kHz.

Ainsi, certaines syllabes sont produites soit par une seule partie de la syrinx soit par les deux. Chez le canari domestique, la partie gauche de la syrinx est responsable des fréquences fondamentales basses (inférieures à 3,6 kHz) tandis que la partie droite contrôle les fréquences fondamentales hautes (supérieures à 2,5 kHz) (Suthers et al. 2004). Pour cette souche domestique de canari, les deux parties de la syrinx interviennent à parts égales dans la production des différentes syllabes du répertoire des mâles contrairement à la souche waterslager. Après la syrinx, les sons peuvent être modifiés lors de leur passage dans la trachée et le bec (Hoese et al. 2000).

Au niveau cérébral, les oiseaux possèdent des noyaux de chants regroupés en deux circuits (Fig. 1.3). Le circuit de la production des vocalisations part du noyau uvaeforme du thalamus (Uva) qui se projette (ou non) via le noyau interfacial du striatum (Nif) vers le noyau HVc (centre vocal supérieur) qui lui se projette vers le noyau robustus de l'archistriatum (RA). De ce dernier noyau, la partie trachéosyringéale du 12ème nerf crânien (NXIIIts) se projette sur la syrinx.



**Figure I.3 : Schéma présentant les circuits impliqués dans l'apprentissage de chant (en rouge) et la production du chant (en bleu)**

(Source [http://www.ornithomedia.com/pratique/debuter/debut\\_art42\\_schema3.htm](http://www.ornithomedia.com/pratique/debuter/debut_art42_schema3.htm)).

HVc : Centre vocal supérieur, X : Aire X, DLM : Division dorso-latérale du thalamus médiam, LMAN : Noyau latéral magnocellulaire du néostriatum antérieur, RA : Noyau robustus de l'archistriatum,

Uva: Noyau Uvaeforme du thalamus, Nlf: Noyau interfacial du néostriatum, NXII: Partie trachéosyringéale de l'hypoglosse (12ème nerf crânien).

Le circuit de l'apprentissage comprend le noyau HVc qui se projette sur l'aire X qui se projette sur le noyau dorsolateralis pars medialis du thalamus (DLM). Ce dernier se projette sur le noyau magnocellulaire latéral du néostriatum latéral (LMAN) qui se projette sur le noyau RA.

Les noyaux HVc, RA et l'aire X sont de tailles différentes chez les mâles et les femelles. En effet, ils sont plus gros et plus actifs chez les mâles par rapport aux femelles (Nottebohm & Arnold 1976; Del Negro & Edeline 2001). Chez les mâles la taille de ces noyaux varie en fonction des saisons, ils grossissent en période de reproduction et diminuent en période hivernale (Nottebohm et al. 1986).

### - Les cris

En général, chez la plupart des espèces d'oiseaux les cris sont émis par les mâles et les femelles tout au long de l'année.

#### o Apprentissage

Il a longtemps été pensé que les cris étaient innés. Or de récentes études montrent que pour certaines espèces d'oiseaux les cris sont appris (Marler 2004a). La plupart des espèces peuvent apprendre des cris tout au long de leur vie. Les jeunes apprennent les cris de leurs parents ainsi que des membres de leur fratrie. Chez les becs-croisés des sapins, *Loxia curvirostra complex*, les jeunes peuvent apprendre les cris de leurs deux parents (Keenan & Benkman 2009). Zann (1990) a observé les mêmes résultats pour les mâles de diamant mandarin en milieu naturel. Chez les jeunes de troglodyte rayé, *Campylorhynchus nuchalis*, Price (1998) a montré que les femelles apprennent uniquement les cris de leur mère tandis que les mâles apprennent seulement les cris de leur père. D'après Brittan-Powell et al. (1997), chez les jeunes de perruche ondulée, *Melopsittacus undulatus*, les mâles imitent principalement les cris de contact de leur père tandis que les femelles imitent aussi bien les cris de leur père que de leur mère. Price (1998) a montré que les membres d'une même fratrie chez les troglodytes rayés avaient des cris similaires. Les

individus peuvent aussi imiter le cri de leur partenaire sexuel. Chez les becs-croisés des sapins, les mâles et les femelles d'un couple imitent leurs cris respectifs afin de produire des cris ayant une structure acoustique similaire (Sewall 2009). En revanche, chez les perruches ondulées Hile et al. (2000) ont remarqué que seuls les mâles modifient leur cris en apprenant ceux de leur partenaire, les femelles n'imitent pas les cris de leur partenaire. L'apprentissage des cris des partenaires sexuels permet à ces individus de maintenir les liens du couple et de se retrouver plus facilement. Les individus ont également la possibilité d'apprendre les cris des nouveaux individus avec qui ils entrent en contact. Ce qui permet à ces individus d'être moins hostiles entre eux car ils ont des cris similaires par rapport à des individus qui ont des cris différents (Farabaugh et al. 1994; Mundinger 1970; Tyack 2008).

- **Structure**

De nombreux types de cris peuvent être émis par un grand nombre d'espèces. La structure de ces cris est différente d'un cri à un autre. Les cris sont discernables des chants par le fait qu'ils sont plus courts et qu'ils ont une structure acoustique plus simple (un exemple est donné ultérieurement).

- **Fonctions**

Les fonctions des cris sont plus connues du point de vue de leur diversité que celles des chants (Marler 2004b). En effet, il existe des cris de quémade, de contact, d'envol, de détresse, de séparation et d'alarme (Marler 2004a).

Les cris sont utilisés par de nombreuses espèces pour identifier les individus rencontrés. En effet, chez de nombreuses espèces les cris des mâles et des femelles ont une structure acoustique différente traduisant ainsi facilement leur sexe (Aubin et al. 2007; Bourgeois et al. 2007). Ensuite, les cris peuvent aussi être porteurs d'une signature individuelle, ainsi les individus peuvent être reconnus individuellement (Brittan-Powell et al. 1997). Les cris peuvent aussi signaler l'appartenance ou non à un groupe (Tyack 2008; Price 1999). Enfin, les individus peuvent utiliser les cris afin de discriminer les

apparentés des non-apparentés (Sharp et al. 2005). Cette discrimination de parentèle peut servir dans les compétitions intra- et intersexuelles. En effet, les mâles peuvent s'allier à des mâles apparentés pour augmenter leur valeur adaptative globale et les femelles peuvent choisir leur partenaire grâce à leurs cris pour éviter de se reproduire avec des individus trop proches ou trop éloignés génétiquement (Keenan & Benkman 2009; Sewall 2009).

- **Contrôles moteurs et cérébraux**

Les cris sont contrôlés par les mêmes organes vocaux (syrinx, muscles syringaux, trachées et bec) et les mêmes structures cérébrales que les chants. Un dimorphisme sexuel cérébral avait été observé pour les chants (Jarvis 2004), il semblerait que ce soit également le cas pour les cris. En effet, Okanoya & Yoneda (1995) et Vicario et al. (2002) ont montré respectivement chez les capucins dominos domestiques, *Lonchura striata var. domestica*, et les diamants mandarins que les noyaux RA et les nerfs crâniens NXIIls interviennent différemment dans les cerveaux des mâles et des femelles en contrôlant différentes caractéristiques acoustiques telles que les fréquences fondamentales et le timbre.

## **Présentation de la thèse**

- **Objectifs de cette thèse**

Comme nous l'avons vu, la discrimination de parentèle peut intervenir dans le choix de partenaires sexuels ainsi que dans les interactions entre mâles. La plupart des études ont testé si les individus étaient capables de discriminer les individus apparentés des non-apparentés. Peu d'études se sont intéressées à la capacité des individus à discriminer des individus ayant avec les individus testés différents degrés de parenté. De plus, la majorité des études qui se sont intéressées aux modalités sensorielles de discrimination des apparentés chez les oiseaux chanteurs ont utilisé les cris. En effet, les chants

étant appris, il est possible qu'ils ne contiennent pas les informations relatives à l'appartenance à une famille car par exemple chez certaines espèces les jeunes retiennent les chants de leurs voisins mais pas ceux de leur père. De plus, nous avons également vu que l'expérience sociale précoce influence également le choix de partenaire, les individus tendent à éviter de se reproduire avec des individus avec qui ils ont grandi. Quelques études ont testé l'influence simultanée de la parentèle et de l'expérience sociale précoce sur le choix de partenaire, mais les résultats de ces différentes études divergent parfois.

Ainsi, dans cette thèse nous avons décidé d'étudier la capacité des canaris domestiques à discriminer des individus ayant avec les individus testés différents degrés de parenté. Nous avons utilisé trois degrés de parenté : frères ( $r = 0.5$ ), cousins ( $r = 0.125$ ) et non-apparentés ( $r = 0$ ). Les individus ont des degrés de parenté différents des sujets que nous avons testé dans cette thèse, nous parlerons ainsi de la capacité de discrimination des canaris « d'individus ayant différents degrés de parenté ». Nous avons observé l'influence de la parentèle dans le choix sexuel des mâles et de femelles ainsi que dans les interactions mâles-mâles. Nous nous sommes également intéressés à l'influence de l'expérience précoce en plus de la parentèle dans le choix de partenaire. Pour cette expérience précoce, c'est la familiarité des individus en fonction de leur âge qui a été testée. Les individus qui ont le même âge sont considérés comme étant très familiers, car ils ont partagé une expérience sociale précoce longue. Tandis que les individus d'âge différent sont considérés comme étant moins familiers, car ils n'ont pas eu une expérience sociale précoce aussi longue que les précédents. Les canaris domestiques étant des oiseaux chanteurs, nous avons voulu vérifier si les chants des mâles contenaient des informations relatives à leur appartenance à une famille et si ces chants de mâles pouvaient être discriminés par des femelles et des mâles ayant avec eux des liens génétiques différents. Enfin, les couples de canaris sauvages se formant naturellement en fin de période hivernale, période au cours de laquelle les mâles ne chantent pas ou très peu, nous avons cherché l'existence d'une signature sexuelle et de parentèle dans les cris de contact des mâles et des femelles de canaris domestiques.

## - **Choix de l'espèce**

Il est possible d'étudier la capacité de discrimination de parentèle en milieu naturel. Mais pour étudier les capacités de discrimination d'individus ayant des liens génétiques différents, il est plus simple de le faire en milieu contrôlé au laboratoire. De plus, l'expérience sociale précoce des individus est également plus facile à suivre en milieu contrôlé. C'est pourquoi, nous avons décidé de travailler sur une espèce pouvant être élevée et se reproduisant facilement en laboratoire. Nous avons choisi comme espèce d'oiseau le canari domestique pour tester nos hypothèses de travail. Nous avons choisi cette espèce comme sujet d'étude car plusieurs travaux ont déjà montré que les mâles et les femelles montraient des préférences sexuelles pour certains partenaires. De plus, de nombreuses études ont travaillé sur le chant des mâles et ont révélé que les chants de canaris portaient à la fois une signature individuelle et une signature de groupe. Il a également été montré que les mâles et les femelles étaient capables de discriminer les chants de conspécifiques et qu'ils montraient des préférences pour certains types de chants. Certaines études ont montré par ailleurs une influence de l'expérience précoce sur les choix sexuels des femelles. Enfin, les deux sexes émettent des cris tout au long de l'année que les individus peuvent discriminer par rapport à des cris hétérospécifiques.



**Figure I.4 : Aires de répartition des canaris sauvages**

(Source :<http://www.tlfq.ulaval.ca/axl/europe/images/Portugal-acoeres-madere-mapS.gif>).

Le canari sauvage vit sur les îles des Açores, de Madère et des Canaries.

## - Présentation de l'espèce

Les canaris domestiques, *Serinus canaria*, sont issus de l'espèce sauvage. Cette dernière vit dans les îles Canaries ainsi qu'aux Açores et à Madère (Fig. I.4).

Les canaris font partis de l'ordre des Passereaux, du sous-ordre des Oscines et de la famille des Fringilidés. La domestication des canaris commença au 15ème siècle. Ils furent sélectionnés pour différentes caractéristiques telles que leur chant (agréable à l'oreille humaine), leur couleur, leur plumage ou leur forme. Cette sélection a ainsi abouti à différentes souches de canaris : les canaris de forme et de posture, les canaris chanteurs et les canaris domestiques. Les canaris domestiques présentent une grande variabilité génétique et phénotypique. Les chants des canaris domestiques sont assez proches de ceux de la souche sauvage (Güttinger 1985). Seuls les mâles chantent chez les canaris comme chez la plupart des oscines (oiseaux chanteurs). De plus, d'après l'étude de Arnaiz-Villena et al. (1999) le canari sauvage et le canari domestique sont génétiquement proches.

D'après les études de Voigt & Leitner (1998) et Voigt et al. (2003) sur une population de canari sauvage vivant sur une petite île de l'archipel de Madère, les couples sont socialement et génétiquement monogames. Les couples se forment avant la saison de reproduction. Les mâles sont non-territoriaux, mais ils défendent tout de même un petit espace autour de leur nid. Les nids des différents couples sont espacés de 15 à 30 m. Les deux parents interviennent dans le nourrissage des jeunes. Les individus se nourrissent en bandes mixtes en périodes hivernales. Bien que la plupart des oiseaux de cette espèce vivent sur des îles, la variabilité génétique de ces populations reste comparable à celle d'autres espèces d'oiseaux vivant sur les terres.

## **Le canari domestique comme modèle d'étude**

De nombreuses études ont été réalisées chez le canari domestique dans divers domaines. Des études se sont intéressées à leur cerveau et ont déterminé que les noyaux de chants sont de tailles différentes chez les mâles et les femelles (Del Negro & Edeline 2001; Nottebohm & Arnold 1976). Les noyaux du HVC changent de taille chez les mâles en fonction des saisons, ils grossissent en période de reproduction et diminuent en période hivernale (Nottebohm et al. 1986). Il n'y a pas de latéralisation de la syrinx dans la production du répertoire de chant comparé à la souche de canaris waterslagers (Suthers et al. 2004). Cependant, les parties gauche et droite du noyau HVC semblent produire des fréquences différentes, des complexités de syllabes différentes et des tempos de syllabes différents (Hallé et al. 2003).

D'autres études se sont intéressées aux chants des mâles. Les jeunes mâles apprennent leurs chants de tuteurs avec lesquels ils grandissent. Ce tuteur peut ainsi être leur père si les jeunes sont élevés en sa présence. Les jeunes canaris peuvent également apprendre les chants de leurs frères (Waser & Marler 1977). Les canaris domestiques font parti des espèces « open-ended learner » car ils peuvent apprendre de nouvelles syllabes et modifier leurs chants tout au long de leur vie (Nottebohm & Nottebohm 1978). Ils peuvent ainsi apprendre les chants de nouveaux mâles qu'ils vont rencontrer et avec qui ils vont passer du temps (Güttinger 1979). Lehongre et al. (2008) ont mis en évidence la présence d'une signature individuelle de production dans les chants des canaris domestiques. Cette signature individuelle correspond à la répétition d'un même enchaînement de cinq phrases dans le répertoire de chant des mâles. Les chants peuvent également posséder une signature de groupe entre les membres d'un même groupe social (Lehongre et al. 2009). Les canaris sont sensibles à des fréquences s'étendant de 20 Hz à 20 kHz. Les syllabes qu'ils émettent se situent en général dans des bandes de fréquence comprises entre 0.7 et 8.5 kHz. Appeltants et al. (2005) et Parisot et al. (2002) ont montré que les mâles de canari domestique étaient capables de discriminer les chants de mâles hétérospecifics par rapport à des mâles homospecifics et de discriminer les chants de différents mâles conspecifics. D'après Amy &

Leboucher (In press), les mâles sont capables d'écouter clandestinement les interactions de chants d'autres mâles et de discriminer les chants de mâles « gagnants » des chants de mâles « perdants » au cours de ces interactions. Les femelles de canari domestique sont aussi capables de discriminer les chants de mâles hétérospecifics de chants de mâles homospecifics (Kreutzer & Vallet 1991). Elles sont également capables de discriminer les chants de différents conspecifics (Draganoiu et al. 2002). Les femelles sont plus réceptives à un certain type de phrases difficile à produire par les mâles d'un point de vue motricité (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). Ces phrases sont appelées phrases « A » ou « sexy », elles sont composées de syllabes complexes ayant une bande de fréquence de 4 kHz et étant émises à un tempo de 16 syllabes par seconde. Ces phrases reflèteraient la qualité des mâles car étant proches de la limite de performances vocales des oiseaux, elles sont difficiles à émettre. Les réponses (ou préférences sexuelles) des femelles sont facilement mesurables par l'analyse de leurs cris de contact, mais également par l'observation de leurs postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) (Nagle et al. 2002; King & West 1977; Searcy 1992). Lors de ces postures de sollicitation à l'accouplement, les femelles se cambrent en mettant la tête en arrière, relèvent leur queue et vibrent de tout leur corps. Le choix de partenaire des mâles et des femelles peut être mesuré par leurs copulations. Le choix sexuel des femelles peut être influencé par l'expérience précoce. En effet, leur expérience précoce avec un chant va entraîner une préférence pour ce chant à l'âge adulte (Nagle & Kreutzer 1997; Pasteau et al. 2004).

Une expérience reproductrice à l'âge adulte peut également influencer leurs préférences sexuelles ultérieures. Les femelles qui ont eu un bon succès reproducteur avec un mâle vont par la suite préférer ce mâle à un mâle voisin tandis que lorsqu'elles ont eu un mauvais succès reproducteur avec leur partenaire, elles ne vont pas montrer de préférences par la suite pour ce partenaire (Béguin et al. 2006). Les mâles semblent également avoir des préférences sexuelles pour certaines femelles, surtout s'ils se sont déjà reproduits avec elles (Béguin et al. 2006).

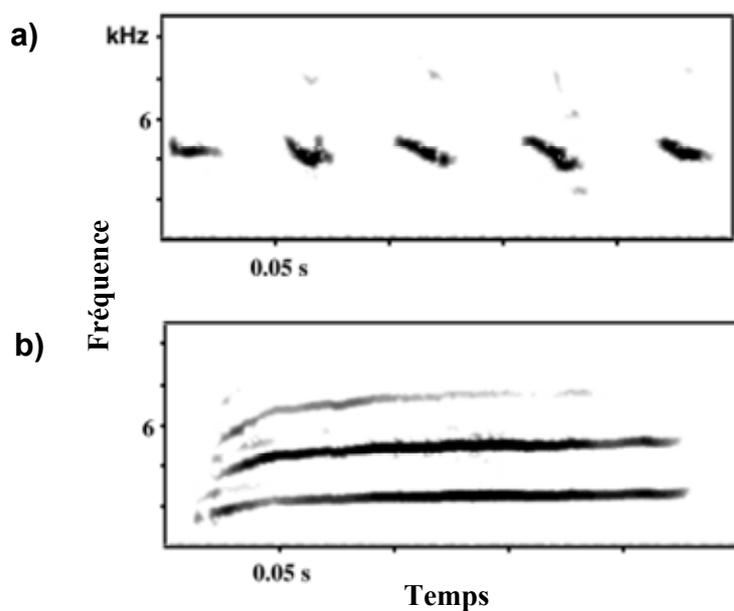


Figure I.5 : Sonagrammes d'un trille (a) et d'un cri simple (b)

Aussi bien les mâles que les femelles de canari domestique émettent des cris, contrairement aux chants (Mulligan & Olsen 1969). Ces cris peuvent être classés en deux catégories, les cris simples et les trilles (Fig. I.5). Les cris simples sont composés d'une seule note avec des harmoniques. Les trilles sont composés de la répétition d'au moins deux notes, sans harmonique. D'après l'étude de Dooling & Brown (1992), les mâles et les femelles de canari domestique sont capables de discriminer les cris de contact de leur espèce de ceux des diamants mandarins et des perruches ondulées.

## - Organisation de la thèse

### Chapitre 1 : Discrimination de parentèle chez le canari domestique

Dans ce premier chapitre nous avons étudié la capacité des mâles et des femelles de canari domestique à discriminer des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté (frères, cousins, non-apparentés). Nous avons ensuite étudié l'influence de la parentèle et de l'expérience sociale précoce sur le choix de partenaire. Nous nous sommes aussi intéressés à l'influence de la parentèle sur les interactions entre les mâles.

### Chapitre 2 : Discrimination de parentèle par le chant

Au vu des résultats du premier chapitre, nous avons voulu voir si les chants pouvaient être utilisés dans la discrimination de parentèle. Nous avons pour cela d'abord analysé le répertoire de chants de mâles de canari domestique et regarder leur similarité en fonction de leur degré de parenté et de l'expérience sociale précoce des mâles. Ensuite, nous avons voulu tester la capacité des mâles et des femelles à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté (frères, cousins, non-apparentés) et différentes expériences sociales précoces.

### Chapitre 3 : Analyse des cris de contact des canaris domestiques

Les couples de canaris se forment avant la saison de reproduction alors que les mâles émettent peu ou pas de chant. Nous avons voulu voir dans ce dernier chapitre si les cris de contact qui eux sont émis durant toute l'année pouvaient

aussi être utilisés dans la discrimination de parentèle. Nous avons tout d'abord regardé si les cris des mâles et des femelles étaient acoustiquement différents. Puis, nous avons voulu voir si les cris portaient une signature de famille. L'analyse de ces données s'étant avérée riche et complexe, cette analyse fera l'objet d'une étude ultérieure.

## **Méthodologie Générale : Sujets et conditions d'élevage**

Tous les canaris domestiques utilisés dans cette thèse sont issus de couples de canaris appartenant à l'élevage du laboratoire. L'éclosion des canaris utilisés dans nos expériences a été attentivement répertoriée afin de connaître exactement les liens de parenté, le contexte social dans lequel ils ont été élevés et les âges respectifs des individus. Ainsi, en photopériode de jours longs (16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité) à une température de 22°C, chaque individu de chaque couvée (composée de 3-4 jeunes) vivait avec ses parents dans la même cage (70 × 48 × 33 cm). Toutes les cages des autres familles de canari domestique (parents et jeunes) étaient placées dans la même pièce. Ainsi, tous les oiseaux (parents et jeunes) pouvaient se voir et s'entendre. Dans chaque cage, lorsqu'une deuxième couvée avait éclos (environ 45 jours après l'éclosion de la première), tous les jeunes sevrés issus de la première couvée étaient déplacés dans une autre pièce à la même photopériode et température. Les jeunes étaient regroupés avec leurs frères et sœurs de même couvée dans des batteries (118 × 50 × 50 cm). Les batteries sont de grandes cages pouvant contenir jusqu'à six oiseaux. Ainsi, tous les jeunes de même famille et de familles différentes, nés à la même période ( $\pm$  15 jours maximum), se retrouvaient ensemble dans la même pièce au même moment. Les jeunes issus des couvées suivantes, lorsqu'ils étaient sevrés, étaient également placés dans cette pièce lorsqu'une autre couvée avait éclos dans leur cage. Les jeunes des dernières couvées étaient également placés dans cette pièce après leur sevrage.

Lorsque les mâles commençaient à chanter (à environ 6-7 mois), le sexage avait lieu. Les femelles et les mâles étaient alors séparés dans des batteries unisexes différentes mais restaient dans la même pièce. Des

photopériodes de jours longs et de jours courts (8 heures de lumière et 16 heures d'obscurité) étaient alternées tous les six mois pour reproduire les conditions naturelles. Tous ces oiseaux ont également été placés dans des pièces contenant d'autres individus du laboratoire.

Les oiseaux étaient nourris quotidiennement avec des graines, des vitamines et de la pâtée d'élevage. L'eau était disponible *ad libitum*. Toutes les cages et batteries étaient munies de perchoirs. Le nombre d'individu par batterie n'excédait pas six.



# Chapitre 1 : Discrimination de parentèle chez le canari domestique



## Résumé

Plusieurs études s'accordent à dire que la plupart des femelles et des mâles choisissent leur partenaire de reproduction afin d'augmenter leur succès reproducteur. Un moyen d'y parvenir est de choisir un partenaire génétiquement compatible. Chez de nombreuses espèces, les individus sont capables de discriminer des individus apparentés d'individus non-apparentés pour sélectionner un partenaire adéquat. L'expérience sociale précoce peut également influencer également le choix de partenaire. Ainsi, les individus évitent de se reproduire avec des partenaires avec lesquels ils ont grandi. Plusieurs études se sont intéressées à l'influence de la parentèle et de l'expérience sociale précoce dans le choix de partenaire mais les résultats de ces études s'avèrent être différents entre eux. La parentèle peut également influencer les interactions entre les mâles. Non seulement les mâles peuvent choisir leur partenaire sexuel, mais ils peuvent également choisir les mâles à côté de qui ils vont établir leur territoire afin de diminuer les coûts liés à la défense de celui-ci.

Dans ce chapitre nous avons d'abord testé la capacité des mâles et des femelles de canari domestique à discriminer les individus de sexe opposé en fonction de la parentèle et de l'expérience sociale précoce, lors de rencontres directes entre les individus. Nous avons étudié l'influence de ces deux facteurs dans le choix de partenaire et les préférences sexuelles de ces deux sexes. Nous avons trouvé que les mâles et les femelles sont capables de discriminer les individus de sexe opposé en fonction de leur degré de parenté et de leur expérience sociale précoce. Les femelles préfèrent et choisissent un partenaire sexuel surtout en fonction de leur expérience sociale précoce avec lui. Tandis que pour les mâles, bien qu'ils choisissent aussi leur partenaire en fonction de leur expérience sociale précoce avec les femelles, leurs préférences sexuelles

sont influencées à la fois par la parentèle et par leur expérience sociale précoce avec les femelles. Nous avons constaté que les deux sexes évitent de se reproduire avec des individus trop familiers, qui seraient génétiquement trop similaires. Ensuite, nous avons testé la capacité des mâles à discriminer des mâles ayant différents degrés de parenté. Nous observons que les mâles sont capables de les discriminer et que cette parentèle influence leurs interactions sociales. Les mâles cousins semblent être moins en compétition que les frères et les mâles non-apparentés. En revanche, les frères semblent avoir entre eux des interactions de type attraction-répulsion.

Les résultats de ce chapitre montrent que les canaris domestiques sont capables de discrimination de parentèle et que cette capacité ainsi que l'expérience sociale précoce influencent leurs interactions sexuelles. Chez les mâles, nous avons mis en évidence que la parentèle influence leurs relations sociales.

## Introduction

Différentes études ont montré que via le choix de partenaire, les individus pouvaient obtenir des bénéfices à « court-terme » tels que des ressources (nourriture, territoire..) ainsi que des bénéfices à « long-terme » en relation avec le génome des individus. Par exemple, les femelles peuvent améliorer la qualité génétique de leurs descendants en choisissant un mâle avec de « bons gènes » et/ou un mâle avec des gènes compatibles (Mays & Hill 2004). L'évitement de la reproduction entre individus apparentés (appelé « inbreeding » en anglais) et entre individus non-apparentés (appelé « outbreeding » en anglais) permet de diminuer les coûts liés à la reproduction entre individus très semblables génétiquement (par exemple : augmentation de l'homozygotie, apparition élevée d'allèles délétères récessifs) et les coûts liés à la reproduction entre individus trop différents génétiquement (par exemple : disparition des gènes utiles pour l'adaptation, dissociation des complexes de gènes co-adaptés) (revue dans Partridge 1983). Ces deux mécanismes (« inbreeding » et « outbreeding ») supposent donc que les individus sont capables de discriminer les individus qui leur sont apparentés ou non.

Bateson (1983) observa que les cailles japonaises mâles et femelles, *Coturnix coturnix*, préfèrent des partenaires ni trop proches ni trop éloignés génétiquement, c'est-à-dire des cousin(e)s. Ce choix fut nommé 'optimal outbreeding'. D'autres études ont montré des résultats similaires : les femelles et les mâles diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*, (Burley et al. 1990), et les femelles souris à pattes blanches, *Peromyscus leucopus*, (Keane 1990) préfèrent également comme partenaire un(e) cousin(e) plutôt qu'un frère (ou une sœur) ou un(e) non-apparenté(e). Cependant, Simmons (1991) observa que chez les femelles grillons provençales, *Gryllus bimaculatus*, la tendance à s'accoupler diminue avec le degré de parenté ; elles copulent plus avec des mâles non-apparentés plutôt que des cousins ou des frères. Ainsi, l'« optimal outbreeding » de type « Batesonien » n'est pas observé dans toutes les études mais ces dernières montrent tout de même que le degré de parenté influence le choix de partenaire des femelles et des mâles.

Plusieurs études ont révélé que la familiarité entre individus, acquise à différentes périodes de la vie, pouvait également influencer le choix de partenaire (revue dans Cheetham et al. 2008). En effet, chez les rongeurs (Dewsbury 1988), ainsi que chez les poissons (Simcox et al. 2005), il a été montré que la familiarité due aux associations avant le sevrage tend à inhiber les accouplements entre individus génétiquement proches. Chez les humains, les enfants élevés ensemble évitent à l'âge adulte de s'accoupler ensemble (Lieberman 2007). Ainsi, pour ces trois espèces, les individus préfèrent s'accoupler avec des partenaires non-familiers (c'est-à-dire avec lesquels ils n'ont pas été élevés) plutôt qu'avec des partenaires familiaux avec lesquels ils ont grandi. Gavish et al. (1984) ont trouvé que les campagnols américains des plaines, *Microtus ochrogaster*, ne se reproduisent pas entre individus non-apparentés élevés ensemble, tandis que les individus frères-sœurs élevés séparément se reproduisent ensemble. Ils ont également observé que les frères-sœurs se reproduisent plus entre eux lorsqu'ils ont été séparés pendant une période de 15 jours avant le sevrage. Cette dernière étude met en évidence l'importance d'être élevé ou non ensemble dans l'évitement de l'inceste. Cependant, chez les femelles adultes hamster doré, *Mesocricetus auratus*, (Tang-Martinez et al. 1993) et les femelles loris pygmées, *Nycticebus pygmaeus*, (Fisher et al. 2003), d'autres études ont montré que les accouplements peuvent être facilités lorsque les femelles sont familiarisées, juste avant l'expérience, à l'odeur des mâles rencontrés. Ainsi, il semblerait que l'expérience sociale précoce entre les individus tend à inhiber la reproduction tandis que la familiarité acquise à l'âge adulte tend à la favoriser.

Certaines études se sont intéressées aux effets de la parenté et de l'expérience sociale précoce dans le choix de partenaire. Burley et al. (1990) ont testé les préférences des mâles et des femelles diamants mandarins en fonction des deux effets. Ils trouvèrent que les deux sexes montrent une préférence de partenaire pour un certain degré de parenté, c'est-à-dire pour les cousin(e)s, quelque soit leur expérience sociale précoce avec ces individus. Dans l'expérience de Hayashi & Kimura (1983) chez les souris domestiques mâles et femelles, *Mus musculus*, les résultats montrent que les femelles n'ont pas de préférence pour un partenaire qu'il soit parent avec la femelle ou

qu'elles aient eu avec eux une expérience sociale précoce. Cependant, les mâles montrent un intérêt à la fois pour la parenté des femelles et pour leur expérience sociale précoce avec elles. Ainsi, ces études obtiennent des résultats différents en fonction du sexe de l'individu observé. Cela suggère que la question de l'influence simultanée de la parenté et de l'expérience sociale précoce reste encore ouverte.

Outre le choix de partenaire, la parenté et la familiarité influencent également les relations sociales entre les mâles. Höglund et al. (1999) et Petrie et al. (1999) ont montré chez le tétras lyre, *Tetrao tetrix*, et chez le paon bleu, *Pavo cristatus*, que les mâles augmentent leur succès reproducteur lorsqu'ils paradedent aux côtés de mâles apparentés. L'étude de Ensminger & Meikle (2005) sur les souris domestiques révèle que les mâles qui sont frères sont moins agressifs entre eux que des mâles qui sont non-apparentés. De façon similaire, Beecher & Brenowitz (2005) suggèrent que chez les oiseaux, les mâles capables d'apprendre le chant de leur voisin, devenant ainsi familier avec lui, augmentent leur chance d'établir et de conserver un territoire. Toutes ces études suggèrent un effet facilitateur de la parenté ainsi que de la familiarité sur les interactions sociales des mâles. Ces études montrent aussi que les mâles sont capables de discriminer des mâles apparentés ou non et des mâles familiers ou non. L'étude de Burley et al. (1990) est à notre connaissance, la seule à avoir testé si la parenté et l'expérience sociale précoce, avaient une influence sur les interactions entre mâles. Ils ont montré que les mâles diamants mandarins passent plus de temps aux côtés de leurs frères que de leurs cousins ou de mâles non-apparentés, et ce quelque soit l'expérience sociale précoce qu'ils partagent avec eux.

Ainsi, au cours de notre expérience, nous avons étudié la capacité des canaris domestiques à discriminer les apparentés des non-apparentés, lors de rencontres directes entre les individus. Nous nous sommes intéressés au choix de partenaire et aux préférences sexuelles chez les canaris domestiques mâles et femelles en fonction de la parenté et de l'expérience sociale précoce. Dans cette étude nous parlerons de « choix de partenaire » lorsque certains individus mâles et femelles copulent préférentiellement ensemble, et nous parlerons de

« préférences sexuelles » lors de l'étude de tout autre comportement susceptible d'exprimer une préférence pour un individu de sexe opposé. Nous avons présenté à des mâles et des femelles des individus du sexe opposé de différent degré de parenté (frères-sœurs, cousin(e)s, non-apparenté(e)s).

En plus de la parenté, nous avons regardé l'influence de l'expérience sociale précoce (fait d'être plus ou moins familiers suivant le temps passé ensemble durant la phase de croissance des individus testés). Pour cela, nous avons mis plusieurs couples en reproduction afin d'obtenir des jeunes issus des mêmes parents mais parfois de couvées différentes et donc non-éclos en même temps. Nous avons pu faire cela car les femelles de canari domestique peuvent faire jusqu'à quatre pontes lors d'une seule saison de reproduction. Les différents types de jeunes que nous avons obtenus nous ont permis de tester l'effet de l'âge à partir de jeunes ayant eu une durée d'expérience sociale précoce différente. En effet, les oiseaux éclos à la même période (c'est-à-dire de même âge) partagent une expérience sociale précoce plus longue que ceux éclos à plusieurs semaines d'intervalle (c'est-à-dire d'un âge différent). Les premiers sont ainsi plus familiers que les derniers.

Concernant les préférences sexuelles des canaris domestiques, des préférences sexuelles lors du choix du partenaire ont déjà été montrées chez les deux sexes de cette espèce. Béguin et al. (2006) ont montré que les mâles de canari domestique montrent des préférences pour certaines femelles, notamment celles avec lesquelles ils se sont déjà reproduites. Vallet et al. (1998) ont suggéré que les femelles de canari domestique préféreraient les mâles de haute qualité, c'est-à-dire qui ont de meilleurs caractères sexuels secondaires et donc de meilleurs gènes. Etant donné que les canaris domestiques mâles et femelles sont capables d'exprimer des préférences pour certaines caractéristiques de leurs partenaires, nous émettons l'hypothèse que les canaris domestiques peuvent tenir compte de la parenté des individus rencontrés lors du choix de leur partenaire. De plus, étant donné l'influence de l'expérience sociale précoce chez d'autres espèces, nous attendons également des préférences pour des individus d'âge différent (c'est-à-dire moins familiers) plutôt que de même âge (c'est-à-dire plus familiers).

Ensuite, dans cette expérience, nous avons également étudié la capacité des mâles à discriminer les mâles ayant différents degrés de parenté et l'influence

de la parenté sur les interactions sociales entre mâles. Nous avons présenté à des mâles de canari domestique des mâles ayant différents degrés de parenté (frère, cousin, non-apparenté). Comme de nombreuses études sur les interactions sociales entre mâles, nous émettons l'hypothèse que les mâles auront des interactions sociales moins agressives vis-à-vis de leur frère. Enfin, la reproduction des canaris domestiques de notre laboratoire est normalement contrôlée pour éviter les accouplements entre individus apparentés. Tout ceci suppose que les individus présentent des différences génétiques plus grandes entre non-apparentés qu'entre cousins et qu'entre frères. Comme nous ne renouvelons pas l'ensemble des individus de l'élevage chaque année, nous avons voulu vérifier l'hétérogénéité génétique de notre population de canari domestique afin d'être sûr de ne pas avoir dans nos résultats de biais dû à une population d'individus qui seraient trop proches génétiquement.

## **Matériels et méthodes**

### **Expérience 1 : Interactions mâles-femelles**

#### **Protocole expérimental**

17 femelles et 24 mâles de canari domestique, âgés de deux ans, ont été utilisés dans cette première expérience. Les femelles étaient placées en cage individuelle (38 × 29 × 22 cm) et les mâles dans des batteries. Tous les oiseaux étaient placés en photopériode de jours longs. Les cages des femelles étaient équipées d'un nid en osier et de matériaux de construction (charpie, fibres de coco et coton). Aucun individu n'avait eu d'expérience sexuelle avec un individu du sexe opposé avant cette expérience.

Des mâles de degrés de parenté et d'âges différents étaient introduits successivement dans les cages des femelles. Comme il a été dit précédemment, les individus n'étant pas tous issus des mêmes couvées ils n'avaient donc pas tous le même âge et donc pas la même expérience sociale précoce. Nous avons différencié les individus qui avaient le même âge ( $\pm 15$  jours maximum), c'est-à-dire des individus qui ont une expérience sociale

précoce similaire : éclosion et élevage au nid synchronisés, de ceux qui avaient un âge différent (donc une durée d'expérience sociale précoce différente). Donc, les femelles et les mâles de même âge étaient ensemble dans la même pièce depuis leur éclosion, tandis que les individus d'âge différent ont été regroupés dans la même pièce seulement à partir du moment où les jeunes des couvées suivantes étaient séparés de leurs parents. Ainsi, les individus de même âge ont une expérience sociale précoce plus longue que les individus d'âge différent car ils sont restés plus longtemps ensemble dans la même pièce.

Lors des tests de ces individus à l'âge adulte, dès qu'une femelle commençait à construire son nid, nous introduisions successivement dans sa cage un frère, un cousin ou un mâle non-apparenté. L'âge des mâles variait en fonction des femelles. C'est-à-dire qu'une femelle était testée avec un frère de même couvée (= même âge) ou un frère de couvée différente (= âge différent), un cousin de même âge ou un cousin d'âge différent, un mâle non-apparenté de même âge ou un mâle non-apparenté d'âge différent, suivant la disponibilité des individus en fonction de la parenté et de l'âge. L'ordre de présentation des mâles variait aléatoirement pour chaque test. Les tests duraient six minutes au cours desquelles les comportements des femelles et des mâles étaient observés (comportements des femelles : postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) (au cours d'une PSA, la femelle se cambre, elle rejette la tête en arrière, sa queue se relève et l'ensemble de son corps vibre), comportements agonistiques envers le mâle ; comportements des mâles : tentatives de copulations (le mâle essaie de copuler mais la femelle ne réagit pas ou se soustrait à l'accouplement), temps passé à chanter, comportements agonistiques envers la femelle ; comportements des femelles et des mâles : copulations). Chaque femelle était testée deux fois par jour jusqu'à ce qu'elle ponde son premier œuf.

Les nids étaient contrôlés tous les matins pour vérifier la présence d'œufs pondus ou non et chaque œuf pondu était retiré et remplacé par un œuf en plastique afin de ne pas perturber le comportement de couvaison des

femelles. Nous avons retiré les œufs pondus pour éviter l'éclosion de ceux issus des accouplements entre individus génétiquement proches.

### **Analyses statistiques**

Les analyses statistiques ont été réalisées uniquement sur les comportements des femelles et des mâles au cours des trois jours précédant la ponte du premier œuf. En effet, Amy et al. (2008) ont montré que les femelles étaient plus discriminatives durant cette période. Huit femelles ont été testées avec un frère de même couvée (même âge) et neuf femelles ont été testées avec un frère de couvée différente (âge différent). Quatre femelles ont rencontré un cousin de même âge et quatorze ont vu un cousin d'âge différent. Cinq femelles ont été testées avec un mâle non-apparenté de même âge et douze avec un mâle non-apparenté d'âge différent. Chaque femelle étant testé six fois, les données n'étaient pas indépendantes. Ainsi, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM, Pinheiro & Bates 2000; Bates 2005). Pour obtenir les conditions d'utilisation adéquates (normalité des résidus et homogénéité des variances), le nombre de comportements observés pendant les tests était comparé en utilisant des GLMM (*lmer* dans le package *lme4* de R; Bates & DebRoy 2004) où les données ont été assimilées à une probabilité de distribution de Poisson. Dans ces modèles, les deux effets « parenté » (frères-sœurs, cousin(e)s, non-apparenté(e)s) et « âge » étaient considérés comme fixes et les « individus » étaient traités comme un effet aléatoire afin de prendre en compte la répétition des observations. Pour le temps que passe les mâles à chanter, les données suivaient une probabilité de distribution Binomiale. La significativité des différents effets était estimée en utilisant des tests de rapport de vraisemblance (Test LRs, comparée à une distribution de  $\chi^2$ ; Pinheiro & Bates 2000). Les tests statistiques étaient considérés significatifs à  $P \leq 0.05$ . Nous avons utilisé le logiciel R Version 2.8.0.

## **Expérience 2 : Interactions mâles-mâles**

### **Protocole expérimental**

Trente mâles, âgés de quatre ans, ont été utilisés dans cette deuxième expérience. Seuls 13 de ces mâles (considérés comme les mâles testés) ont été présentés à un frère de couvée différente, un cousin et un mâle non-

apparenté, car ils avaient au moins un frère de couvée différente et un cousin. Les autres mâles ont servi de mâles « rencontrés » représentant les différents degrés de parenté. En raison du faible effectif de mâles utilisés, nous n'avons pas pu prendre en considération l'âge des individus (c'est-à-dire l'effet de l'expérience sociale précoce). Ainsi, nous n'avons pas fait de tests entre frères de même couvée afin d'éviter un trop fort effet de l'expérience sociale précoce.

Les mâles étaient testés en photopériode de jours longs. Une semaine avant les tests, les mâles étaient placés en cage individuelle (38 × 29 × 22 cm). Pour les tests, les deux mâles qui se rencontraient étaient introduits dans une grande cage (90 × 45 × 34 cm) où étaient placés trois perchoirs : un au centre et deux sur les côtés à égale distance de celui du milieu. Cette cage, dans laquelle les individus ne restaient que peu de temps, ne contenait ni eau ni nourriture. Les mâles étaient introduits dans cette cage dans un ordre aléatoire, soit en premier soit en dernier pour éviter un effet dû à l'établissement de territoire. Les tests duraient 15 minutes pendant lesquelles seuls les comportements du mâle testé étaient observés (nombre de cris émis, nombre de comportements agonistiques, nombre de chants émis, nombre de déplacements d'un perchoir à l'autre en direction de l'autre mâle, nombre de déplacements d'un perchoir à l'autre dans la direction opposée à l'autre mâle, nombre de déplacements d'un perchoir à l'autre pour aller sur le même perchoir que l'autre mâle). Les fonds de cages ainsi que les perchoirs étaient changés après chaque test pour éviter que la paire de mâle suivante soit influencée par l'odeur des défécations de la paire précédente.

### **Analyses statistiques**

L'effet de la parenté sur l'ensemble des comportements observés a été testé en utilisant des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM). En effet, les mâles ont été observés plusieurs fois et les données suivent une loi de distribution de Poisson. L'effet « parenté » était considéré comme un effet fixe et les « individus » comme un effet aléatoire. Nous nous sommes servis du logiciel R Version 2.8.0 pour ces tests.

## Analyses génétiques

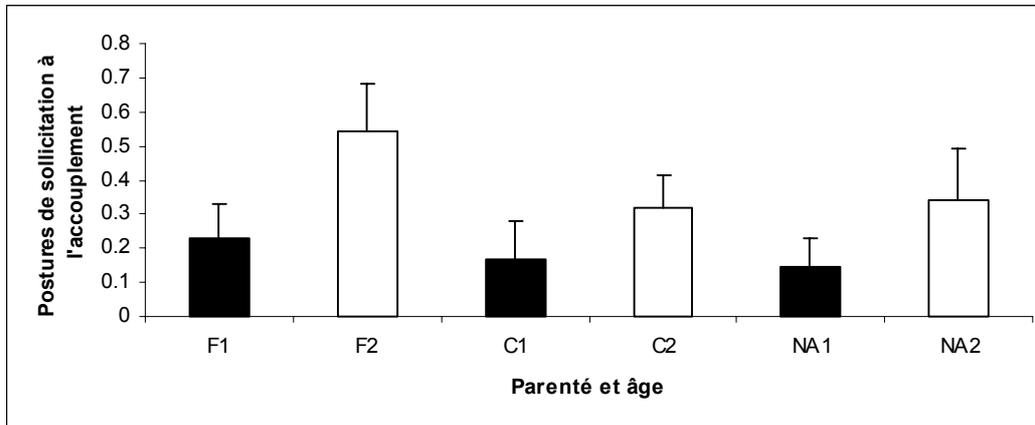
L'identification de l'hétérogénéité génétique des individus a été réalisée à partir d'un échantillon de leur plume. Nous avons prélevé et fait analyser les plumes de 54 individus : 42 individus (mâles et femelles) de la première expérience, 9 individus (mâles et femelles) qui étaient les parents de certains de ces 42 individus et 3 individus (mâles et femelles) qui étaient les grands-parents de certains de ces 42 individus. L'identification de l'hétérogénéité génétique a été obtenue par utilisation de microsatellites. Ces microsatellites sont constitués d'un nombre variable de répétitions d'un court motif (1 à 4 nucléotides) dont la taille n'excède généralement pas 200 paires de bases. Ils sont localisés entre les gènes, dans les régions non transcrites et dans les introns des gènes. Le nombre de répétitions de ce motif de base est différent d'un individu à l'autre et chaque individu peut être caractérisé par une taille (en paires de bases) particulière de microsatellite. De ce fait, ces microsatellites sont extrêmement polymorphes et hétérozygotes et ils sont utilisés dans la plupart des études testant la filiation entre individus. Pour établir l'identification de l'hétérogénéité génétique chez le canari domestique commun, deux types de loci microsatellites ont été utilisés : microsatellite LOX (issus du Bec croisé d'Ecosse, *Loxia scotica*) et ASE (issu de la fauvette des Seychelles, *Acrocephalus sechellensis*). Six marqueurs microsatellites ont été utilisés : LOX1, LOX2, LOX3, LOX7, ASE19, ASE43. Pour chaque marqueur, le canari domestique possède deux allèles. Les échantillons sont amplifiés par PCR et analysés dans un analyseur génétique l'ABI PRISM 3130XL et les résultats sont lus grâce au logiciel *GeneMapper* (Voir l'Annexe 3 pour plus détails concernant le protocole).

## Résultats

### Expérience 1 : Interactions mâles-femelles

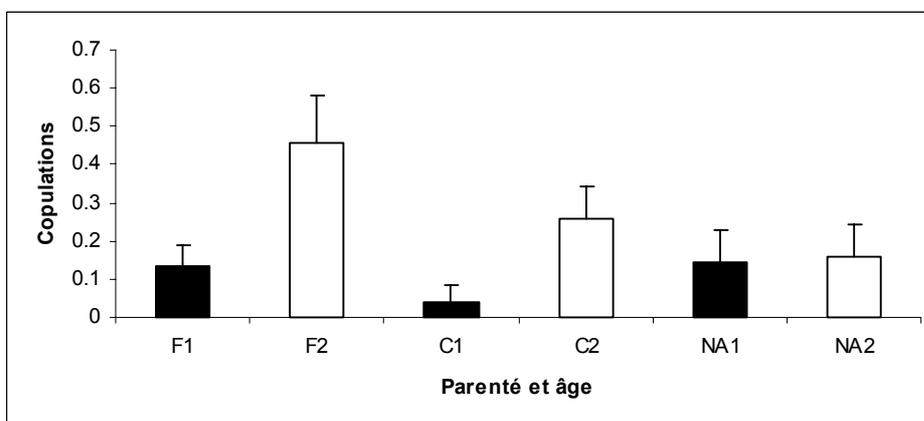
Lorsque nous avons testé la discrimination de parentèle entre les mâles et les femelles de canari domestique, nous avons observé ces résultats : l'interaction entre les deux effets : la parenté et l'âge, et l'effet parenté seul n'avaient pas d'influence sur le nombre de postures de sollicitation à

l'accouplement (PSA) produites (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 2.275$ ,  $P = 0.3206$ , interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 2.314$ ,  $P = 0.3145$ ). Cependant, l'âge avait une influence (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 8.219$ ,  $P = 0.0041$ ), les femelles faisaient plus de PSA aux mâles d'âge différent qu'aux mâles de même âge qu'elles (Fig. 1.1).



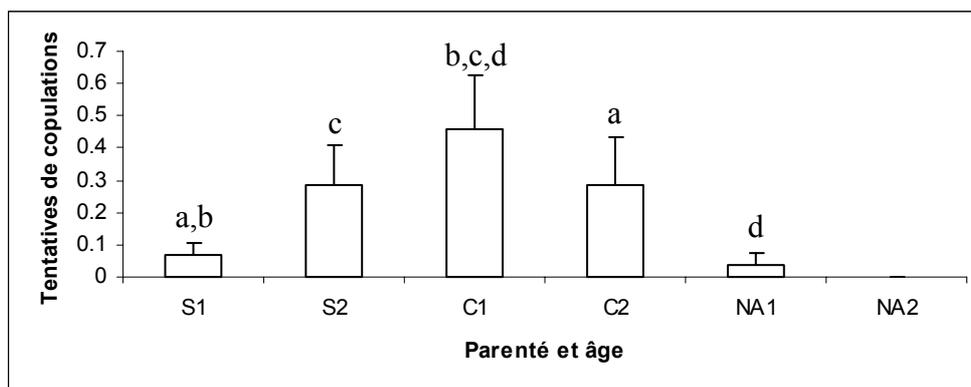
**Figure 1.1 : Nombre de postures de sollicitation à l'accouplement (moy ± S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F1 = Frères de même âge, F2 = Frères d'âge différent, C1 = Cousins de même âge, C2 = Cousins d'âge différent, NA1 = mâles Non-Apparentés de même âge, NA2 = mâles Non-Apparentés d'âge différent.

Des résultats similaires ont été obtenus pour le nombre de copulations, seul l'âge avait une influence significative (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 6.872$ ,  $P = 0.0087$ , la parenté:  $\chi^2_2 = 4.409$ ,  $P = 0.1103$ , interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 1.662$ ,  $P = 0.4357$ ). Les canaris copulaient plus avec des individus d'un âge différent qu'avec des individus de même âge (Fig. 1.2).

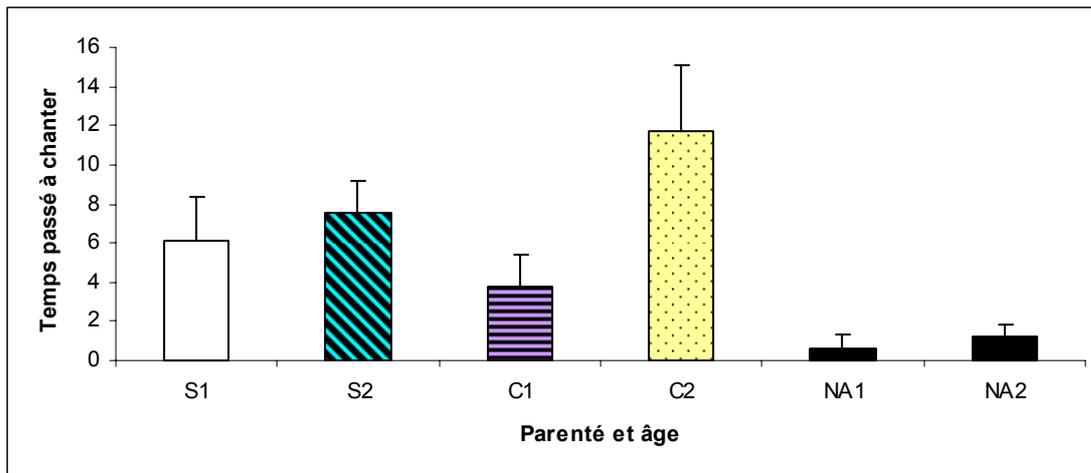


**Figure 1.2 : Nombre de copulations** (moy  $\pm$  S.E.). Les différentes couleurs des histogrammes représentent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F1 = Frères de même âge, F2 = Frères d'âge différent, C1 = Cousins de même âge, C2 = Cousins d'âge différent, NA1 = mâles Non-Apparentés de même âge, NA2 = mâles Non-Apparentés d'âge différent.

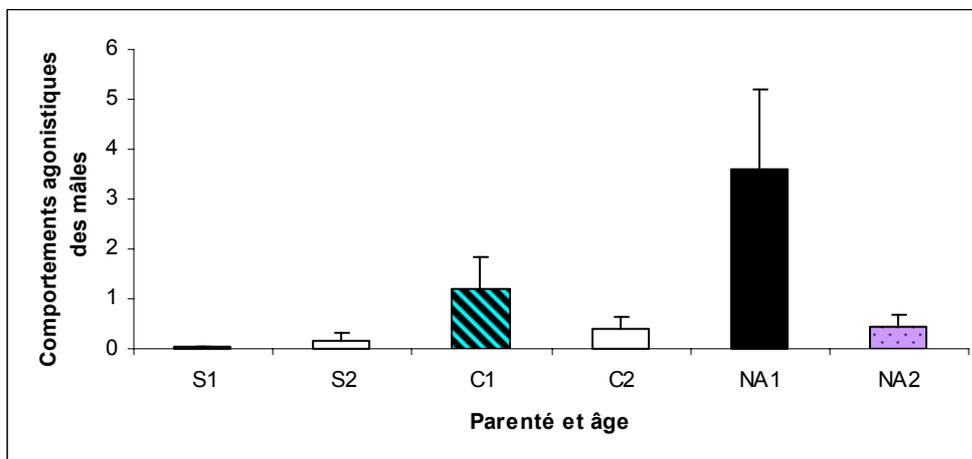
Pour le nombre de tentatives de copulations des mâles, l'interaction entre les deux effets : la parenté et l'âge, avait une influence significative (GLMM, Test LR pour l'interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 9.168$ ,  $P = 0.0102$ ). L'effet de la parenté seule avait également une influence significative sur le nombre de tentatives de copulations (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 34.150$ ,  $P = 3.84e-08$ ). Les mâles faisaient plus de tentatives de copulations lorsqu'ils étaient en présence de leur cousine, il n'y avait pas de différence lorsqu'ils étaient en présence de leur sœur ou d'une femelle non-apparentée. Ils faisaient plus de tentatives de copulation envers leur cousine de même âge qu'envers des sœurs de même âge et d'âge différent. Ils faisaient également plus de tentatives de copulations envers des cousines d'âge différent qu'envers des sœurs de même âge. En revanche, l'âge seul n'avait pas d'influence significative (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 0.720$ ,  $P = 0.3962$ ) (Fig. 1.3).



**Figure 1.3 : Nombre de tentatives de copulations des mâles** (moy  $\pm$  S.E.). Les mêmes lettres représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). S1 = Sœurs de même âge, S2 = Sœurs d'âge différent, C1 = Cousines de même âge, C2 = Cousines d'âge différent, NA1 = femelles Non-Apparentées de même âge, NA2 = femelles Non-Apparentées d'âge différent.



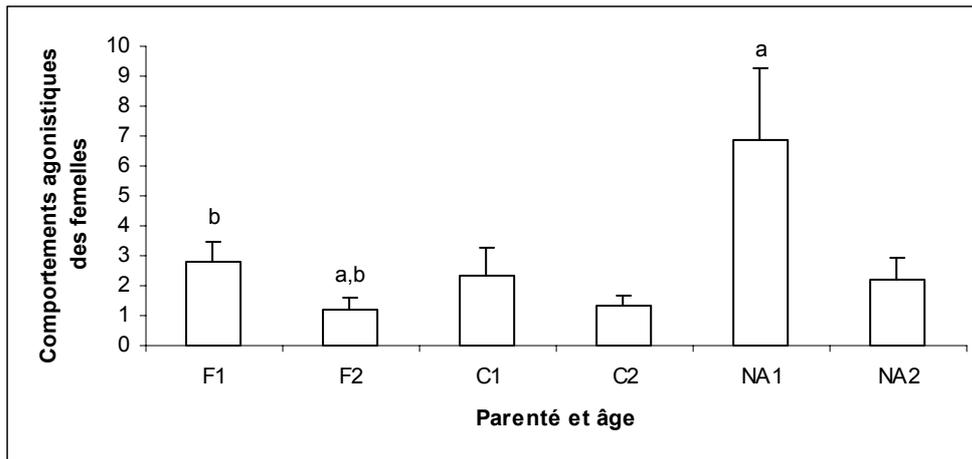
**Figure 1.4 : Temps que passent les mâles à chanter (s) (moy  $\pm$  S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2). S1 = Sœurs de même âge, S2 = Sœurs d'âge différent, C1 = Cousines de même âge, C2 = Cousines d'âge différent, NA1 = femelles Non-Apparentées de même âge, NA2 = femelles Non-Apparentées d'âge différent.



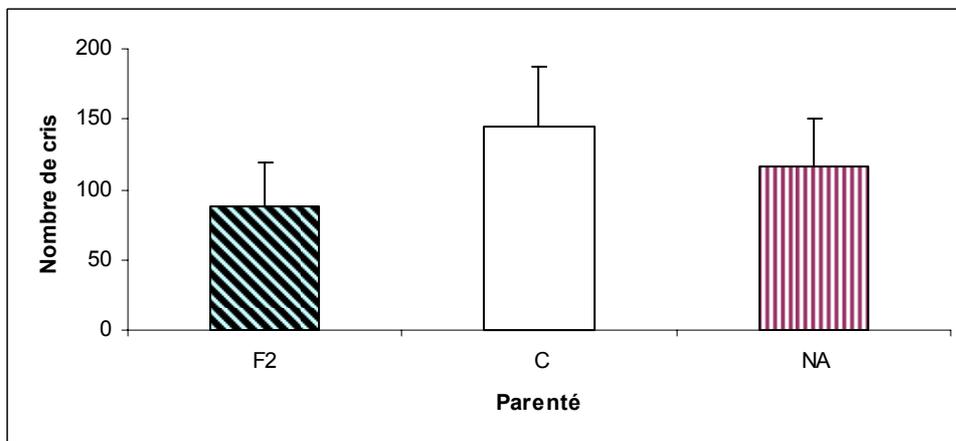
**Figure 1.5 : Nombre de comportements agonistiques des mâles envers les femelles (moy  $\pm$  S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2). S1 = Sœurs de même âge, S2 = Sœurs d'âge différent, C1 = Cousines de même âge, C2 = Cousines d'âge différent, NA1 = femelles Non-Apparentées de même âge, NA2 = femelles Non-Apparentées d'âge différent.

Pour le temps que les mâles passent à chanter, l'interaction de la parenté et de l'âge, ainsi que chaque effet séparément avaient une influence significative (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 38.335$ ,  $P = 5.958e-10$ , la parenté:  $\chi^2_2 = 764.27$ ,  $P < 2.2e-16$ , interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 35.238$ ,  $P = 2.229e-08$ ) (Fig. 1.4). Les mâles chantaient plus lorsqu'ils étaient en présence de leur cousine plutôt que lorsqu'ils étaient avec leur sœur ou une femelle non-apparentée. Pour les cousines et les sœurs, les mâles chantaient plus pour des femelles d'un âge différent que pour des femelles de même âge. Pour les femelles non-apparentées, il n'y avait pas de différence.

Concernant le nombre de comportements agonistiques des mâles envers les femelles, l'interaction des deux effets : la parenté et l'âge, et chaque effet séparément avaient une influence significative (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 61.434$ ,  $P = 4.578e-15$ , la parenté:  $\chi^2_2 = 125.18$ ,  $P < 2.2e-16$ , interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 72.157$ ,  $P < 2.2e-16$ ) (Fig. 1.5). Les mâles étaient plus agressifs en premier envers une femelle non-apparentée et ensuite envers leur cousine. Pour ces deux degrés de parenté (non-apparentée, cousine), les mâles étaient plus agressifs envers des femelles de même âge qu'envers des femelles d'un âge différent. Les mâles étaient moins agressifs envers leur sœur, quelque soit leur âge.



**Figure 1.6 : Nombre de comportements agonistiques des femelles envers les mâles** (moy ± S.E.). Les mêmes lettres représentent les différences non-significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F1 = Frères de même âge, F2 = Frères d'âge différent, C1 = Cousins de même âge, C2 = Cousins d'âge différent, NA1 = mâles Non-Apparentés de même âge, NA2 = mâles Non-Apparentés d'âge différent.



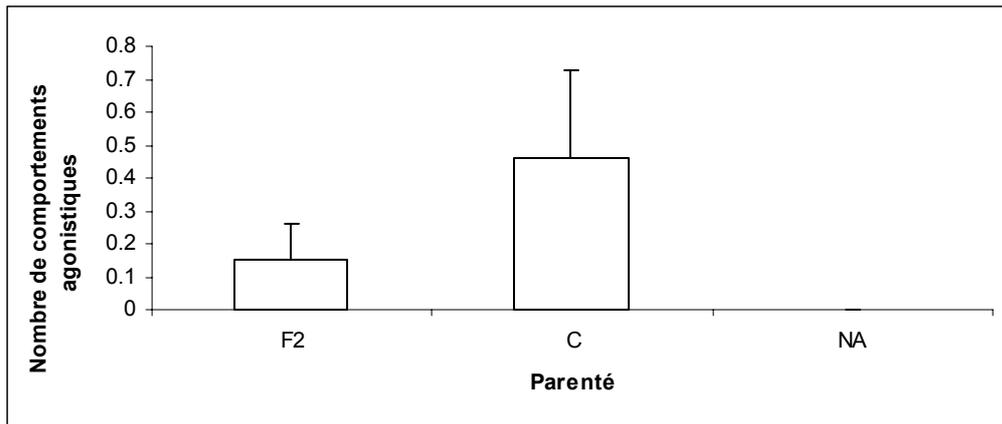
**Figure 1.7 : Nombre de cris émis par les mâles au cours des rencontres mâles-mâles** (moy ± S.E.). Les différentes couleurs des histogrammes représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F2 = Frères d'âge différent, C = Cousins, NA = mâles Non-Apparentés.

Pour finir, les deux effets ainsi que leur interaction avaient une influence significative sur le nombre de comportements agonistiques des femelles envers les mâles (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 88.774$ ,  $P < 2.2e-16$ , la parenté:  $\chi^2_2 = 82.757$ ,  $P < 2.2e-16$ , interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 26.179$ ,  $P = 2.066e-06$ ) (Fig. 1.6). Les femelles étaient plus agressives envers les mâles non-apparentés qu'envers leurs frères ou leurs cousins. Pour les mâles non-apparentés et les cousins, les femelles étaient plus agressives envers ceux qui avaient le même âge qu'elles qu'envers ceux qui avaient un âge différent. Pour les frères, il n'y avait pas de différence.

## Expérience 2 : Interactions mâles-mâles

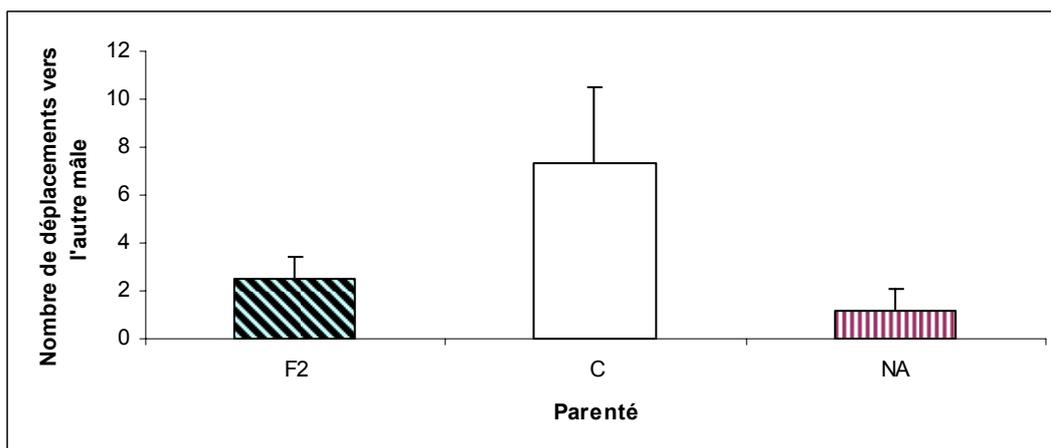
Lorsque nous avons testé la discrimination de parentèle et l'influence de celle-ci sur les interactions entre mâles, nous avons obtenu les résultats suivants : la parenté influençait significativement le nombre de cris émis par les mâles testés (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 183.21$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 13$ ). Les mâles émettaient plus de cris lorsqu'ils étaient en présence de cousins que lorsqu'ils étaient avec des mâles non-apparentés ou des frères (Fig. 1.7).

Etant donné que seulement cinq mâles sur les 13 ont chanté pendant l'expérience, les tests statistiques n'ont pas révélé d'influence de la parenté sur ce comportement (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 2.77$ ,  $P = 0.25$ ,  $N = 13$ ). Peu de comportements agonistiques ont également été observé au cours de ces tests, cependant, la parenté avait une influence sur le nombre de comportements agonistiques (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 8.58$ ,  $P = 0.01370$ ,  $N = 13$ ). Les mâles étaient plus agressifs envers des cousins ou des frères de couvée différente qu'envers des mâles non-apparentés. Il n'y avait en revanche pas de différence significative entre les cousins et les frères (Fig. 1.8).



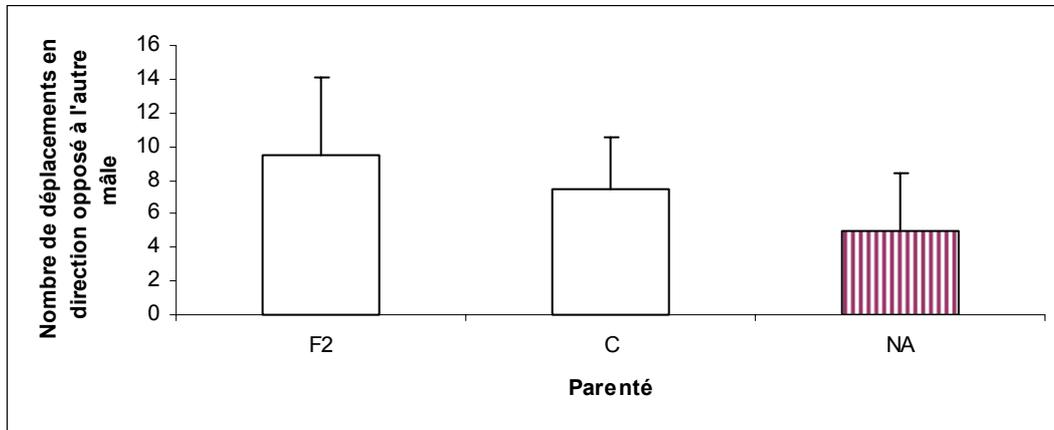
**Figure 1.8 : Nombre de comportements agonistiques au cours des rencontres mâles-mâles (moy ± S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F2 = Frères d'âge différent, C = Cousins, NA = mâles Non-Apparentés.

Enfin, la parenté avait une influence significative sur les trois types de déplacements observés : en direction de l'autre mâle (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 72.84$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 13$ ), en direction opposée à l'autre mâle (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 18.77$ ,  $P = 8.385e-05$ ,  $N = 13$ ), sur le même perchoir que l'autre mâle (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 49.17$ ,  $P = 2.098e-11$ ,  $N = 13$ ). Les mâles allaient plus en direction des cousins que des frères ou des mâles non-apparentés (Fig. 1.9).



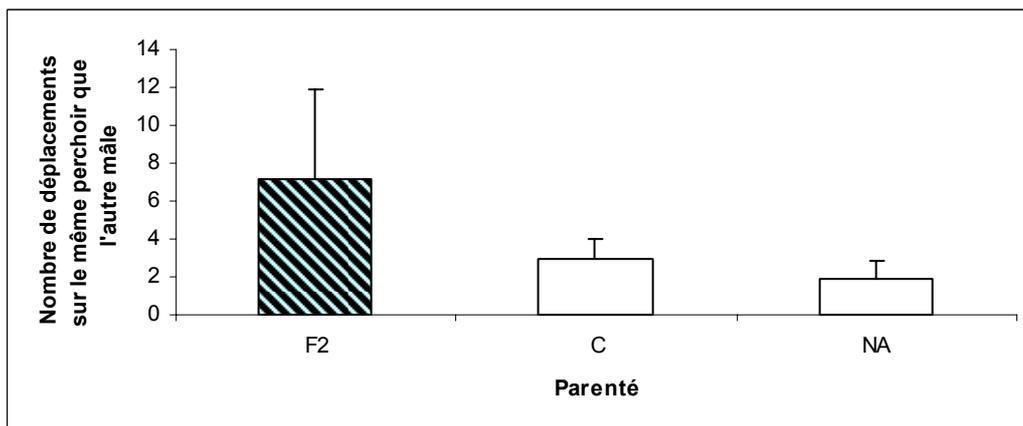
**Figure 1.9 : Nombre de déplacements en direction de l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles (moy ± S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F2 = Frères d'âge différent, C = Cousins, NA = mâles Non-Apparentés.

Ensuite, ils s'éloignaient plus de leur frère ou de leur cousin que des mâles non-apparentés (Fig. 1.10).



**Figure 1.10 : Nombre de déplacements en direction opposée à l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles (moy ± S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F2 = Frères d'âge différent, C = Cousins, NA = mâles Non-Apparentés.

Enfin, les mâles se déplaçaient plus pour aller sur le même perchoir que leur frère comparé au perchoir de leur cousin ou du mâle non-apparenté (Fig. 1.11).



**Figure 1.11 : Nombre de déplacements pour aller sur le même perchoir que l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles (moy ± S.E.).** Les différentes couleurs des histogrammes représentent les différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F2 = Frères d'âge différent, C = Cousins, NA = mâles Non-Apparentés.

## Analyses génétiques

Suite aux analyses d'identification de l'hétérogénéité génétique des individus, sur 54 individus, 53 individus ont pu être analysés.

**Tableau 1.1 : Identification génétique des individus.** Six marqueurs microsatellites ont été utilisés (ASE43, LOX1, LOX3, ASE19, LOX2, LOX7). Pour chacun les deux allèles sont symbolisés par des nombres.

Code ADN	Matricule	Sexe	Sujets	ASE43	LOX1	LOX3	ASE19	LOX2	LOX7
B26035	0134	F	mère 1	252/266	391/427	500/551	191/191	261/303	405/409
B26036	0093	F	mère 2	252/252	427/472	345/377	181/181	270/341	397/401
B26037	CNRS 9863	M	grand-père 1	252/256	248/248	317/383	189/201	291/341	401/409
B26038	0140	M	père 1	240/254	427/427	345/548	NA/NA	277/317	405/413
B26039	0044	M	père 2	254/242	427/427	345/492	191/191	299/303	401/409
B26040	0043	M	père 3	252/266	427/427	352/500	191/191	303/307	401/405
B26041	0196	M	père 4	264/266	448/472	492/500	189/201	295/307	401/409
B26042	0154	M	père 5	254/266	427/444	317/500	189/189	357/357	405/413
B26043	00140	F	mère 3	246/246	440/40	345/50	187/187	291/317	439/439
B26044	CNRS 9738	M	grand-père 2	252/254	472/472	377/548	181/189	299/299	405/401
B26045	0145	M	père 6	246/266	248/248	500/500	187/187	295/316	401/401
B26046	IDC 196	F	grand-mère	NA/NA	NA/NA	NA/NA	187/187	265/265	NA/NA
B26047	LEEC 0391	F	individu1	266/266	427/472	352/548	189/191	303/349	401/405
B26048	LEEC 0307	F	individu2	252/266	431/444	345/548	189/189	237/349	409/409
B26049	LEEC 03188	F	individu3	254/266	497/497	377/500	191/191	335/291	421/439
B26050	LEEC 0396	F	individu4	NA/NA	248/472	500/548	201/201	277/317	397/397
B26051	LEEC 0335	F	individu5	NA/NA	472/472	377/500	189/197	277/317	413/413
B26052	LEEC 0376	F	individu6	252/266	248/435	492/548	191/201	277/341	374/409
B26053	LEEC 0365	F	individu7	254/266	248/472	377/443	201/201	341/345	401/409
B26054	LEEC 0392	F	individu8	266/266	427/427	500/548	189/191	NA/NA	405/405
B26055	LEEC 0310	F	individu9	NA/NA	NA/NA	NA/NA	NA/NA	NA/NA	NA/NA
B26056	LEEC 0362	F	individu10	252/254	248/472	345/548	201/201	341/345	405/409
B26057	LEEC 03171	F	individu11	254/266	440/448	345/377	187/201	291/335	409/439
B26058	LEEC 0359	F	individu12	252/254	248/427	345/548	189/189	272/321	401/405
B26059	LEEC 0327	F	individu13	252/252	427/472	424/500	189/189	303/349	401/409
B26060	LEEC 0309	F	individu14	252/252	444/444	345/548	189/189	237/349	393/393
B26061	LEEC 03187	F	individu15	254/266	440/448	500/500	187/191	339/291	409/409
B26062	LEEC 0360	F	individu16	252/252	427/431	352/548	189/191	291/307	401/409
B26063	LEEC 0375	F	individu17	266/266	435/472	345/492	191/191	295/341	374/409
B26064	LEEC 03747	M	individu18	266/266	444/497	443/548	191/191	295/341	374/409
B26065	LEEC 0317	M	individu19	254/266	427/431	424/548	189/201	277/304	405/405
B26066	LEEC 0326	M	individu20	254/266	248/472	424/500	181/189	307/316	409/409
B26067	LEEC 03102	M	individu21	252/258	427/440	548/551	189/189	303/349	405/405
B26068	LEEC 0385	M	individu22	254/264	472/472	492/548	189/201	307/307	409/413
B26069	LEEC 0354	M	individu23	240/242	NA/NA	NA/NA	NA/NA	303/317	409/409
B26070	LEEC 03118	M	individu24	254/266	391/431	500/548	189/191	303/349	409/409
B26071	LEEC 0329	M	individu25	266/266	427/431	500/548	189/191	291/307	401/405

B26072	LEEC 0398	M	individu26	266/266	248/472	317/345	189/191	272/295	374/409
B26073	LEEC 02196	M	individu27	254/264	448/472	424/492	201/201	307/307	405/409
B26074	LEEC 0397	M	individu28	266/266	472/472	492/548	191/201	295/272	397/409
B26075	LEEC 03747	M	individu29	246/266	427/448	345/548	187/187	295/295	389/389
B26076	LEEC 0382	M	individu30	254/254	427/448	345/345	201/201	299/317	401/405
B26077	LEEC 03115	M	individu31	240/254	448/472	492/548	191/191	299/317	405/409
B26078	LEEC 0355	M	individu32	254/254	427/431	551/551	191/191	299/317	409/409
B26079	LEEC 03101	M	individu33	240/254	435/472	345/345	189/191	299/316	409/409
B26080	LEEC 0384	M	individu34	254/264	248/497	317/317	201/201	295/295	401/405
B26081	LEEC 0351	M	individu35	254/266	440/444	548/548	189/191	303/303	405/405
B26082	LEEC 0364	M	individu36	252/252	248/497	443/548	201/201	291/299	401/413
B26083	LEEC 03168	M	individu37	266/270	427/497	317/317	189/201	277/277	405/409
B26084	LEEC 0308	M	individu38	252/252	472/472	352/352	189/189	303/237	409/397
B26085	LEEC 0383	M	individu39	252/266	248/427	492/548	189/201	277/317	397/397
B26086	LEEC 0358	M	individu40	254/266	248/391	548/548	189/189	272/317	401/405
B26087	LEEC 03172	M	individu41	252/266	440/448	345/500	187/187	291/337	421/421
B26088	LEEC 0330	M	individu42	252/266	435/472	377/548	191/201	291/341	409/401

D'après les tests réalisés avec le logiciel Genetix, notre population (53 individus) montre un taux de consanguinité ( $F_{is} = 0.173$ ;  $(0.103-0.232)$ ) significativement plus important qu'une population théorique à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Ce taux de consanguinité est significatif mais finalement peu élevé; ce qui traduit une bonne gestion génétique des parents des individus utilisés dans nos expériences.

## Discussion

Le premier intérêt de cette étude était d'analyser les capacités de discrimination de parentèle des mâles et des femelles chez les canaris domestiques ainsi que les effets de la parenté et de l'expérience sociale précoce (âges différents ou similaires) sur le choix de partenaire et les préférences sexuelles des mâles et des femelles. Les préférences mutuelles des canaris ont été mises en évidence grâce aux copulations observées. Si l'on considère l'influence de l'expérience précoce, les canaris domestiques copulent plus avec des membres du sexe opposé d'un âge différent que de même âge qu'eux, et ce quelque soit la parenté. Ainsi, l'expérience sociale précoce est plus importante pour influencer les copulations que la parenté.

Les préférences sexuelles des femelles ont été estimées par le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) observées. Ainsi, les femelles

ne montrent pas de préférences pour la parenté de leur partenaire mais elles en montrent pour leur âge : elles préfèrent les mâles avec qui elles ont passé le moins de temps pendant leur phase de croissance.

Les préférences des mâles pour les femelles ont été estimées par les tentatives de copulations observées ainsi que par la mesure du temps passé à chanter. On observe que les mâles font plus de tentatives de copulations en présence de leur cousine que lorsqu'ils sont avec une femelle d'un degré de parenté différent (sœur ou femelle non-apparentée). Ce résultat nous amène à dire que les mâles préfèrent leur cousine. L'effet de l'âge (expérience sociale précoce commune) ne semble pas pertinent pour ce comportement. Cette préférence des mâles pour le degré de parenté de la femelle rencontrée est confirmée par les résultats obtenus pour le temps qu'ils passent à chanter. En effet, les mâles chantent plus longtemps quand ils sont en présence de leur cousine. Un effet de l'expérience sociale précoce est également visible. Les mâles ont tendance à chanter plus longtemps lorsqu'ils sont avec des femelles d'un âge différent plutôt qu'avec des femelles du même âge qu'eux et donc avec lesquelles ils ont passé le moins de temps pendant leur phase de croissance. D'après ces premiers résultats, il apparaît donc que les préférences sexuelles des femelles sont influencées par l'expérience sociale précoce tandis que pour les mâles, la parenté ainsi que l'expérience sociale précoce agissent sur leurs préférences.

Concernant les comportements agonistiques des mâles et des femelles, la parenté a un effet puisqu'ils sont plus agressifs envers les individus non-apparentés et moins envers leurs frères/sœurs et cousin(e)s. De plus, toujours pour les deux sexes, l'expérience sociale précoce a également une influence, ils sont surtout agressifs envers les membres du sexe opposé de même âge qu'eux.

Finalement, les résultats obtenus pour chacun des comportements observés dans cette étude sont concordants les uns avec les autres. En résumé, cette première expérience suggère que la parentèle semble négativement influencer surtout les préférences sexuelles des mâles et les comportements agonistiques des mâles et des femelles. En revanche, l'effet de l'expérience sociale précoce influencerait chez les deux sexes, le choix de partenaire (avec comme indice les copulations), ainsi que les préférences sexuelles et les comportements agonistiques. Les effectifs d'individus de même âge et d'un âge différent

n'étaient pas très équilibrés pour les cousins-cousines et pour les mâles non-apparentés-femelles non-apparentées. Il y avait plus de rencontres entre des individus d'âge différent. Il semblerait que cela n'ait pas introduit de biais dans nos résultats étant donné que les individus d'âge différent ne sont pas ceux qui provoquent le plus de réponse chez les individus testés. Cependant, nous devons tout de même tenir compte de cette information.

Les résultats des analyses génétiques montrent que notre population de canari domestique est génétiquement hétérogène. Ceci indique qu'il n'y a pas de problème de consanguinité dans notre population et donc pas de problème de distance génétique trop rapprochée entre nos individus, qui aurait pu interférer avec les réactions comportementales des individus vis-à-vis de tel ou tel degré de parenté. Une trop grande consanguinité aurait pu « abolir » la capacité de discrimination potentielle des individus. Si tous les individus étaient très proches génétiquement, ils n'auraient pas d'intérêt à choisir un partenaire d'un certain degré de parenté car ils n'auraient probablement pas de bénéfices génétiques plus élevés.

Les préférences sexuelles des femelles et leur choix de partenaire ne sont pas dépendants de la parenté de leur partenaire comme cela a été observé dans d'autres études (Burley et al. 1990; Keane 1990; Simmons 1991). Ces seuls résultats laisseraient supposer que les canaris domestiques femelles ne sont pas capables de discriminer les différents degrés de parenté de leurs partenaires sexuels. Or, les résultats sur les comportements agonistiques des femelles montrent qu'elles en sont au contraire capables. Ainsi, il semblerait que l'expérience sociale précoce soit un facteur plus important pour les préférences sexuelles et le choix de partenaire des femelles que la parenté. Elles préfèrent copuler surtout avec des mâles d'un âge différent du leur, donc des mâles avec lesquels elles ont passé le moins de temps pendant leur phase de croissance. Ces résultats sont en accord avec ceux d'autres études qui trouvaient un évitement de copulation entre individus familiers élevés ensemble (Dewsbury 1988; Lieberman 2007). Des études antérieures réalisées dans notre laboratoire ont déjà mis en évidence l'importance de l'expérience précoce sur le choix des femelles de canaris domestiques. L'étude de Nagle & Kreutzer

(1997) a montré que les femelles préfèrent des chants de canari domestique qu'elles ont entendu tôt dans leur vie. A notre connaissance, notre étude est la première à montrer une plus grande importance de l'expérience sociale précoce par rapport à la parenté pour les préférences sexuelles des femelles.

En effet, Burley et al. (1990) lors de l'étude des préférences de partenaires chez les femelles diamants mandarins ont trouvé qu'elles ont des préférences pour des partenaires cousins plutôt que des frères ou des non-apparentés, quelque soit leur expérience sociale précoce avec eux. L'étude de Hayashi & Kimura (1983) sur les préférences sexuelles des femelles souris domestiques a montré que leurs préférences sexuelles pour un partenaire n'étaient influencées ni par la parenté ni par l'expérience sociale précoce qu'elles avaient avec ce partenaire. Dans les études où seul l'effet de la parenté était testé comme celles de Simmons (1989) et Simmons (1991) chez le grillon provençal, et celle de Keane (1990) chez les souris à pattes blanches, les préférences sexuelles des femelles étaient observées pour le degré de parenté de leurs partenaires. Au vue de ces cinq études, il semblerait que l'effet de la parenté sur les préférences sexuelles des femelles n'apparaissait que lorsque ce seul facteur était testé ou lorsque l'expérience sociale précoce ne semblait avoir aucun effet. Nous pouvons donc nous demander si l'effet de l'expérience sociale précoce sur les préférences des femelles de canari domestique n'a pas masqué l'effet de la parenté sur celles-ci.

Une autre explication de nos résultats serait que la familiarité acquise pendant le développement des femelles de canari domestique serait un facteur pertinent pour estimer le degré de parenté de leur partenaire. En effet, plusieurs études chez différentes espèces d'oiseaux ((Daniels & Walters 2000) : pic à face blanche, *Picoides borealis*, (Russell & Hatchwell 2001) : mésange à longue queue, *Aegithalos caudatus*, (Komdeur et al. 2004) : rousserolle des Seychelles, *Acrocephalus sechellensis*) ont révélé que la discrimination de parentèle pouvait être réalisée via une reconnaissance par 'familiarisation directe' (dans ce cas les individus estiment le degré de parenté des individus rencontrés par leur familiarité avec ces individus) et non par une 'familiarisation indirecte' (dans ce cas il y a une estimation exacte du degré de parenté sans que les individus qui se rencontrent aient été familiarisés au préalable) (Tang-Martinez 2001). Il est possible que ce soit le cas de nos femelles de canari

domestique mais les résultats de leurs comportements agonistiques ne vont pas dans ce sens. Pourquoi les préférences sexuelles et le choix de partenaire des femelles de canari domestique sont plus influencés par l'expérience sociale précoce et non par la parenté reste donc une question à éclaircir. De futures expériences sont nécessaires pour clarifier ce point. Par exemple, en testant séparément les deux effets, nous pourrions voir si les femelles de canari domestique montrent des préférences sexuelles liées au degré de parenté de leur partenaire. Pour ne tester que la parenté, il faudrait présenter à des sujets des individus non-familiers de différents degrés de parentés. Pour ne tester que l'expérience sociale précoce, il faudrait présenter à des sujets des individus familiaux et non familiaux pour chaque degré de parenté.

Chez certaines espèces, les femelles sont capables de réaliser des choix pré-copulatoires (ce qui est évoqué précédemment) mais aussi post-copulatoires. En effet, des études ont montré que les femelles étaient capables de choisir le sperme qui allait féconder leurs œufs en rejetant le sperme des mâles non-préférés. Ce choix est nommé « choix cryptique ». Ce choix peut dépendre du statut du mâle, de sa compatibilité génétique et même de l'âge du sperme (Zeh & Zeh 1997; Birkhead & Pizzari 2002; Wagner et al. 2004). Dans notre étude, nous avons retiré les œufs pondus par les femelles et nous les avons congelé à une température de  $-80^{\circ}\text{C}$ . Nous avons souhaité faire des tests de paternité afin de voir si les femelles de canari domestique étaient capables d'effectuer un choix cryptique. Malheureusement, nous avons rencontré des difficultés pour extraire l'embryon du jaune de l'œuf. Nous avons tout de même essayé de réaliser des analyses génétiques mais trop de molécules « parasites » étaient présentes dans nos échantillons pour pouvoir extraire suffisamment d'ADN, pour réaliser des tests de filiation.

En général, le choix de partenaire des mâles, chez beaucoup d'espèces, est peu observé du fait qu'ils sont souvent considérés comme n'étant pas le sexe qui choisit. Cependant, certaines études ont montré que les mâles peuvent choisir leur partenaire. Par exemple, Pack et al. (2009) ont trouvé que les mâles baleines à bosse, *Megaptera novaeangliae*, préfèrent les femelles les plus grandes parce que celles-ci donnent naissance à des jeunes qui auront

plus de chance de survivre jusqu'à leur intégration dans une autre population. Preston et al. (2005) ont également montré des préférences chez les béliers, *Ovis aries*, pour les plus grosses brebis qui s'avèrent être celles qui ont une valeur adaptative globale plus importante. Il a également été démontré que les hommes préfèrent les femmes les plus attractives, c'est-à-dire qui s'avèrent être celles qui ont une meilleure santé et un côté sexy plus prononcé (Furnham 2009).

Dans notre première expérience, les mâles de canari domestique montrent des préférences sexuelles et un choix de partenaire dépendant du degré de parenté de la femelle (ils préfèrent les cousines) et de l'expérience sociale précoce qu'ils partagent avec elle (ils préfèrent les femelles avec qui ils sont le moins familiers). Burley et al. (1990) avaient également trouvé que le choix des mâles diamants mandarins était lié au degré de parenté de leur partenaire, les mâles diamants mandarins préférant leur cousines. Néanmoins, ces préférences sexuelles sont indépendantes de leur commune expérience sociale précoce. Bateson (1983) a également montré que les caillies japonaises mâles préfèrent leurs cousines. Ces résultats sont similaires aux nôtres, car nos mâles de canari domestique montrent aussi une préférence pour leurs cousines.

Simcox et al. (2005) ont trouvé que les mâles d'un poisson tropical sud américain de la famille des poeciliidés, *Brachyrhaphis episcopi*, préfèrent les femelles non-familiales aux femelles familiales avec lesquelles ils étaient dans le même bassin pendant au moins quatre mois. La parenté n'était pas prise en compte dans cette étude. Nos mâles de canari domestique préfèrent également les femelles avec lesquelles ils ont passé le moins de temps pendant leur phase de croissance par rapport à celles avec lesquelles ils ont été tout le temps dans la même pièce.

Hayashi & Kimura (1983) ont réussi à mettre en évidence un choix de partenaire chez les souris domestiques mâles influencé à la fois par la parentèle et par l'expérience sociale précoce qu'ils partageaient avec les femelles. Ces souris domestiques mâles préfèrent des femelles non-familiales et non-apparentées à des femelles familiales et apparentées. Mais ils ont aussi montré une préférence pour des femelles apparentées non-familiales par rapport à des femelles non-apparentées non-familiales. Ainsi, cette étude suggère que le choix des mâles peut être influencé à la fois par la parenté et

l'expérience sociale précoce. Nous obtenons des résultats similaires : nos mâles de canari domestique prennent en compte la parenté et la familiarité de leur partenaire, lors de leurs préférences sexuelles. Contrairement aux femelles, l'effet de la parenté sur les préférences sexuelles des mâles n'est pas masqué par l'effet de l'expérience sociale précoce. Ainsi les mâles de canari domestique sont capables de discriminer les femelles apparentées des femelles non-apparentées et de distinguer les femelles familières des non-familières.

En résumé, les femelles et mâles de canari domestique sont capables de discriminer les individus apparentés des non-apparentés mais cette capacité semble seulement utilisée par les mâles pour leurs préférences sexuelles. Cette première expérience révèle que les mâles préfèrent leur cousine comme partenaire sexuel. Ce choix correspond à un choix 'optimal outbreeding' selon le terme de Bateson (1983). Le choix et les préférences sexuelles des mâles de canari domestique pour des femelles d'âge différent renforcent l'idée qu'ils évitent de se reproduire avec des femelles trop proches génétiquement. Concernant les femelles, leur choix de partenaire semble plutôt être en relation avec l'expérience sociale précoce qu'elles partagent avec le dit partenaire. Leurs préférences sexuelles et leur choix pour des mâles d'âge différent du leur amènent à penser qu'elles éviteraient également de se reproduire avec des mâles génétiquement trop proches d'elles. Au vu des ces résultats obtenus chez le canari domestique, il serait intéressant de regarder si les populations de canaris sauvages possèdent également cette capacité de discrimination de parentèle. Si tel était le cas, ceci leur permettrait de ne pas se reproduire entre apparentés. Voigt et al. (2003) ont observé sur une population de canaris sauvages d'une petite île de l'archipel de Madère, qu'il y avait peu de dispersion géographique dans cette population. Ils ont également trouvé que la variabilité génétique de la population de canaris sauvages vivant sur cette île était similaire à celle des populations d'autres espèces résidant sur les terres. Ils ont émis l'hypothèse que cette variabilité génétique pouvait être maintenue par le flux de gènes entre les différentes populations de canaris vivant sur les autres îles de l'archipel de Madère. Il est possible que ces canaris sauvages aient la capacité d'estimer la parentèle de leur partenaire ce qui leur permettrait de se reproduire avec un partenaire qui leur est génétiquement compatible.

Le second intérêt de notre étude était d'observer les interactions sociales des mâles en fonction de la parenté. Nous avons trouvé que ces interactions étaient influencées par le degré de parenté des mâles qui se rencontraient. Ce qui signifie que nos mâles de canari domestique sont capables de discriminer les mâles de différent degré de parenté. Parisot et al. (2002) et Amy & Leboucher (In press) ont étudié l'émission de cris par des mâles en réponse à des diffusions de chants. Il résulte de ces deux études que les mâles de canari domestique émettent plus de cris à l'écoute de chants de mâles avec lesquels ils sont le moins en compétition. En effet, ils émettent plus de cris lorsqu'ils entendent un chant ne contenant que des phrases non-réactogènes (qui provoquent le moins de PSA chez les femelles) par rapport à un chant contenant une phrase « A », (qui est une phrase très réactogène pour les femelles canaris), importante dans la compétition intra-sexuelle. Ils émettent également plus de cris lorsqu'ils écoutent le chant d'un mâle perdant par rapport au chant d'un mâle gagnant, qui sont engagés dans une situation de compétition pour de la nourriture.

Dans notre expérience, les mâles émettent plus de cris en présence de leurs cousins comparés aux mâles non-apparentés puis aux frères. Il est ainsi possible que les cousins soient les mâles les moins en compétition avec les mâles testés par rapport aux mâles non-apparentés et aux frères. D'après les résultats obtenus concernant les comportements agonistiques, les mâles semblent moins agressifs envers les mâles non-apparentés par rapport aux cousins et aux frères. Cependant, ces résultats sont à prendre avec précaution car très peu de comportements agonistiques ont été observés pendant ces rencontres (cinq rencontres concernées sur 39).

Lorsque nous nous intéressons aux déplacements sur les perchoirs à l'intérieur d'une même cage, nous constatons que les mâles se dirigent plus vers leurs cousins. Ce résultat va dans le même sens que les résultats obtenus pour les cris, à savoir une moindre compétition avec les cousins. Cependant, nous observons que les mâles s'éloignent plus de leur frère et de leur cousin que d'un mâle non-apparenté. En revanche, ils se déplacent plus pour aller sur le même perchoir que leur frère par rapport à leur cousin ou un mâle non-apparenté. Ces résultats semblent contradictoires entre eux. Cependant, nous pouvons émettre l'hypothèse que les frères interagissent avec des types

d'interactions d'attraction-répulsion. Ceci est connu chez l'humain, pour lequel des études montrent qu'au sein d'une famille les comportements fraternels sont ambivalents. En effet, les humains peuvent à la fois détester et aimer leurs frères et sœurs (Klein 2009). Il est possible que dans notre étude nous observions une ambivalence des comportements entre les frères. Les résultats de cette expérience révèlent que les mâles de canari domestique discriminent les mâles de différents degrés de parenté. Nous n'avons pas pu prendre en compte l'effet de l'expérience sociale précoce sur les interactions entre mâles mais il faudrait poursuivre cette expérience en testant cet effet. Il faudrait pouvoir tester des mâles qui ont le même âge et un âge différent et ceci pour chaque degré de parenté.

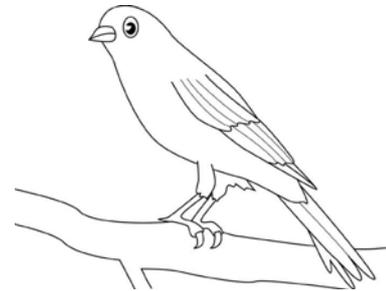
Suite aux résultats que nous avons obtenus dans ces premières expériences, il serait intéressant d'étudier si les capacités de discrimination de parentèle sont aussi présentes chez l'espèce sauvage. Les canaris sauvages sont non-territoriaux, les mâles défendent uniquement leur nid pendant la saison de reproduction (Voigt & Leitner 1998; Voigt et al. 2003). Ainsi les mâles de canari sauvage entrent en compétition en période de reproduction lorsqu'ils sont au nid avec leur partenaire sexuelle. Être capable de discriminer les liens de parentèle des autres mâles peut permettre de limiter les comportements de défense du territoire entre les mâles.

Plusieurs modalités sensorielles peuvent être utilisées lors de la discrimination de parentèle (revue dans Tang Halpin (1991)). Malgré le fait que l'olfaction soit souvent considérée comme n'étant pas un bon indice pour la reconnaissance entre oiseaux, des études récentes ont trouvé que plusieurs espèces d'oiseaux utilisaient leur olfaction (Bonadonna et al. 2007; Leclaire et al. 2009). Ainsi, il est possible que l'olfaction puisse aussi être un moyen de reconnaître ses apparentés. Dans un autre ordre d'idée, Burley & Bartels (1990) ont observé que les fratries de diamants mandarins avaient un phénotype plus similaire que des individus non fraternels. Ils ont suggéré que ces traits visuels pouvaient être utilisés pour la discrimination de parentèle et que ces indices visuels seraient de meilleurs indicateurs comparés aux indices acoustiques parce qu'ils étaient moins influencés par les processus

d'apprentissage. Cependant, plusieurs études ont déterminé que les oiseaux pouvaient discriminer les individus apparentés des non-apparentés à partir de leur chant (Payne et al. 1988) et de leur cris (Burger et al. 1988; Sharp et al. 2005).

Ce premier chapitre nous montre que les canaris domestiques femelles et mâles sont capables de discriminer les individus apparentés des individus non-apparentés, lors de rencontres directes. Les deux prochains chapitres auront pour objectif de déterminer le type de modalités sensorielles utilisées par les canaris domestiques pour discriminer les apparentés. Etant donné que le canari domestique est un oiseau chanteur, nous allons tester les modalités acoustiques comme moyen de discriminer la parentèle.

## Chapitre 2 : Utilisation du chant pour la discrimination de parentèle chez le canari domestique



### Résumé

Chez plusieurs espèces, différentes modalités sensorielles peuvent être utilisées dans la discrimination de parentèle. Des études montrent que les oiseaux utilisent principalement des indices visuels et acoustiques pour discriminer les apparentés des non-apparentés. La plupart des études qui se sont intéressées à l'utilisation des indices acoustiques ont travaillé sur les cris, peu ont étudié la discrimination de parentèle à partir des chants. Cependant, plusieurs études ont montré que les oiseaux discriminaient les individus familiers des non-familiers à partir de leurs chants. Les canaris domestiques mâles et femelles discriminent les individus ayant différents degrés de parenté, lors de rencontres directes. Ils discriminent également les individus avec lesquels ils ont été élevés depuis l'éclosion de ceux qui n'ont pas eu la même expérience sociale précoce. On sait par ailleurs que les chants sont importants dans la communication intra et intersexuelle chez cette espèce. Dans ce deuxième chapitre, nous avons analysé chez le canari domestique le répertoire de chants de mâles adultes. L'analyse des chants (composés de plusieurs syllabes qui forment un répertoire) de mâles ayant différents degrés de parenté (frère, cousin, non-apparenté) et d'âges différents montre que les mâles apparentés et ayant le même âge ont plus de syllabes en commun que les mâles non-apparentés et ayant un âge différent. L'analyse de la syntaxe des chants des mâles testés révèle que les frères de même âge sont ceux qui ont la syntaxe la plus proche par rapport aux mâles d'autres âges et degrés de parenté. Ensuite, nous avons testé la capacité des mâles adultes à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté. Nous observons que les mâles émettent plus de cris en réponse au chant de leur cousin qu'en réponse à ceux de leur frère ou d'un mâle non-apparenté. Enfin, nous avons

testé la capacité des femelles adultes à discriminer les chants de mâles en fonction de leur parentèle et de leur âge (expérience sociale précoce). Nous constatons que les femelles, en période de réactivité sexuelle, font plus de postures de sollicitations à l'accouplement à l'écoute des chants de mâles d'un âge différent quelque soit le degré de parenté de ces mâles. Cependant, quand ces mâles ont le même âge que les femelles, celles-ci font plus de postures lorsqu'elles entendent un chant de frère par rapport à un chant de cousin ou d'un mâle non-apparenté. Ainsi, ce chapitre révèle que les mâles et les femelles adultes sont capables de discriminer à partir de leurs chants, les mâles apparentés des non-apparentés et les mâles familiers des non-familiers.

## Introduction

La reconnaissance de parentèle a fait l'objet d'études comportementales ces dernières décennies. Des réponses variées à des conspécifiques, corrélées avec le degré de parenté génétique ont été mises en évidence dans différents types d'interactions : comme par exemple celles entre parents et jeunes (Draganoiu et al. 2006), à l'intérieur des fratries (Palestis & Burger 1999; Sharp et al. 2005) ou lors du choix de partenaire (Bateson 1983). En effet, la reconnaissance de parentèle peut apporter des avantages génétiques tels que l'évitement de la reproduction entre individus trop proches génétiquement (Bateson 1983). Elle peut aussi augmenter la valeur adaptative globale d'oiseaux appartenant à des espèces coopératives (Hatchwell et al. 2001) ou d'oiseaux mâles d'espèces ayant un système de reproduction de lek. Ces derniers parquent le plus souvent auprès de mâles apparentés (Höglund et al. 1999; Petrie et al. 1999). Différentes modalités, selon les espèces, peuvent être utilisées pour la reconnaissance de parentèle. En effet, plusieurs études montrent que les animaux peuvent estimer la parentèle par les odeurs, les indices visuels et/ou acoustiques (revue dans Tang Halpin 1991). Cette dernière modalité chez les oiseaux inclut les cris et les chants. Chez les oiseaux chanteurs, la plupart des recherches relatives à l'utilisation d'indices acoustiques se sont surtout focalisées sur les cris. D'après McGregor (1989), peu d'études ont été réalisées sur l'utilisation du chant pour la reconnaissance de parentèle.

La plupart des oiseaux chanteurs apprennent leurs chants. Ces derniers ont une fonction dans l'attraction du partenaire et dans la défense du territoire. Le partage de chant entre les mâles (c'est-à-dire le fait de posséder des chants similaires) résulte de l'apprentissage et a des conséquences importantes dans les interactions sociales et vocales des mâles qui défendent leur territoire (Hultsch & Todt 2004; Beecher & Brenowitz 2005). D'après Kroodsma (2004), les mâles adultes avec qui les jeunes mâles vont entrer en compétition pour leur premier territoire de reproduction vont influencer les chants que les jeunes vont cristalliser. Les tuteurs de chant sont différents selon les espèces,

certaines apprennent les chants de leurs voisins (bruant des prés, *Passerculus sandwichensis*, (Wheelwright et al. 2008) ; rossignol progré, *Luscinia luscinia*, (Grießmann & Naguib 2002) ; bruant chanteur, *Melospiza melodia*, (Beecher et al. 1994)) et d'autres de leur père (pinsons de Darwin (Grant & Grant 1996)). Le canari domestique est capable d'apprendre son chant de son père dans des conditions de laboratoire où les jeunes se trouvent dans une pièce uniquement avec leur père (Waser & Marler 1977).

Plusieurs études sur les oiseaux ont révélé que la parentèle peut influencer les interactions entre mâles. Par exemple, chez les espèces qui apprennent les chants de leur père, les fils peuvent partager des chants ou des bouts de chants avec leur père et avec leur fratrie (Waser & Marler 1977; Grant & Grant 1996; Tchernichovski & Nottebohm 1998). Les femelles et les mâles peuvent utiliser, respectivement, cette similarité des chants entre individus apparentés pour éviter de se reproduire avec eux et éviter la compétition pour les territoires. Les espèces résidentes ont de longues associations avec des individus apparentés. Pendant la saison de reproduction, les mâles peuvent établir leur territoire à côté de ceux appartenant à des individus apparentés, ce qui suggère qu'ils sont capables de les reconnaître. Chez le tétra lyre, *Tetrao tetrix*, et le paon bleu, *Pavo cristatus*, la valeur adaptative globale des mâles augmente lorsque ceux-ci paraded au côté de mâles qui leur sont apparentés (Höglund et al. 1999; Petrie et al. 1999).

Dans la revue de Beecher & Brenowitz (2005), on découvre que les mâles capables d'apprendre les chants de leurs voisins augmentent leur succès reproducteur car ils ont plus de succès dans l'acquisition et le maintien de leur territoire. Ainsi, la familiarité entre les individus peut influencer positivement la compétition entre mâles. La reconnaissance de la familiarité entre les individus peut être réalisée par les chants. En effet, plusieurs études montrent que les mâles répondent différemment au chant d'un voisin et au chant d'un mâle étranger (bruant chanteur (Beecher et al. 1996) ; moucherolle vert, *Empidonax virescens* (Wiley 2005)). Ce qui suggère que les mâles sont capables de discriminer des chants de mâles familiers de chants de mâles non-familiers.

Plusieurs études montrent que la familiarité influence aussi les préférences sexuelles des femelles qui sont aussi capables de discriminer des chants de mâles familiers de chants de mâles non-familiers. Par exemple, c'est le cas chez les femelles de diamants mandarins (Cynx & Nottebohm 1992). L'étude de Payne et al. (1991) révèle que les femelles de mérion élégant, *Malurus elegans*, discriminent les chants de mâles familiers et non-familiers et qu'elles montrent une préférence envers les chants de mâles familiers.

La reconnaissance de parentèle semble aussi intervenir dans le choix sexuel des femelles. Cette reconnaissance peut être réalisée par l'intermédiaire des chants de mâles. En effet, les femelles de pinsons de Darwin évitent de s'accoupler avec des mâles ayant un chant trop proche de celui de leur père (Grant & Grant 1996). Les femelles de mésanges charbonnières préfèrent s'accoupler avec des mâles ayant un chant ni trop similaire ni trop différent du chant de leur père (McGregor & Krebs 1982). Ce résultat fait penser à un choix d'«optimal outbreeding». Quant aux femelles de diamants mandarins, elles sont capables de reconnaître le chant de leur père avec qui elles ont pourtant passé peu de temps durant leur phase de croissance (Miller 1979). Etant donné que les fils apprennent le chant de leur père, elles pourraient utiliser ces informations acoustiques afin de choisir leur futur partenaire en préférant les mâles ayant un chant différent de celui de leur père et frère. Cependant, Wheelwright et al. (2006) suggèrent que chez les espèces où il y a une dispersion géographique élevée, les femelles oublient des informations concernant le chant de leurs frères ou fils et qu'il leur est donc difficile d'utiliser le chant comme indicateur de la parentèle.

Alors que plusieurs études ont montré la capacité des femelles à discriminer les chants de mâles en fonction de leur parentèle, peu d'études ont réussi à montrer cette capacité chez les mâles. La plupart montre que les mâles sont capables de discriminer les cris d'individus apparentés des cris d'individus non-apparentés (Burger et al. 1988; Sharp et al. 2005). A notre connaissance, une seule étude a testé la reconnaissance de la parenté par le chant (Payne et al. 1988). Cette étude montre que les mâles de mérion splendide, *Malurus splendens*, ne sont pas capables de discriminer les chants de mâles apparentés

de chants de mâles non-apparentés lorsque les individus testés ne sont pas familiers avec les chants présentés (Payne et al. 1988). Cependant, à notre connaissance aucune étude n'a testé la capacité des mâles et des femelles à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté.

D'après les résultats obtenus dans le premier chapitre de cette thèse, les femelles et les mâles de canari domestique sont capables de discriminer des mâles ayant différents degrés de parenté, lors de rencontres directes. Ainsi, dans ce second chapitre nous avons étudié si les chants étaient utilisés par les canaris domestiques pour discriminer les apparentés. Nous avons décidé de tester cette modalité acoustique car le chant est important dans la communication intra et intersexuelle chez cette espèce. Les jeunes de canari domestique apprennent leurs chants grâce à des tuteurs (généralement leur père) et également de leurs frères qu'ils ont entendu pendant la phase d'apprentissage (Waser & Marler 1977). Par ailleurs, les mâles de canari domestique appartiennent à une espèce à « apprentissage ouvert » (« open-ended learner » en anglais), ce qui signifie que les mâles peuvent apprendre de nouvelles syllabes et modifier leurs chants chaque année tout au long de leur vie (Nottebohm & Nottebohm 1978). Ainsi, il était intéressant d'observer le répertoire de chant d'adultes qui ont eu la possibilité de modifier leur répertoire depuis leur enfance. De plus, de précédentes études ont démontré que les mâles de canari domestique sont capables d'une part de discriminer des chants de conspécifiques (Parisot et al. 2002) et d'autre part d'écouter clandestinement les interactions acoustiques entre des mâles qui chantent, acquérant des informations sur le statut hiérarchique des protagonistes (Amy & Leboucher In press). D'autres études ont également montré que les femelles sont capables de discriminer des chants de mâles conspécifiques (Kreutzer & Vallet 1991; Nagle & Kreutzer 1997). De plus, l'étude de Béguin et al. (1998) a montré que les femelles sont capables de reconnaître le chant de leur partenaire. Enfin, les études de Pasteau et al. (2004) et Pasteau et al. (2007) ont montré une influence positive de l'expérience précoce chez des femelles adultes sur leurs préférences sexuelles pour certains chants.

Ainsi, au cours de ce deuxième chapitre, nous avons analysé, premièrement, le répertoire de syllabes et la syntaxe des chants de mâles de canari domestique adultes âgés de quatre ans et nous les avons comparé en fonction de la parentèle et de l'expérience sociale précoce (individus de même âge ou d'âge différent). Deuxièmement, nous avons réalisé une pré-analyse afin d'identifier chez les mâles les comportements pertinents permettant de mesurer leurs réponses aux diffusions de chants. Ensuite, nous avons testé la capacité de mâles adultes à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté : frère, cousin et non-apparenté. Pour cela, nous avons mesuré le nombre de cris et de chants émis par les individus testés pendant les diffusions de chants. Troisièmement, nous avons observé la capacité des femelles adultes à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté et différents âges. Nous avons pour cela noté le nombre de postures de sollicitations à l'accouplement effectuées ainsi que le nombre de cris qu'elles émettaient pendant les diffusions de ces différents chants.

## **Matériels et méthodes**

### **Enregistrement des chants**

Les chants de 33 mâles, âgés de quatre ans ont été enregistrés alors que les mâles étaient en photopériode de jours longs. Pour les enregistrements, chaque mâle, placé dans une cage individuelle (38 × 29 × 22 cm), était mis dans un caisson d'isolement acoustique (intérieur : 44 × 45 × 50 cm ; extérieur : 63 × 62 × 74 cm) à côté d'une femelle non-apparentée qui était dans une cage séparée. La présence de la femelle permettait de stimuler les mâles pour qu'ils chantent et pour que les chants émis le soient dans un contexte de reproduction avec une femelle. Le caisson d'isolement acoustique était équipé d'un enregistreur DAT Marantz professionnel PMD 670 qui enregistrerait au format \*.wav à un taux d'échantillonnage de 22 050 kHz et d'un microphone Sennheiser MD21-U (bande passante : 40 Hz – 18 000 Hz ± 2.5 dB). Les mâles étaient enregistrés tous les jours pendant 30 min jusqu'à ce que nous obtenions un temps de chant enregistré suffisant (environ 120 s) pour chaque mâle. Les enregistrements ont duré en tout 20 semaines.

## Analyse des chants

Le répertoire de syllabes (type de syllabes) ainsi que la syntaxe des chants (l'ordre d'émission des séquences de syllabes) de ces 33 mâles ont été analysés. D'après Güttinger (1979), les productions vocales de plus de 0.8 s sont considérées comme étant des chants et les productions vocales séparées par un silence de 0.2 s correspondent à deux chants différents. Les mâles de canari domestique peuvent avoir un grand répertoire de syllabes, ainsi nous avons analysé 120 s de chant pour chaque mâle, car Hallé et al. (2003) ont montré que ce temps était suffisant pour avoir 90 % du répertoire de syllabes d'un mâle. A l'aide du logiciel Avisoft –SASLabPro (Raimund Specht, Berlin, Germany) à un taux d'échantillonnage de 22 050 Hz à 16 bits, nous avons classé et nommé chaque syllabe en fonction de sept paramètres acoustiques : la durée, la bande de fréquence, la fréquence moyenne, la modulation de fréquence (croissante ou décroissante), la symétrie (symétrique ou asymétrique), le nombre d'éléments constituant la syllabe et le taux de répétition. Nous avons choisi ces paramètres car Lehongre (2007) a mis en évidence que ces sept paramètres acoustiques étaient les plus pertinents pour différencier les répertoires de chants de chaque mâle. Pour chacun de ces paramètres acoustiques, deux à six catégories étaient définies. Le logiciel MATLAB (The MathWorks, Natick, MA, USA) a été utilisé pour déterminer combien d'oiseaux produisaient chaque type de syllabes. Lehongre et al. (2008) ont montré que la syntaxe des chants semblait importante pour la signature vocale de production des mâles de canari domestique, ainsi nous avons également analysé toutes les séquences de « n » phrases pour chaque oiseau, « n » variant de deux à dix. Ensuite, nous avons comptabilisé combien d'oiseaux produisaient chaque séquence en utilisant le programme écrit par Lehongre pour le logiciel MATLAB.

Ce logiciel fut également utilisé pour comparer toutes les syllabes produites par chaque mâle à celles produites par tous les autres mâles. La même procédure a été utilisée pour les séquences de syllabe. Ainsi, un indice de partage a été calculé (Hultsch & Todt 1981). Cet indice de partage était calculé selon l'équation suivante :  $IP = Z / ((X + Y) - Z)$ , avec X et Y étant le

nombre de motifs (type de syllabe ou séquence de syllabe) des oiseaux x et y, et Z correspondant au nombre de motifs partagés. Cet indice allait de 0 (aucun motif partagé) à 1 (tous les motifs partagés).

Nous avons comparé le répertoire de syllabes et la syntaxe des chants de mâles ayant différents degrés de parenté (frères, cousins et non-apparentés) et différents âges. En effet, comme il a été précédemment dit, tous les mâles ne proviennent pas des mêmes couvées et certains ont éclos à des moments différents. Nous avons différencié les mâles qui avaient un âge similaire ( $\pm 15$  jours maximum) de ceux dont les âges étaient éloignés. Ainsi, six catégories de mâles ont été comparées : les frères de même couvée (= même âge) (F1), les frères de couvées différentes (= âge différent) (F2), les cousins de même âge (C1), les cousins d'âge différent (C2), les mâles non-apparentés de même âge (NA1) et les mâles non-apparentés d'âge différent (NA2).

### **Analyses statistiques**

Parmi ces 33 mâles dont les chants ont été analysés, nous avons pu comparer le répertoire de syllabes et la syntaxe des chants de seulement 22 mâles qui possédaient à la fois un frère et un cousin. Mais les données acoustiques des 11 autres mâles ont pu être utilisées lors de l'analyse avec les 22 mâles cités précédemment.

Pour chacun des 22 mâles dont le répertoire de syllabes et la syntaxe des chants ont été analysés, les valeurs des indices de partage ont été comparées à celles des autres mâles de degré de parenté et d'âge différents. Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) pour comparer ces données qui suivaient une loi de distribution de Poisson. Dans ces modèles, les effets « parenté » (frère, cousin et mâle non-apparenté) et « âge » (même âge et âge différent) étaient considérés comme étant des effets fixes et les « individus » étaient traités comme un effet aléatoire afin de prendre en compte la répétition des observations.

Trois types de cousins ont pu être déterminés. Les mâles peuvent avoir des pères qui étaient frères (cousins PE-PE), des mères qui étaient sœurs (cousins ME-ME) ou un père et une mère qui étaient frère-sœur (cousins PE-ME). Nous avons vérifié l'effet de l'origine des cousins à l'aide des GLMM également. Les effets testés « origine des cousins » et « âge » étaient considérés comme des effets fixes et les « individus » comme un effet aléatoire. La significativité des différents effets était estimée en utilisant des tests de rapport de vraisemblance (Test LRs, comparée à une distribution de  $\chi^2$ ). Les tests statistiques étaient considérés significatifs à  $P \leq 0.05$ . Nous avons utilisé le logiciel R Version 2.8.0.

## **Expérience 1 : pré-analyse des réponses comportementales des mâles**

### **Protocole expérimental**

Ces pré-tests ont été réalisés afin d'évaluer les réponses comportementales des mâles lors de diffusions de chants. Onze mâles âgés d'un an, appartenant à l'élevage du laboratoire, ont été utilisés pour ces pré-tests. Ils ne font pas partie du groupe d'oiseaux que nous avons utilisé habituellement dans cette thèse. Les mâles ont été testés en photopériode de jours longs. Ils étaient placés dans une cage individuelle et mis dans un caisson d'isolement acoustique qui contenait une enceinte Sennheiser Sony SRS-A202 reliée à un lecteur MP3 Archos XS 10D.

Nous avons diffusé aux mâles de cette Expérience 1 des chants contenant une « phrase A » et des chants contenant une phrase non-réactogène. Ces chants ont été choisis car la phrase « A » dans les chants de canari domestique est connue pour être un stimulus très réactogène pour les femelles et les mâles (Kreutzer & Vallet 1991; Parisot et al. 2002). Cette phrase « A » est caractérisée par une large bande de fréquence (4 kHz) et un fort taux de répétition (16 syllabes/s) de syllabes complexes (c'est-à-dire contenant 2 notes). Ces chants ont été construits avec le logiciel Avisoft SASLabPro. Ces chants étaient constitués de 0.75 s de notes d'introduction, de 3 s de phrase « A » ou non-réactogène et de 2.25 s de notes de conclusion. Les diffusions de

chants étaient organisées de cette façon : un chant était répété 10 fois, chaque chant étant séparé par un silence de 12 s. Entre la diffusion des deux types de chants il y avait un silence de trois minutes. Avant la diffusion des chants, les mâles étaient familiarisés au caisson d'isolement acoustique pendant 15 minutes. Chaque mâle a été testé deux fois afin de leur présenter les deux ordres possibles de diffusion des deux types de chants. L'ordre de présentation, le jour du test et l'heure de passage étaient randomisés pour chacun. L'observateur était naïf concernant l'ordre de diffusion des chants car chaque ordre de passage des différents types de chants diffusés était codé par un numéro arbitraire (1 ou 2).

Pendant les diffusions de chants, nous avons relevé plusieurs comportements chez les mâles testés : le nombre de cris émis, le nombre de chants produits, le nombre de sautilllements courts (sautilllements sur un même substrat, par exemple d'un perchoir à l'autre), le nombre de sautilllements longs (sautilllements d'un type de substrat à un autre, par exemple du fond de la cage à un perchoir) et le nombre de mouvements de bec. Ces comportements ont été choisis car Stripling et al. (2003) ont montré chez le diamant mandarin qu'ils permettaient de révéler la capacité des mâles à discriminer des chants.

### **Analyses statistiques**

Les onze mâles ont chacun été testés deux fois, nous avons donc analysé les différents comportements en utilisant des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM). Pour tous les comportements observés, les données suivaient une loi de distribution de Poisson. Pour chaque test statistique l'effet « type de chant » était considéré comme un effet fixe et les « individus » étaient considérés comme un effet aléatoire. Nous nous sommes servis du logiciel R version 2.8.0.

## **Expérience 2 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des mâles**

### **Les chants diffusés**

Les chants diffusés ont été construits à l'aide du logiciel Avisoft-SASLabPro. Ces chants correspondent aux chants naturels produits par des mâles apparentés (un frère de couvée différente et un cousin) et par des mâles non-apparentés. Ils correspondent à ceux utilisés pour les analyses de chants. En raison du faible effectif de mâles utilisés dans cette expérience, nous n'avons pas pu prendre l'âge des individus en considération. Chaque stimulus correspondait à une séquence de 3 à 11 phrases qui étaient souvent répétées dans le répertoire des mâles. Cette répétition de phrases correspond à la signature vocale individuelle de production des mâles de canari domestique (Lehongre et al. 2008). Toutes les phrases ne duraient pas le même temps, nous avons donc standardisé les chants pour leur durée mais pas pour le nombre de phrases successives. Les chants diffusés avaient une durée de 6.5 s, étaient répétés cinq fois et étaient séparés par un silence de 9 s. Chaque groupe de chants diffusé (chacun correspondant à un type de parenté donné) durait 1 min 17 s. Le volume de tous les groupes de chants diffusés a été égalisé à l'aide du logiciel Goldwave version 5.20.

Nous avons essayé de n'utiliser chaque chant de mâle qu'une seule fois, pour l'une des trois catégories de parenté. Cependant, en raison de contraintes expérimentales, certains chants de mâles ont été utilisés dans plus d'une catégorie. Lorsqu'un chant de mâle était entendu par plus d'un mâle testé (c'est-à-dire pour un mâle testé 1 comme chant d'un frère de couvée différente et pour le mâle testé 2 comme chant d'un cousin) différents enregistrements de ce chant ont été utilisés afin d'éviter la pseudo-réplication (Kroodsma et al. 2001).

### **Protocole expérimental**

15 mâles ont été utilisés pour cette expérience. Chaque mâle était testé avec un chant de mâle de chaque type de parenté. Ils ont été testés en photopériode de jours longs car Del Negro et al. (2005) ont montré qu'ils étaient

plus sélectifs que lorsqu'ils étaient testés en photopériode de jours courts. Pour les tests, les mâles étaient placés dans une cage individuelle et mis dans un caisson d'isolement acoustique. Ils avaient au préalable une période de familiarisation à ce caisson de 15 min pendant laquelle aucun stimulus n'était diffusé. Ensuite chaque diffusion durait 11 min 25 s : composée de trois groupes de chants différents ( $3 \times 1 \text{ min } 17 \text{ s}$ ) séparés par des silences de 1 min 17 s ( $2 \times 1 \text{ min } 17 \text{ s}$ ). Chaque mâle était testé six fois. L'ordre de présentation des trois stimuli (chants de mâle de chaque degré de parenté), les heures et les jours de tests étaient randomisés. Les chants étaient diffusés à l'aide d'un lecteur MP3 Archos XS 10D, et d'une enceinte Sony SRS-A202 (bande passante : 100 Hz à 20 kHz) placée dans le caisson d'isolement acoustique.

Le nombre de cris et de chants produits par les mâles testés en réponse aux stimuli ont été notés. Parisot et al. (2002) ont montré que le nombre de cris émis est un bon indicateur de la réactivité comportementale des mâles de canari domestique en réponse à des diffusions de chants. Dans cette expérience, l'observateur était naïf concernant l'ordre de diffusion des chants car chaque ordre de présentation des stimuli était codé par un numéro arbitraire entre 1 et 6.

### **Analyses statistiques**

Chaque mâle étant testé six fois, les données n'étaient pas indépendantes. Le nombre de cris produits pendant la diffusion des chants a été comparé en utilisant des GLMM, les données suivaient une distribution de Poisson. L'effet « parenté » (frère de couvée différente, cousin et mâle non-apparenté) était considéré comme fixe et les « individus » comme effet aléatoire.

Seulement cinq mâles ont chanté en réponse aux diffusions de chant, nous avons donc comparé le nombre de chants émis en utilisant des tests de variance de Friedman (tests non-paramétriques).

Nous avons vérifié l'influence de l'origine des cousins (cousins PE-PE, cousins PE-ME et cousins ME-ME) sur le nombre de cris émis grâce aux GLMM car les

données suivaient une distribution de Poisson et que les individus avaient été observés plusieurs fois. L'effet « type de cousin » était considéré comme un effet fixe et les « individus » comme un effet aléatoire. L'origine des cousins n'a pu être testée que sur le nombre de cris émis parce que pour le nombre de chants émis, toutes les catégories de cousins n'étaient pas représentées dans les résultats des tests.

Comme les chants diffusés n'avaient pas tous le même nombre de phrases, nous avons également testé l'effet du « nombre de phrases » à l'intérieur d'un chant sur le nombre de cris émis à l'aide des GLMM. Les « individus » étaient considérés comme un effet aléatoire et le « nombre de phrases » comme un effet fixe. En raison du faible nombre de données pour les chants émis, des tests de Wilcoxon ont été utilisés pour comparer le nombre de chants émis pendant la diffusion de chants contenant 1 à 5 phrases à ceux émis pendant la diffusion de chants contenant 6 à 11 phrases. Le logiciel R a été utilisé pour les GLMM et le logiciel SigmaStat version 3.11 a été utilisé pour la réalisation des tests non-paramétriques.

### **Expérience 3 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des femelles**

#### **Chants diffusés**

Les chants proviennent des mêmes enregistrements que ceux utilisés pour les analyses de chants et pour les mâles de l'Expérience 2. Les chants diffusés étaient des chants de frères, de cousins et de mâles non-apparentés. Nous avons pris en compte l'effet de l'âge des individus dans cette expérience. Ainsi une femelle de canari domestique était testée avec soit un chant de frère de même couvée (= même âge) ou un chant d'un frère de couvée différente (= âge différent), soit un chant de cousin de même âge ou un chant de cousin d'âge différent, soit un chant de mâle non-apparenté de même âge ou un chant de mâle non-apparenté d'âge différent. Ces chants ont été construits de la même manière et avec les mêmes logiciels que pour l'Expérience 2. D'autres exemplaires de chants, que ceux utilisés dans l'Expérience 2, ont été utilisés afin d'éviter la pseudo-réplication (Kroodsma et al. 2001). Ainsi, les chants

diffusés avaient également une durée de 6.5 s, étaient répétés cinq fois et étaient séparés par un silence de 9 s. Chaque groupe de chants diffusé durait 1 min 17 s.

### **Protocole expérimental**

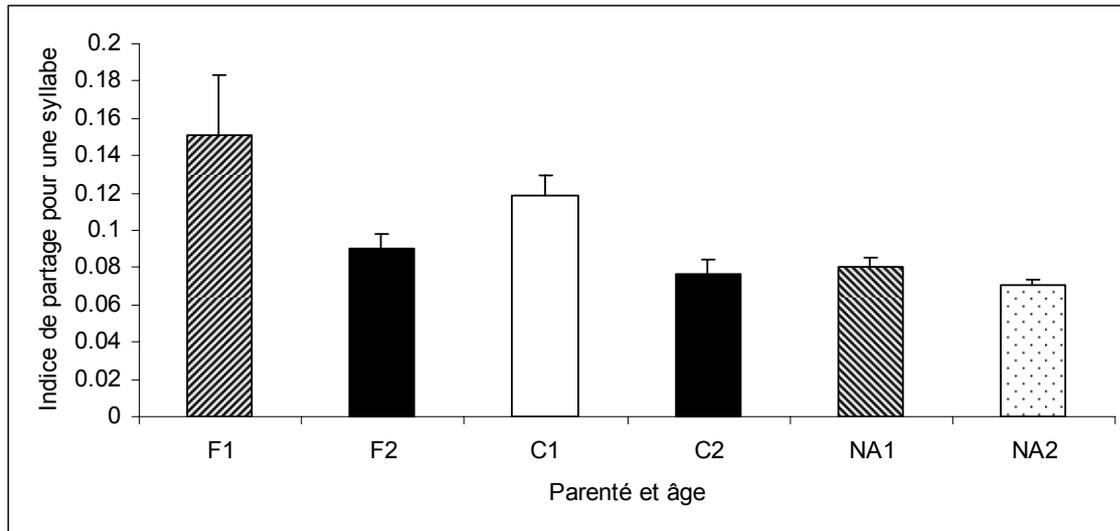
Vingt-cinq femelles, âgées de quatre ans, ont été utilisées dans cette expérience. Elles ont été testées en photopériode de jours longs. Les femelles étaient placées dans des cages individuelles (38 × 29 × 22 cm) équipées d'un nid en osier et de matériaux de construction (charpie, fibres de coco et coton). Dès que les femelles commençaient la construction de leur nid, elles étaient testées deux fois par jour. Elles étaient placées dans un caisson d'isolation acoustique équipé d'une enceinte Sennheiser Sony SRS-A202 reliée à un lecteur MP3 Archos XS 10D. Elles avaient au préalable avant la diffusion des chants une période de familiarisation à ce caisson de 15 min pendant lesquelles aucun stimulus n'était diffusé. Chaque diffusion durait 11 min 25 s : composée de trois différents groupes de chants diffusés (3 × 1 min 17 s) séparés par des silences de 1 min 17 s (2 × 1 min 17 s).

Au cours de ces tests nous avons relevé le nombre de postures de sollicitations à l'accouplement (PSA) ainsi que le nombre de cris émis par les femelles. Nagle et al. (2002) ont montré que les cris émis lors des diffusions de chants constituaient un bon indicateur, tout comme les PSA, des réponses comportementales des femelles. Dès que les femelles pondaient leur premier œuf, nous arrêtons de les tester.

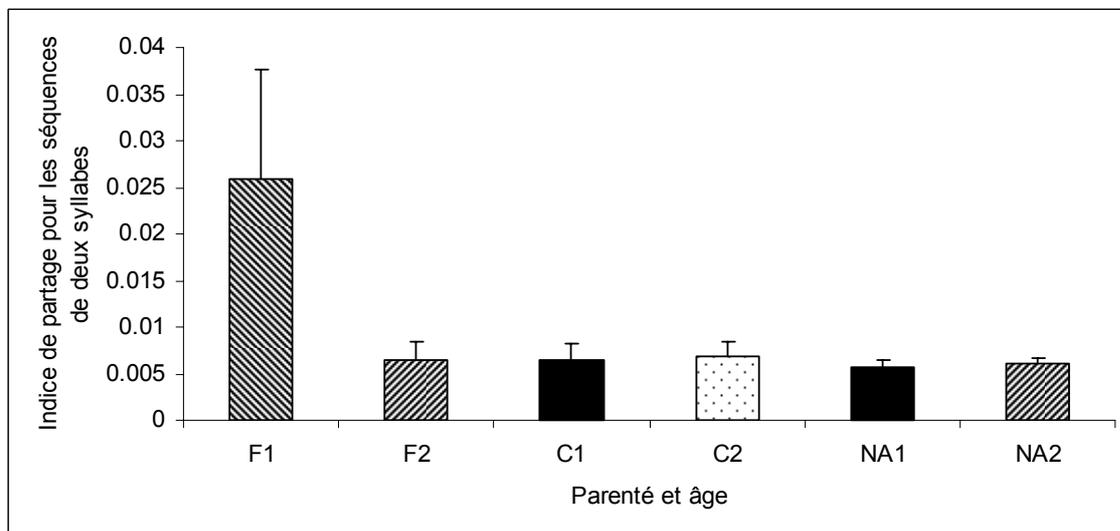
Au cours des tests, l'observateur était naïf concernant l'ordre de diffusion des chants car chaque ordre de présentation des stimuli était codé par un numéro arbitraire entre 1 et 6.

### **Analyses statistiques**

Sur les 25 femelles testées, sept femelles n'ont jamais fait de postures de sollicitations à l'accouplement ni émis de cris. Elles ont donc été exclues des analyses statistiques. Nous avons analysé les comportements des femelles seulement pour les trois derniers jours précédant la ponte du premier œuf étant



**Figure 2.1 : Valeurs des indices de partage de syllabes entre mâles en fonction de la parenté et de l'âge (moy ± SE).** F1= Frères de même âge, F2= Frères d'âge différent, C1= Cousins de même âge, C2= Cousins d'âge différent, NA1= mâles Non-Apparentés de même âge, NA2= mâles Non-Apparentés d'âge différent. Les différentes couleurs des histogrammes indiquent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2).



**Figure 2.2 : Valeurs des indices de partage entre mâles pour les séquences de deux syllabes en fonction de la parenté et de l'âge (moy ± SE).** F1= Frères de même âge, F2= Frères d'âge différent, C1= Cousins de même âge, C2= Cousins d'âge différent, NA1= mâles Non-Apparentés de même âge, NA2= mâles Non-Apparentés d'âge différent. Les différentes couleurs des histogrammes indiquent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2).

donné les résultats d'Amy et al. (2008) qui ont montré que les femelles étaient plus discriminatives précisément lors de ces trois jours. Le nombre de PSA et de cris émis pendant la diffusion de chaque groupe de chants ont été comparés. Les femelles ayant été observées plusieurs fois, et les deux types de données suivant une loi de distribution de Poisson, des modèles linéaires généralisés à effets mixtes ont été utilisés (GLMM). Les effets « parenté » et « âge » ont été traités comme des effets fixes et les « individus » comme un effet aléatoire. L'influence de la diversité des chants (c'est-à-dire le nombre de phrases) sur les deux comportements observés a également été vérifiée à l'aide de GLMM avec l'effet « nombre de phrases » considéré comme étant fixe et les « individus » comme effet aléatoire.

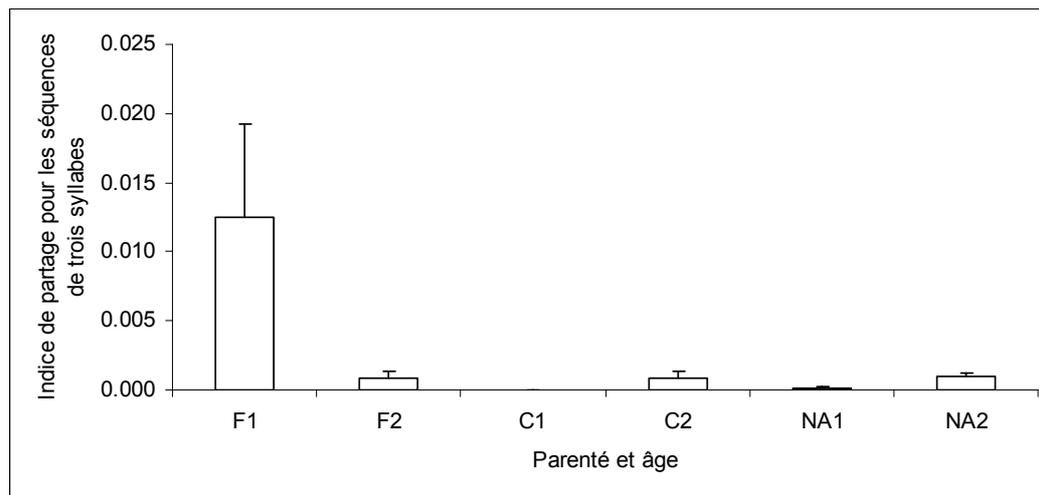
## Résultats

### Analyse de chants

La taille du répertoire de syllabes dans les chants des 33 mâles analysés est estimée à  $20.7 \pm 1.7$  syllabes (moy  $\pm$  S.E.). Les mâles apparentés et non-apparentés partageaient des syllabes et des séquences de 2 et 3 syllabes mais aucun individu ne partageait de séquence de 4 syllabes et plus.

*Analyse du répertoire de syllabes:* nous avons observé que les valeurs des indices de partage étaient significativement différentes en fonction de la parenté et de l'âge (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 731.33$ ,  $P < 2.2e-16$ ; l'âge:  $\chi^2_1 = 554.33$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; l'interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 199.34$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Les mâles apparentés et ceux qui avaient le même âge (F1>C1) partageaient plus de syllabes que les mâles non-apparentés et ceux qui avaient un âge différent (F2>C2>NA1>NA2) (Fig. 2.1).

*Analyse de la syntaxe de chant:* les résultats ont révélé que les valeurs des indices de partage (similarité du répertoire entre individus) pour les séquences de deux syllabes étaient significativement différentes en fonction de la parenté et de l'âge (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 233.31$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; l'âge:  $\chi^2_1 = 87.00$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; l'interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 370.11$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Les frères de même couvée (c'est-à-dire de



**Figure 2.3 : Valeurs des indices de partage pour les séquences de trois syllabes en fonction de la parenté et de l'âge (moy ± SE).**

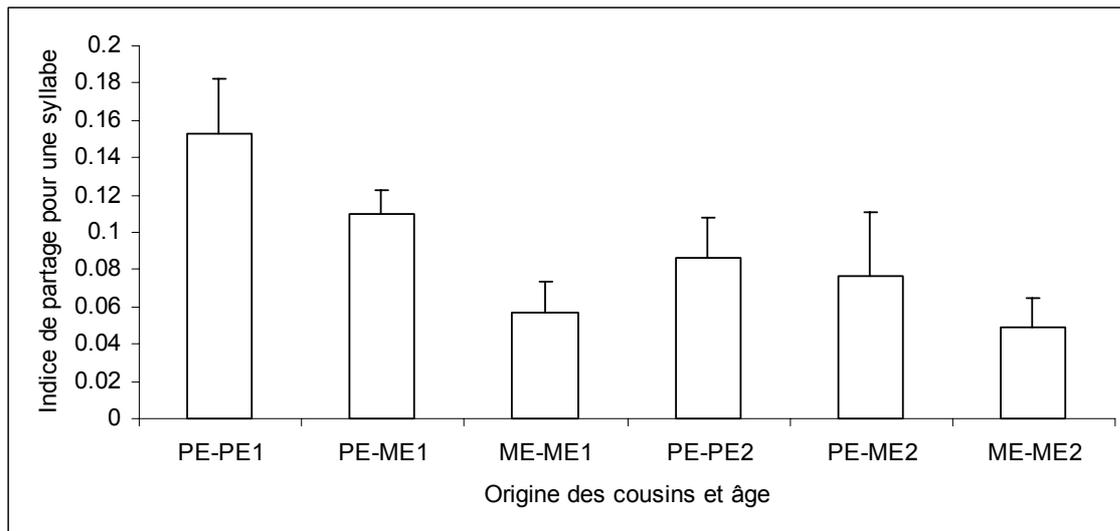
**Tableau 2.1 : Différences des moindres carrés moyens obtenues dans le GLMM final pour les valeurs des indices de partage pour les séquences de trois syllabes, en fonction de la parenté et de l'âge.**

Différences	Estimations ± SE	Valeurs de z	<i>P</i>
F1-F2	-0.584 ± 0.026	-22.29	<2e-16
F1-C1	-0.366 ± 0.026	-13.59	<2e-16
F1-NA1	-0.611 ± 0.023	-26.44	<2e-16
F2-C2	-0.032 ± 0.021	-1.51	0.131
F2-NA1	-0.407 ± 0.028	-14.30	<2e-16
F2-NA2	-0.204 ± 0.017	-12.01	<2e-16
C1-F2	-0.333 ± 0.034	-9.72	<2e-16
C1-C2	-0.250 ± 0.023	-10.76	<2e-16
C1-NA1	-0.246 ± 0.020	-12.21	<2e-16
C2-F1	0.333 ± 0.021	9.72	<2e-16
C2-NA2	-0.171 ± 0.016	-10.67	<2e-16
NA1-C2	-0.074 ± 0.025	-2.88	0.004
NA1-NA2	-0.176 ± 0.012	-13.85	<2e-16
NA2-F1	0.407 ± 0.028	14.30	<2e-16
NA2-C1	0.074 ± 0.025	2.88	0.003

F1= Frères de même âge, F2= Frères d'âge différent, C1= Cousins de même âge, C2= Cousins d'âge différent, NA1= mâles Non-Apparentés de même âge, NA2= mâles Non-Apparentés d'âge différent.

même âge) partageaient plus de séquences de deux syllabes que les mâles d'autres degrés de parenté et d'autres âges (Fig.2.2).

Les valeurs des indices de partage étaient significativement différentes en fonction de la parenté et de l'âge pour les séquences de trois syllabes (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 365.5$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; l'âge:  $\chi^2_1 = 31.72$ ,  $P = 1.778e-08$ ,  $N = 22$ ; l'interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 550.95$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Les frères de même couvée tendaient à partager plus de séquences de trois syllabes que les autres catégories de mâles (Fig. 2.3, Tableau 2.1 représentant les valeurs de  $P$  pour chaque groupe 2 à 2).



**Figure 2.4 : Valeurs des indices de partage pour une syllabe en fonction de l'origine des cousins et de l'âge (moy ± SE).**

**Tableau 2.2 : Différences des moindres carrés moyens obtenus dans le GLMM final pour les valeurs des indices de partage pour une syllabe, en fonction de l'origine des cousins et de l'âge.**

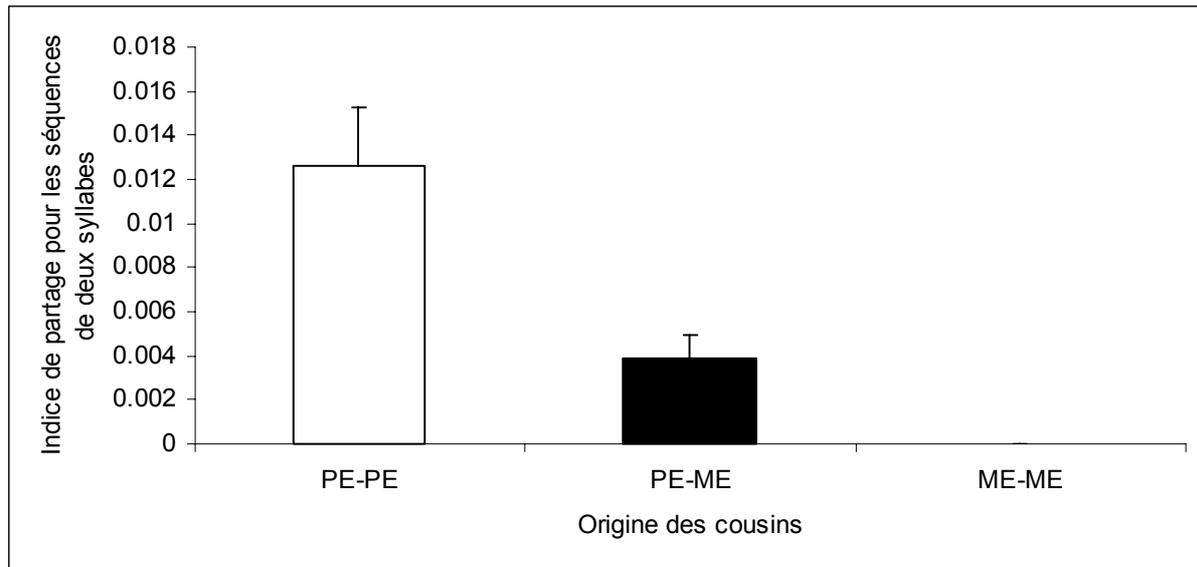
Différences	Estimations ± SE	Valeurs de z	<i>P</i>
PE-PE1/PE-ME1	-0.266 ± 0.044	-5.99	2.12e-09
PE-PE1/ME-ME1	-0.882 ± 0.086	-10.23	< 2e-16
PE-PE1/PE-PE2	-0.483 ± 0.044	-10.76	< 2e-16
PE-ME1/ME-ME1	-0.616 ± 0.083	-7.41	1.30e-13
PE-ME1/PE-ME2	-0.426 ± 0.035	-12.05	< 2e-16
PE-ME1/PE-PE2	-0.057 ± 0.050	-1.13	0.2564
ME-ME1/ME-ME2	0.016 ± 0.163	0.104	0.9174
PE-PE2/PE-ME2	-0.209 ± 0.041	-5.04	4.78e-07
PE-PE2/ME-ME2	-0.381 ± 0.139	-2.73	0.0063
PE-PE2/ME-ME1	-0.500 ± 0.164	-3.05	0.0022
PE-ME2/ME-ME2	-0.172 ± 0.145	-1.19	0.2341
PE-ME2/PE-PE1	0.057 ± 0.050	1.13	0.2570
PE-ME2/ME-ME1	-0.443 ± 0.165	-2.68	0.0074
ME-ME2/ PE-PE1	0.500 ± 0.164	3.05	0.0022
ME-ME2/PE-ME1	0.443 ± 0.165	2.678	0.0074

PE-PE1= Cousins de même âge, dont les pères étaient frères, PE-PE2= Cousins d'âge différent, dont les pères étaient frères, PE-ME1= Cousins de même âge, dont le père et la mère étaient frère-sœur, PE-ME2= Cousins d'âge différent, dont le père et la

mère étaient frère-sœur, ME-ME1= Cousins de même âge, dont les mères étaient sœurs, ME-ME2= Cousins d'âge différent, dont les mères étaient sœurs.

*Origine des cousins:* Il y avait 24 cousins PE-PE, 31 cousins PE-ME et 7 cousins ME-ME. Les résultats concernant le répertoire de syllabes ont montré un effet de l'origine des cousins (GLMM, Test LR pour l'origine des cousins:  $\chi^2_2 = 96.06$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ) et de l'âge (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 162.66$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ) sur les valeurs des indices de partage. L'interaction entre les deux effets était aussi significative (GLMM, Test LR pour l'interaction origine des cousins\*âge:  $\chi^2_2 = 9.42$ ,  $P = 0.0089$ ,  $N = 22$ ). Les cousins de même âge dont les pères étaient frères (cousins PE-PE) partageaient plus de syllabes que les cousins dont le père et la mère étaient frère-sœur (cousins PE-ME) et plus que les cousins dont les mères étaient sœurs (cousins ME-ME) (Fig.2.4, Table 2.2). Les cousins PE-ME de même âge partageaient plus de syllabes que les cousins ME-ME de même âge (Fig. 2.4, Table 2.2). Cependant, pour les cousins d'âge différent, les cousins PE-PE partageaient plus de syllabes que les cousins PE-ME et que les cousins ME-ME. Mais il n'y avait aucune différence significative entre les cousins PE-ME d'âge différent et les cousins ME-ME d'âge différent (Fig. 2.4, Table 2.2). Les cousins de même âge partageaient plus de syllabes que les cousins d'âge différent, à l'exception des cousins ME-ME (Fig.2.4, Tableau 2.2 représentant les valeurs de  $P$  pour chaque comparaison 2 à 2).

L'origine des cousins avait aussi une influence sur les valeurs d'indice de partage des séquences de deux syllabes (GLMM, Test LR pour l'origine des cousins:  $\chi^2_2 = 100.09$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). L'âge et l'interaction entre les deux effets n'avaient pas d'effet sur les indices de partage (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 0.12$ ,  $P = 0.7303$ ,  $N = 22$ ; l'interaction origine des cousins\*âge:  $\chi^2_2 = 0.71$ ,  $P = 0.7017$ ,  $N = 22$ ). Les cousins PE-PE partageaient plus de séquences de deux syllabes que les cousins PE-ME (Fig. 2.5). Les analyses statistiques n'ont pas pu être réalisées sur les séquences de trois syllabes à cause du faible échantillon d'individus (seulement six mâles sur les 22 partageaient des séquences de trois syllabes avec leurs cousins).



**Figure 2.5 : Valeurs des indices de partage pour les séquences de deux syllabes en fonction de l'origine des cousins (moy ± SE).** PE-PE= Cousins dont les pères étaient frères, PE-ME= Cousins dont le père et la mère étaient frère-sœur, ME-ME= Cousins dont les mères étaient sœurs. Les différentes couleurs des histogrammes indiquent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2).

### Expérience 1 : pré-analyse des réponses comportementales des mâles

Lorsque nous avons présenté à des mâles des chants contenant une phrase « A » ou une phrase non-réactogène, nous avons obtenu les résultats suivants : les mâles répondaient différemment aux deux types de chants diffusés (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 24.03$ ,  $P = 9.49e-07$ ,  $N = 11$ ). Ils émettaient plus de cris lorsqu'ils entendaient les chants non-réactogènes par rapport aux chants contenant une phrase « A ». En revanche, il n'y avait pas de différence significative pour le nombre de sautilllements courts (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 2.55$ ,  $P = 0.11$ ,  $N = 11$ ), le nombre de sautilllements longs (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 0.11$ ,  $P = 0.74$ ,  $N = 11$ ) et le nombre de mouvements de bec (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 2.53$ ,  $P = 0.11$ ,  $N = 11$ ).

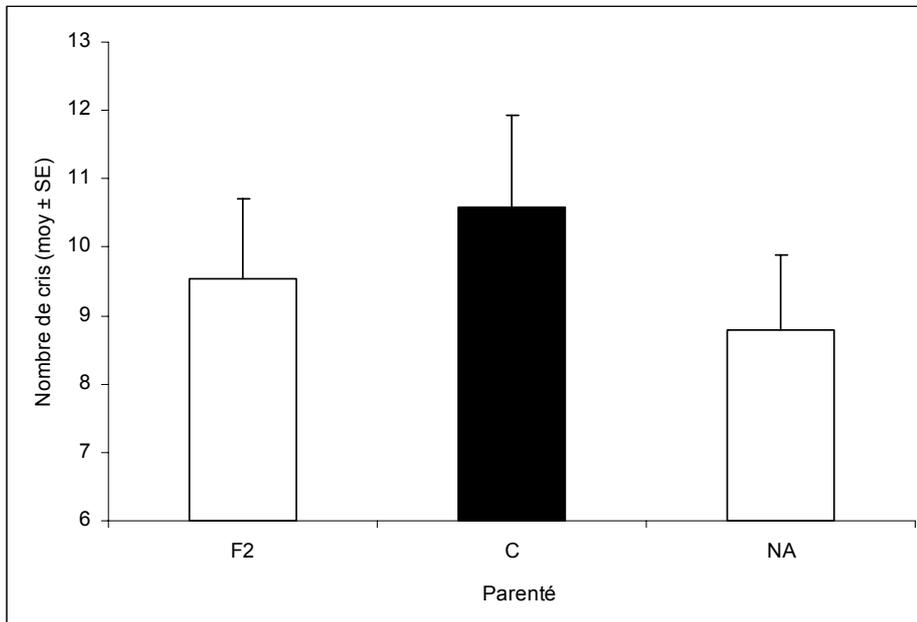
Nous avons regardé les résultats pour la diffusion des cinq premiers chants pour les deux types de chants diffusés. Les mâles émettaient également significativement plus de cris en réponse aux chants non-réactogènes (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 14.16$ ,  $P = 0.0001678$ ,  $N = 11$ ). Il n'y avait également pas de différences pour le nombre de sautilllements courts (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 0.40$ ,  $P = 0.52$ ,  $N = 11$ ), le nombre de sautilllements longs (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 1.03$ ,  $P = 0.31$ ,  $N = 11$ ) et le nombre de mouvements de bec (GLMM, Test LR pour le type de chant:  $\chi^2_1 = 3.14$ ,  $P = 0.07$ ,  $N = 11$ ).

Aucun mâle n'a chanté pendant les diffusions de chants. Les mêmes réponses comportementales ont été observées lorsque les mâles entendaient dix fois le même chant ou lorsqu'ils entendaient seulement les cinq premiers. Le seul comportement pour lequel nous observons des différences significatives, que ce soit pour la diffusion des 10 chants ou des cinq premiers, sont les émissions de cris. Les mâles émettent plus cris à l'écoute des chants non-réactogènes qu'aux chants contenant une phrase « A ». (Parisot et al. 2002) avaient également montré que le nombre de cris émis était un bon indicateur de la réactivité comportementale des mâles en réponse à des diffusions de chants. Ainsi, pour notre Expérience 2 de diffusion de chants de mâles ayant différents degrés de parenté à des mâles, nous avons décidé de faire des diffusions comportant seulement cinq chants. Nous avons étudié comme réponse comportementale le nombre de cris émis par les mâles. Bien que les mâles de l'Expérience 1 (pré-analyse) n'aient pas émis de chants durant les tests, nous avons tout de même pris en compte le nombre de chants émis par les mâles au cours de l'Expérience 2.

## **Expérience 2 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des mâles**

Lorsque nous avons diffusé des chants de mâles ayant différents degrés de parenté à d'autres mâles, nous avons observé que la parenté avait un effet significatif sur le nombre de cris émis par les mâles testés (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 15.037$ ,  $P = 5.428e-4$ ,  $N = 15$ ) (Fig. 2.6). Les mâles

émettaient plus de cris lorsqu'ils entendaient les chants de leur cousin. Il n'y avait pas de différence significative pour le nombre de cris émis lorsque les mâles entendaient le chant de leur frère ou d'un mâle non-apparenté.



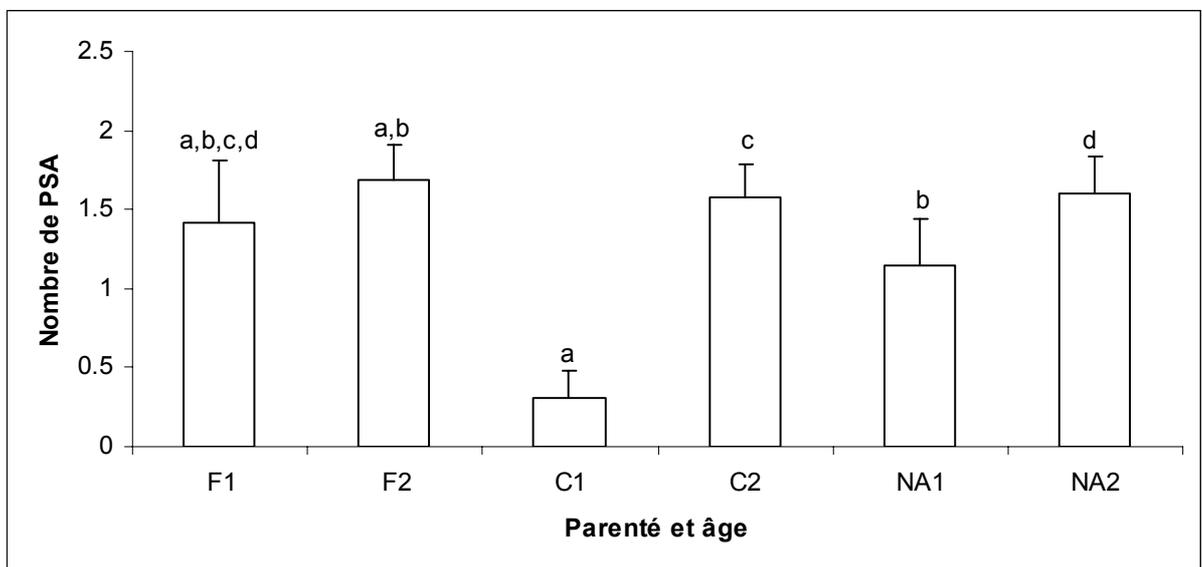
**Figure 2.6 : Nombre de cris émis par les mâles testés pendant les diffusions de chants de mâles ayant différents degrés de parenté à des mâles (moy ± S.E).** F2= Frères d'âge différent, C= Cousins, NA= mâles Non-Apparentés. Les différentes couleurs des histogrammes indiquent des différences significatives (Comparaisons a posteriori 2 à 2).

Les mâles qui avaient chanté en réponse aux diffusions de chants n'avaient pas chanté différemment quelque soit leur degré de parenté avec les émetteurs des chants (Analyse de variance, test de Friedman:  $F_2 = 1.529$ ,  $P = 0.522$ ,  $N = 5$ ).

Il y avait 6 cousins PE-PE, 8 cousins PE-ME et 1 cousin ME-ME. Il n'y avait pas d'influence de l'origine des cousins sur le nombre de cris émis (GLMM, Test LR pour l'origine des cousins:  $\chi^2_1 = 0.028$ ,  $P = 0.8674$ ,  $N = 15$ ). Le nombre de phrases constituant les chants (les chants étaient composés de 3 à 11 phrases) n'avait pas d'effet sur le nombre de cris émis (GLMM, Test LR pour le nombre de phrases:  $\chi^2_1 = 2.491$ ,  $P = 0.1145$ ,  $N = 15$ ) ni sur le nombre de chants émis (test de Wilcoxon:  $W = -6$ ,  $P = 0.438$ ,  $N = 5$ ).

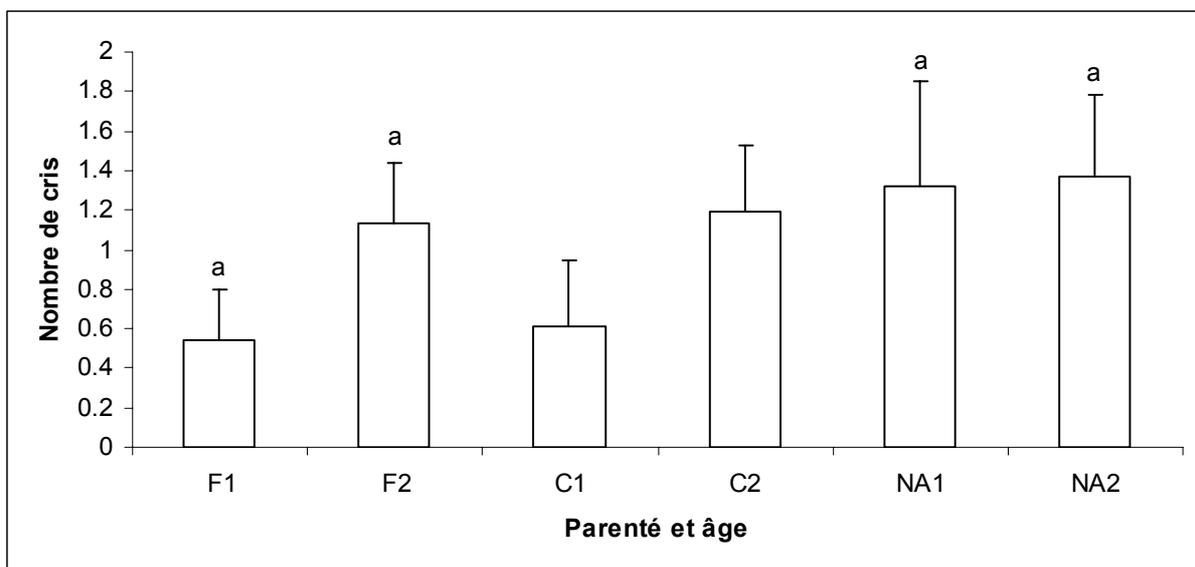
### Expérience 3 : diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des femelles

Lorsque nous avons diffusé des chants de mâles ayant différents degrés de parenté à des femelles, nous avons obtenu les résultats suivants: les femelles avaient fait un nombre de postures de sollicitations à l'accouplement (PSA) significativement différent en fonction du degré de parenté et de l'âge des mâles qu'elles avaient entendu (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 1.51$ ,  $P = 0.4707$ ,  $N = 18$ , l'âge :  $\chi^2_1 = 1.52$ ,  $P = 0.217$ ,  $N = 18$ , l'interaction parenté\*âge :  $\chi^2_2 = 8.91$ ,  $P = 0.01162$ ,  $N = 18$ ) (Fig. 2.7). Elles faisaient plus de postures aux mâles d'âge différent qu'aux mâles de même âge qu'elles. Pour les mâles d'un âge différent de celui des femelles, il n'y avait pas de différence significative entre les chants de mâles des trois degrés de parenté. Pour les mâles de même âge que le leur, les femelles faisaient plus de postures aux chants de leurs frères puis aux chants des mâles non-apparentés et à ceux des cousins. Il n'y avait pas de différence significative entre les chants des mâles non-apparentés et ceux des cousins.



**Figure 2.7 : Nombre de postures de sollicitation à l'accouplement des femelles en réponse aux diffusions de chants de mâles apparentés ou non (moy ± S.E.).** Les mêmes lettres indiquent des différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F1 = Frères de même âge, F2 = Frères d'âge différent, C1 = Cousins de même âge, C2 = Cousins d'âge différent, NA1 = mâles Non-Apparentés de même âge, NA2 = mâles Non-Apparentés d'âge différent.

L'interaction des deux effets, parenté et âge, avaient une influence significative sur le nombre de cris émis par les femelles pendant les diffusions de chants (GLMM, Test LR pour l'interaction parenté\*âge:  $\chi^2_2 = 12.04$ ,  $P = 0.002429$ ,  $N = 18$ ). L'effet de la parenté seule avait également une influence significative (GLMM, Test LR pour la parenté:  $\chi^2_2 = 5.86$ ,  $P = 0.05$ ,  $N = 18$ ) contrairement à l'effet de l'âge (GLMM, Test LR pour l'âge:  $\chi^2_1 = 0.21$ ,  $P = 0.6427$ ,  $N = 18$ ) (Fig. 2.8). Les femelles ne criaient pas différemment lorsqu'elles entendaient des chants de frères ou de cousins, quelque soit leur âge. Il en était de même pour les chants de cousins et de mâles non-apparentés. En revanche, elles émettaient plus de cris lorsqu'elles entendaient les chants de mâles non-apparentés par rapport aux chants de frères, et ce quelque soit l'âge qu'ils avaient.



**Figure 2.8 : Nombre de cris émis par les femelles en réponse aux diffusions de chants de mâles apparentés ou non (moy ± S.E.).** Les mêmes lettres indiquent des différences significatives entre les groupes (Comparaisons a posteriori 2 à 2). F1 = Frères de même âge, F2 = Frères d'âge différent, C1 = Cousins de même âge, C2 = Cousins d'âge différent, NA1 = mâles Non-Apparentés de même âge, NA2 = mâles Non-Apparentés d'âge différent.

La diversité des chants (nombre de phrases plus ou moins élevé) n'avait pas d'influence sur le nombre de PSA (GLMM, Test LR pour le nombre de phrases:  $\chi^2_5 = 8.31$ ,  $P = 0.1401$ ,  $N = 18$ ) ni sur le nombre de cris émis par les femelles (GLMM, Test LR pour le nombre de phrases:  $\chi^2_5 = 5.36$ ,  $P = 0.3732$ ,  $N = 18$ ).

## Discussion

L'objectif de cette étude était tout d'abord d'analyser et de comparer le répertoire de chant de mâles ayant différents degrés de parenté et différents âges (effet de l'expérience sociale précoce). Ensuite, nous avons testé la capacité des mâles et des femelles de canari domestique à discriminer des chants de mâles ayant différents degrés de parenté. Cette étude montre que le partage de chant entre les mâles de canari domestique varie en fonction de la parenté et de l'âge, et que l'écoute des chants détermine des réactions différentes selon l'âge et la parenté. Potentiellement, ils peuvent donc être utilisés pour discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté.

En effet, les résultats montrent que les mâles apparentés et ceux qui ont le même âge ont un répertoire de syllabes plus proche que les mâles non-apparentés et qui n'ont pas le même âge. Ainsi, les frères ont un répertoire de syllabes plus proche que les cousins et les mâles non-apparentés. De plus, les mâles de même âge ont un répertoire de syllabes plus similaire que ceux qui n'ont pas le même âge. Ainsi, dans l'ordre décroissant, la similarité du répertoire de syllabes est : 1) mâles apparentés de même âge, 2) mâles apparentés d'âge différent, 3) mâles non-apparentés de même âge et 4) mâles non-apparentés d'âge différent. Les valeurs des indices de partage pour les séquences de deux et trois syllabes révèlent que les frères de même âge partagent plus de séquences par rapport aux mâles d'autres degrés de parenté et d'autres âges. Ainsi, la syntaxe des chants semble être plus proche entre les frères de même âge que pour les mâles d'autres degrés de parenté et d'autres âges.

Waser & Marler (1977) ont élevé des jeunes mâles de canari domestique avec leurs parents dans un caisson d'isolement acoustique. Ils ont trouvé que les fils apprennent leurs chants à partir de ceux de leur père et de leurs frères. Dans notre expérience, chaque couvée vivait avec ses parents, mais avec d'autres familles dans la même pièce pendant 45 jours. D'après Nottebohm (1993), les canaris commencent à développer leurs chants au cours de cette période. En général, les oiseaux chanteurs acquièrent leurs chants en deux grandes étapes. Premièrement, il y a une étape de mémorisation pendant laquelle les jeunes écoutent et mémorisent les chants des tuteurs. Deuxièmement, il y a une étape de production, au cours de laquelle les jeunes s'entraînent et développent leurs chants : les jeunes canaris commencent à produire des « babillages » aux alentours de 40 jours, ce qui nous laisse penser que nos oiseaux ont mémorisé les chants de leur père avant d'en être séparé. Après cette séparation d'avec leurs parents, nos jeunes mâles de canari domestique sont restés avec leur fratrie pendant environ cinq mois, ce qui leur a permis d'apprendre les chants de leurs frères de même couvée. Ainsi, comme nos oiseaux ont été élevés dans un environnement acoustique naturel (c'est-à-dire avec leur père et d'autres mâles) et non dans un environnement isolé acoustiquement, les informations relatives à la parenté se retrouvent dans leurs chants. Nos résultats sont en accord avec ceux de Waser & Marler (1977). Le fait qu'il y ait une plus forte ressemblance entre les chants de frères de même couvée et moins entre les frères de couvées différentes suggère que nos mâles ont certainement appris le chant de leur père mais également ceux de leurs frères de même couvée. Une expérience future devrait être réalisée pour confirmer l'apprentissage des chants du père dans un environnement acoustique naturel. Les résultats de notre étude suggèrent donc que les chants de mâles de canari domestique contiennent des informations relatives à la parenté. D'autres études ont montré des résultats similaires. Dans des conditions expérimentales similaires aux nôtres, Tchernichovski & Nottebohm (1998) ont trouvé que les jeunes diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*, apprennent leurs chants à partir de ceux de leur père mais que le nombre de jeunes dans la fratrie influence aussi cet apprentissage. Les jeunes mâles diamants mandarins copient moins les chants de leur père lorsqu'ils sont nombreux dans la couvée. Chez les pinsons de Darwin, une autre étude par

Grant & Grant (1996) a montré qu'en milieu naturel, les frères avaient des chants similaires appris de ceux de leur père.

Nous avons également étudié la similarité du répertoire de syllabes et de la syntaxe des chants entre les cousins. Nous avons déterminé trois types de cousins : des cousins dont les pères étaient frères (cousins PE-PE), des cousins dont le père et la mère étaient frère-sœur (cousins PE-ME) et des cousins dont les mères étaient sœurs (cousins ME-ME). Nous avons trouvé que, pour les mâles de même âge, les cousins PE-PE ont un répertoire de syllabes et une syntaxe de chants plus proches que les cousins PE-ME et que les cousins ME-ME. Pour les mâles d'un âge différent, seuls les cousins PE-PE ont un répertoire de syllabes plus similaire que les cousins PE-ME et ME-ME. Nous avons également trouvé un effet de l'âge, les trois types de cousins de même âge partagent plus de syllabes que les trois types de cousins d'un âge différent, à l'exception des cousins ME-ME. Nous devons rester cependant prudents dans l'interprétation de ces résultats en raison du faible effectif des cousins ME-ME. En revanche, ces résultats semblent suggérer une influence de l'âge et de la lignée paternelle dans l'apprentissage du chant. Nous observons que la similarité des répertoires de syllabes et de la syntaxe des chants est plus importante lorsque les individus testés ont des parents frères ou frères-sœurs (cousins PE-PE et PE-ME). Une influence de la lignée paternelle a été trouvée également pour les pinsons de Darwin dont les chants ressemblent à ceux de leur grand-père paternel mais pas à ceux de leur grand-père maternel (Grant & Grant 1996).

Les canaris appartiennent à une espèce qualifiée « d'open-ended learner » car bien que les jeunes apprennent le chant de leur tuteur (leur père) et de leurs frères (Waser & Marler 1977) pendant la période critique d'apprentissage (au cours de leur première année), ils peuvent modifier à plusieurs reprises leur répertoire pendant l'âge adulte (Nottebohm & Nottebohm 1978). Nous avons utilisé des mâles âgés de quatre ans et nous avons observé que leurs chants contiennent toujours des informations relatives à la parenté. Ainsi, il apparaît que même si les mâles peuvent modifier leurs chants au cours de leur vie, certaines syllabes et une partie de la syntaxe apprises au cours des

premiers mois de leur vie sont toujours présentes à l'âge adulte. Les frères de même couvée et les cousins de même âge sont les individus qui ont le répertoire de syllabes le plus proche. De plus, les mâles de même âge ont un répertoire de syllabes plus proche que ceux qui n'ont pas le même âge. Donc, il apparaît que la parenté et l'expérience sociale précoce entre les individus de même âge sont importantes pour l'apprentissage du chant. Lehongre et al. (2006) ont également trouvé que les modèles de chants entendus pendant les premiers mois de vie étaient importants. En effet, dans leur expérience les mâles élevés sans adulte conspécifique typique jusqu'à la maturité sexuelle développent des chants anormaux. Même si ces mâles sont ensuite placés avec des conspécifiques pendant deux ans et qu'ils sont censés pouvoir modifier leurs chants, ils n'arrivent pas à rectifier ces anomalies. D'autres expériences seront nécessaires afin de séparer plus précisément les deux facteurs (parenté et expérience sociale précoce).

D'après l'expérience préliminaire, lors de laquelle nous avons diffusé à des mâles des chants contenant une phrase « A » ou une phrase non-réactogène, l'émission des cris par les mâles semble être le comportement le plus adéquat pour étudier la réactivité comportementale des mâles en réponse à des diffusions de chants.

Dans l'Expérience 2, nous avons présenté des chants de frères de couvées différentes, de cousins et de mâles non-apparentés à des mâles de canari domestique. Nous avons trouvé que les mâles émettent plus de cris lorsqu'ils entendent les chants de leur cousin par rapport aux chants de leur frère ou d'un mâle non-apparenté. Ainsi, cette expérience suggère que les mâles adultes de canari domestique sont capables de discriminer les chants de leur cousin, de ceux de leur frère de couvée différente et d'un mâle non-apparenté. Les résultats semblent indiquer que l'origine des cousins n'a pas d'influence sur les réponses des mâles mais nous restons prudents quant à cette hypothèse en raison du faible nombre de cousins ME-ME. Le manque de discrimination entre les chants de frères de couvées différentes et les chants de mâles non-apparentés nous empêche de conclure à une réelle discrimination de chants de mâles apparentés et de chants de mâles non-apparentés.

Cependant, cette expérience est l'une des premières études à démontrer la capacité des oiseaux mâles à discriminer des chants de mâles ayant différents degrés de parenté. Les résultats de l'analyse des chants et de cette deuxième expérience ne sont pas tout à fait similaires, mais d'après les résultats obtenus pour la similarité du répertoire de syllabes (Fig. 2.1), il semblerait que les mâles émettent plus de cris en réponse aux chants de mâles avec lesquels ils partagent le plus de syllabes (les cousins dans cette Expérience 2, car nous avons testé des frères d'âge différent, des cousins et des non-apparentés mais pas des frères de même âge). Cette dernière hypothèse serait en accord avec les résultats de Lehongre (2007) qui montraient que les mâles de canari domestique répondaient plus à des chants de mâles familiers (vivant ensemble depuis deux ans) qu'à des chants de mâles non-familiers. Cette étude montrait également que des mâles familiers avaient des répertoires de chant très similaires. Notre analyse des répertoires et de la syntaxe des chants apporte la preuve d'un effet de l'âge (expérience sociale précoce) dans l'apprentissage du chant. En revanche, nous n'avons pas pu tester l'hypothèse de l'effet de l'âge pour l'expérience de diffusion de chants (Expérience 2) en raison de notre faible échantillon d'individus. Mais il serait intéressant de prendre cet effet en compte dans une expérience similaire.

D'après l'Expérience 3, lorsque nous diffusons à des femelles des chants de mâles ayant différents âges et degrés de parenté, nous observons qu'elles discriminent ces chants. En effet, les femelles font plus de postures aux diffusions de chants de frères, qu'aux cousins et aux mâles non-apparentés, lorsque ces mâles ont le même âge qu'elles. En revanche, les femelles ne font pas un nombre différent de postures en fonction du degré de parenté des mâles lorsque ceux-ci ont un âge différent de celui des femelles. Concernant les cris émis par les femelles, elles répondent plus aux chants de mâles non-apparentés qu'aux chants de frères, quelque soit leur âge. En revanche, elles ne répondent pas différemment aux chants de cousins et de frères ni aux chants de cousins et de mâles non-apparentés. Pour les chants de frères et de mâles non-apparentés, elles émettent plus de cris aux chants de mâles d'un âge différent. Ainsi, les résultats obtenus pour ces deux comportements nous indiquent que les femelles de canari domestique sont capables de discriminer

les chants de mâles ayant différents âges et degrés de parenté. Ainsi, les femelles sont capables de discriminer les apparentés des non-apparentés et en plus elles sont sensibles à l'expérience précoce qu'elles partagent avec ces mâles. (Nagle et al. 2002) avaient montré que lorsque l'on étudiait les postures de sollicitations à l'accouplement prises et les cris émis par les femelles en réponse à des diffusions de chants, les résultats montraient des préférences similaires. Or, nos résultats ne vont pas exactement dans ce sens. En effet, lorsque l'on s'intéresse aux PSA, les femelles préfèrent les mâles d'âge différent quelque soit leur parenté mais elles préfèrent les frères aux cousins et aux mâles non-apparentés lorsqu'ils ont le même âge qu'elles. Les résultats sur les cris montrent que les femelles préfèrent les mâles d'un âge différent uniquement pour les frères et les mâles non-apparentés. De plus, elles émettent plus de cris aux chants de mâles non-apparentés qu'aux chants de frères. Dans les études de Nagle et al. (2002) et Amy (2007) où les cris des femelles étaient analysés, ils trouvaient que les femelles émettaient entre 20 et 40 cris par groupe de chants diffusés. Or, les femelles utilisées dans cette thèse, n'ont émis qu'un seul cri en moyenne par type de groupe de chants diffusés. Il est possible que les résultats obtenus à partir des cris ne soient donc pas représentatifs des préférences sexuelles des femelles étant donné leur faible nombre. Nous pouvons supposer que les résultats des PSA sont plus pertinents dans ce travail pour déterminer les préférences sexuelles de nos femelles de canari domestique.

Les femelles de canari domestique semblent donc préférer les mâles d'âge différent du leur, ce qui conduit à penser qu'il existe un évitement de l'inceste, comme nous l'avons vu dans le premier chapitre lors de l'étude des rencontres directes entre individus. Pour ces mâles d'un âge différent de celui des femelles, les femelles ne montrent pas de préférence pour un degré de parenté plutôt qu'un autre. En revanche, lorsque les mâles ont le même âge que les femelles, elles montrent une préférence pour les frères par rapport aux cousins et aux mâles non-apparentés. L'étude de Payne et al. (1988) montrait que les femelles de mérion splendide, *Malurus spendens*, discriminent les chants des individus apparentés de ceux des non-apparentés lorsqu'elles sont familiarisées avec ces individus, mais pas lorsqu'elles ne sont pas familiarisées

avec. C'est ce qui semble se produire chez nos femelles de canari, elles discriminent les chants de mâles frères de ceux de cousins et de non-apparentés lorsqu'elles ont eu une longue expérience sociale précoce avec ces individus mais elles ne discriminent pas les individus apparentés des non-apparentés lorsqu'elles ont eu une expérience sociale précoce plus réduite avec ces mâles. Cependant leurs préférences pour des chants de mâles avec qui elles ont une expérience sociale précoce plus réduite montrent qu'elles ne montrent pas de préférences sexuelles pour des mâles qui ont des chants trop proches de ceux qu'elles ont entendus lorsqu'elles étaient jeunes. Grant & Grant (1996) avaient également déterminé que les femelles pinsons de Darwin préfèrent les mâles ayant un chant différent de ceux de leur père. Oetting & Bischof (1996) ont testé l'empreinte sexuelle au chant chez des femelles de diamant mandarin et ont trouvé que chez les femelles, les chants entendus tôt dans leur vie déterminent leurs préférences sexuelles à l'âge adulte. Il semble que ce soit le cas pour nos femelles de canari domestique. Payne et al. (1987) et Wheelwright et al. (2006) proposaient l'idée que les femelles de la plupart des espèces ne pouvaient se servir du chant des mâles pour reconnaître les apparentés à cause du phénomène de dispersion des individus. Ils émettaient l'hypothèse, que les femelles et les mâles se séparant lors de la dispersion, les femelles n'avaient pas nécessairement besoin d'apprendre et de retenir le chant des mâles apparentés parce qu'elles ne sont plus en contact avec eux. Il semblerait que cela ne soit pas le cas pour nos femelles de canari domestique. En effet, à l'âge de quatre ans elles semblent être capables de reconnaître et d'utiliser des chants auxquels elles ont été familiarisées les premiers mois de leur vie pour choisir leur partenaire. Nos canaris ont toujours été en contact acoustique et aussi parfois visuel, ainsi cela a peut-être été bénéfique pour l'apprentissage et la mémorisation des chants par nos femelles.

Chez certaines espèces, la discrimination de parentèle grâce aux chants peut être difficile à étudier parce que les mâles apprennent souvent les chants de leurs voisins (McGregor 1989). De plus, les chants sont généralement appris donc il peut résulter des erreurs dans la discrimination de parentèle chez certaines espèces où il y a du parasitisme de nid ou des copulations extra-couples car dans ce cas précis les jeunes n'apprendront pas le chant de leur

père biologique. Les phénomènes de dispersions peuvent être responsables chez les femelles du non apprentissage des chants des mâles apparentés. Cependant, plusieurs études ont démontré chez plusieurs espèces que les femelles utilisent les chants des mâles pour estimer le degré de parenté de leur partenaire sexuel (McGregor & Krebs 1982; Grant & Grant 1996). Notre étude montre que les canaris domestiques mâles et femelles sont capables de discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté. En effet, les mâles de canari domestique discriminent les chants de leurs cousins de ceux de leurs frères et de mâles non-apparentés. De leur côté, les femelles de canari domestique discriminent les chants de leurs frères de ceux de leurs cousins et de mâles non-apparentés. Ainsi, il apparaît que pour certaines espèces d'oiseaux les chants apportent des informations fiables relatives à la parenté et que les individus utilisent ces informations.

Tous les chants utilisés dans les Expériences 2 et 3 de diffusions de chants de mâles apparentés ou non, ont été enregistrés dans un contexte où un mâle était en présence d'une femelle. Il est possible que les chants émis face à des mâles soient différents et nous aurions peut-être pu utiliser ces chants pour tester la capacité des mâles à discriminer des chants de mâles apparentés ou non. Etant donné que nous avons mis 20 semaines à enregistrer les chants des mâles placés en présence d'une femelle, nous n'avons pas assez de temps pour faire de nouveaux enregistrements dans un autre contexte social. De plus, Lenouvel (2007) a montré que l'analyse de chants de mâles enregistrés en présence d'une femelle, d'un mâle ou sans congénère ne montrait pas de différence entre ces différents chants. L'utilisation des chants enregistrés en présence d'une femelle a sûrement eu peu d'incidence sur les résultats de l'Expérience 2 qui consistait à diffuser à des mâles des chants d'apparentés ou non.

D'après Tang-Martinez (2001), les individus peuvent discriminer les apparentés soit par « familiarisation directe » : les sujets doivent avoir eu une association avec les apparentés afin de pouvoir les discriminer, soit par « familiarisation indirecte » : les sujets peuvent discriminer des individus apparentés sans qu'il y ait eu au préalable une quelconque association entre eux. Parmi les études sur la discrimination de parentèle chez les oiseaux et les

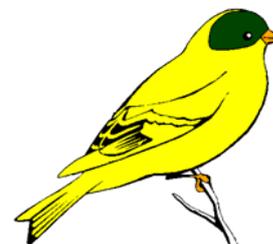
mammifères, peu ont permis de démontrer de la discrimination par « familiarisation indirecte », la plupart ont montré une discrimination de parentèle par une « familiarisation directe » (revue dans Nakagawa & Waas (2004)). Dans notre étude, nous pouvons supposer que nos oiseaux discriminent les individus apparentés des non-apparentés par une « familiarisation directe », car ils vivent ensemble depuis quatre ans et qu'ils ont ainsi une expérience sociale commune. Pour pouvoir tester si la « familiarisation indirecte » est utilisée pour la discrimination de parentèle chez les mâles et les femelles de canari domestique, nous devrions tester des mâles et des femelles avec des chants de mâles non-familiers, mais qui ont les mêmes degrés de parenté que ceux que nous avons utilisé dans nos expériences.

La discrimination de parentèle peut avoir différentes explications adaptatives. Chez les espèces où il y a un faible taux de dispersion, les mécanismes de reconnaissance de parentèle peuvent aider les femelles à éviter de se reproduire avec des partenaires trop proches génétiquement (Grant & Grant 1996). Pour les mâles, la discrimination de parentèle peut réduire les agressions entre mâles apparentés et ainsi augmenter leur valeur adaptative globale comme l'ont montré respectivement Petrie et al. (1999) et Ensminger & Meikle (2005) chez le paon bleu et la souris domestique. Dans notre étude, nous apportons la preuve que les mâles et les femelles de canari domestique sont capables de discriminer le chant de mâles ayant différents degrés de parenté. Il serait intéressant de tester l'existence de cette capacité chez les canaris sauvages qui sont une espèce résidente, et où les mâles défendent leur nid et l'accès à leur partenaire sexuel pendant la saison de reproduction (Voigt et al. 2003). Il pourrait être avantageux pour les mâles de reconnaître leurs apparentés afin d'établir un territoire près d'eux réduisant ainsi les agressions entre mâles. Cette espèce est monogame et peu de copulations extra-couple ont été observées. Ainsi il est possible que les femelles de canaris sauvages reconnaissent leurs apparentés afin de choisir un partenaire génétiquement compatible avec elles. Car en général, les copulations extra-couples ont lieu lorsque les partenaires d'un couple sont trop proches génétiquement. Ces

individus choisissent comme partenaire extra-couple des individus plus éloignés génétiquement.

Nous avons montré que les mâles et femelles de canari domestique sont capables de discriminer les chants de mâles apparentés ou non. Cette discrimination pouvant être utile pour les femelles pour choisir leur partenaire et pour les mâles pour l'établissement et la défense de leur territoire. D'après l'étude de Voigt et al. (2003) les couples de canaris sauvages se forment avant la saison de reproduction. Les mâles de cette espèce sauvage mais aussi ceux de la souche domestique ne chantent pas ou très peu à cette période. Les femelles doivent donc utiliser d'autres critères afin de pouvoir discriminer les mâles ayant différents degrés de parenté. C'est pourquoi dans le chapitre suivant nous allons-nous intéresser à une autre modalité de reconnaissance acoustique fondée sur les cris. Nous allons pour cela procéder à une analyse de la structure acoustique des cris des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté. Les canaris mâles et femelles émettent des cris tout au long de l'année. Les cris sont très utilisés dans leur vie sociale.

## Chapitre 3 : Analyse des cris de contact des canaris domestiques



### Résumé

Les oiseaux chanteurs émettent deux types de vocalisations : les chants et les cris. Contrairement aux chants, les cris sont émis par les deux sexes tout au long de l'année et sont impliqués dans différentes fonctions tels que l'alarme, la quémande et le maintien du contact. En revanche, tout comme les chants, les cris sont généralement appris sous l'influence de membres de la famille, de partenaires sexuels, d'individus appartenant au même groupe social. Ainsi, plusieurs études ont mis en évidence l'existence de signature individuelle, de sexe, de famille, de partenaire et de groupe social dans les cris. Ces signatures permettent ainsi aux individus de se reconnaître à différents niveaux sociaux tels que l'individualité, le sexe, l'appartenance à un groupe social et à une famille. Différentes études ont montré que certaines espèces d'oiseaux chanteurs sont capables de discriminer les individus apparentés des non-apparentés à partir de leurs cris. Nous avons précédemment mis en évidence que les canaris domestiques sont capables de discriminer leurs apparentés à partir de leur chant. Les couples de canaris se forment naturellement en fin de période hivernale, période au cours de laquelle les mâles émettent peu de chants. Nous avons donc voulu voir si une autre modalité acoustique que le chant pouvait permettre aux individus apparentés de se reconnaître. Aucune étude à ce jour n'a été réalisée sur la structure acoustique des cris de canari domestique. Ainsi, nous avons voulu vérifier l'existence d'une signature de famille dans la structure de leurs cris de contact. Une première analyse nous a permis de montrer que les canaris présentent une signature sexuelle dans leurs cris de contact. Les femelles émettent des cris de contact avec une fréquence fondamentale plus élevée que les mâles. L'énergie spectrale (l'intensité) est répartie différemment dans les cris des femelles et dans ceux des mâles. Les cris des femelles ont une plus grande

différence d'intensité entre les deux premières harmoniques par rapport aux cris des mâles. En revanche, les analyses pour vérifier l'existence d'une signature de famille se sont avérées riches et complexes ainsi cette analyse sera finalisée ultérieurement. Les différences de structure acoustique entre les cris de contact des femelles et des mâles de canari domestique peuvent résulter d'un dimorphisme sexuel cérébral, de leur poids, de leur morphologie ou de leurs mouvements de bec réalisés pendant la production de ces cris.

Collaboration avec le Directeur de recherche au CNRS **Jean-Sylvain Liénard** et  
le Professeur **Pierre Vrignaud**.

Le Professeur Liénard appartient au Laboratoire d'Informatique pour la Mécanique  
et les Sciences de l'Ingénieur du CNRS (de l'Université Paris XI), groupe  
Cognition, Perception et Usages.

Le Professeur Vrignaud fait partie de Centre de recherche processus cognitifs et  
conduites interactives, déterminants culturels, sociaux et individuels de l'Université  
Paris Ouest Nanterre la Défense

## Introduction

Les oiseaux chanteurs émettent deux types de vocalisations : les chants et les cris. Les chants sont principalement émis par les mâles en période de reproduction et ont pour fonction d'attirer les femelles et d'assurer la défense de leur territoire. Ce sont en général des structures acoustiques complexes apprises à partir d'un ou plusieurs tuteurs. En revanche, les cris sont émis par les deux sexes tout au long de l'année. Différents types de cris existent en fonction du contexte dans lequel ils sont émis : des cris de contact, de séparation, d'envol, de quémante, d'agressivité, d'alarme et de détresse (Marler 2004b). Ils ont des structures acoustiques plus simples que les chants et peuvent être ou non appris par les individus (Marler 2004a).

Selon les espèces, Les cris peuvent être appris de différents individus, en fonction du contexte social. Par exemple, les jeunes peuvent apprendre les cris de leurs deux parents comme c'est le cas pour les becs-croisés des sapins, *Loxia curvirostra complex* (Keenan & Benkman 2009) et les mâles de diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*, en milieu naturel (Zann 1990). Chez les jeunes de troglodyte rayé, *Campylorhynchus nuchalis*, Price (1998) a montré que les femelles apprennent les cris de leur mère tandis que les mâles apprennent les cris de leur père. D'après l'étude de Brittan-Powell et al. (1997), chez les jeunes de perruche ondulée, *Melopsittacus undulatus*, les mâles imitent principalement les cris de contact de leur père tandis que les femelles imitent aussi bien les cris de leur père que de leur mère. Chez certaines espèces telles que les diamants mandarins et les capucins dominos domestiques, *Lonchura striata var. domestica*, seuls les mâles apprennent les cris de contact de leurs parents, alors que les femelles émettent des cris innés (Okanoya & Yoneda 1995; Simpson & Vicario 1990). Les individus peuvent également imiter les cris de leurs frères et sœurs. Ceci est observé chez les chauves-souris vespérales, *Nycticeius humeralis* (Knörnschild et al. 2007; Scherrer & Wilkinson 1993) et les troglodytes rayés (Price 1998). Tout comme les chants, les cris sont appris au cours des premiers mois de vie des individus. Cependant, pour la plupart des espèces les cris peuvent être appris tout au long de la vie des individus, alors

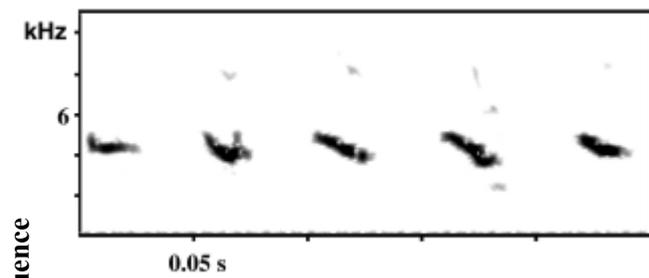
que pour les chants seules les espèces à apprentissage « ouvert » ont cette possibilité (Slater & Jones 1995). Ainsi, les partenaires sexuels peuvent s'imiter et partager des cris de contact afin de pouvoir s'identifier plus facilement. Chez les becs-croisés des sapins, les mâles et les femelles imitent leurs cris respectifs afin de produire des cris ayant une structure acoustique similaire (Sewall 2009). En revanche, chez les perruches ondulées Hile et al. (2000) ont remarqué que seuls les mâles modifient leurs cris en apprenant ceux de leur partenaire, les femelles n'imitent pas les cris de leur partenaire. La possibilité d'apprendre des cris tout au long de la vie permet aux individus d'apprendre les cris des nouveaux individus avec lesquels ils entrent en contact et d'avoir ainsi des cris similaires. Cela permet à ces individus d'être moins hostiles entre eux par rapport à des individus non-familiers qui ont des cris différents (Farabaugh et al. 1994; Mundinger 1970; Tyack 2008). Cette similarité de structure acoustique des cris entre les individus permet de révéler la présence de différents types de signatures acoustiques telles que les signatures de famille, entre partenaires sexuels et du groupe social. En revanche, certaines différences de structure acoustique dans les cris permettent d'observer des signatures individuelles et des signatures révélant le sexe des individus (aussi appelée signature sexuelle).

Ces différents types de signatures permettent aux individus de se reconnaître. En effet, les individus peuvent se reconnaître individuellement (Brittan-Powell et al. 1997). Ils peuvent aussi discriminer le sexe des individus (Vicario et al. 2001; Vicario et al. 2002). Plusieurs études ont révélé chez plusieurs espèces la capacité des jeunes à reconnaître leurs parents et celle des parents à reconnaître leurs jeunes (rouge-queue noir, *Phoenicurus ochruros* (Draganoiu et al. 2006), guillemot de Brünnich, *Uria lomvia* (Lefevre et al. 1998), manchot royal, *Aptenodytes patagonicus* (Lengagne et al. 2001), hirondelle bicolore, *Tachycineta bicolor* (Leonard et al. 1997)). D'autres études ont également montré que les individus pouvaient discriminer leurs frères-sœurs ainsi que les membres d'une même famille (sterne pierregarin, *Sterna hirundo* (Burger et al. 1988), hirondelle rustique, *Hirundo rustica* (Boncoraglio & Saino 2008), troglodyte rayé (Price 1998)). Les individus peuvent ainsi discriminer les apparentés des non-apparentés à partir de leurs cris (mésange

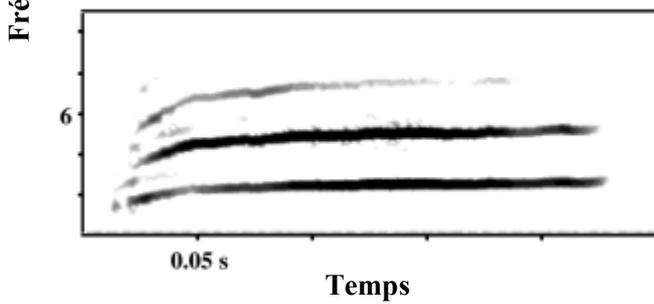
à longue-queue, *Aegithalos caudatus* (Hatchwell et al. 2001), troglodyte rayé (Price 1999), macaque rhésus, *Macaca mulatta* (Rendall et al. 1996)). Ensuite, les individus peuvent aussi reconnaître leur partenaire sexuel comme il l'a été observé chez le diamant mandarin (Vignal et al. 2004; Vignal et al. 2008).

Cette reconnaissance à différents niveaux sociaux peut avoir plusieurs fonctions. En effet, la reconnaissance entre les parents et les jeunes permet par exemple aux jeunes et aux parents de retrouver leur nid plus facilement et elle permet aux jeunes d'éviter de se faire agresser par un autre adulte non-apparenté. Ensuite, d'après les études de Keenan & Benkman (2009) et Sewall (2009), les femelles peuvent utiliser les cris des mâles pour éviter de se reproduire avec des individus apparentés. Elles évitent de se reproduire avec des mâles ayant des cris trop proches de ceux de leurs parents. La reconnaissance des cris entre les partenaires favorise le maintien des couples (Hile et al. 2000; Tyack 2008). Enfin, la reconnaissance des cris d'individus familiers diminue l'agressivité entre eux (Mundinger 1970; Tyack 2008).

Nos canaris domestiques discriminent des mâles ayant différents degrés de parenté à partir de leurs chants. Chez les canaris sauvages, les couples se forment naturellement avant la saison de reproduction (Voigt & Leitner 1998). Durant cette période, les mâles émettent peu ou pas de chants. Ainsi, on peut supposer que si la souche sauvage était aussi capable de discriminer les apparentés des non-apparentés, les individus pourraient utiliser comme autre modalité acoustique que les chants, les cris. Peu de données sont disponibles concernant les cris de canari sauvage ou domestique. Nous savons que les canaris domestiques émettent différents types de cris (Mulligan & Olsen 1969) mais les plus courants sont les cris de contact. Ils sont émis lorsque les individus sont dans la même cage ou dans des cages différentes qu'ils aient ou non la possibilité de se voir. Cependant, nous ne connaissons que peu de choses à propos des modalités d'apprentissage de ces vocalisations. Etant donné que des études précédentes ont déjà montré que différentes espèces d'oiseaux discriminaient les individus apparentés des non-apparentés à partir de leur cri, nous avons voulu vérifier si cela pouvait être également le cas pour les canaris domestiques. Jusqu'à présent, peu d'études ont analysé la structure



**Figure 3.1 : Sonagramme d'un trille**



**Figure 3.2 : Sonagramme d'un cri de contact**

acoustique des cris de cette espèce. Il est difficile pour nous humains de discerner très facilement les mâles des femelles, car le dimorphisme sexuel est peu prononcé chez cette espèce. Même en regardant le cloaque, il est difficile de sexer les individus. Il faut repérer les individus qui chantent pour pouvoir les identifier comme étant des mâles et ceux qui ne chantent pas mais pondent des œufs comme étant des femelles. En revanche, pour les canaris il semble très facile de discriminer le sexe de leurs conspécifiques à n'importe quelle période de l'année. Une hypothèse qui n'a jamais été encore vérifiée est que les canaris domestiques utiliseraient les cris de contact pour pouvoir déterminer le sexe de l'individu rencontré. Ainsi, nous avons décidé de regarder tout d'abord les différences de structure acoustique entre les cris des mâles et des femelles. Nous présenterons ces résultats dans ce chapitre. Dans un deuxième temps, nous avons voulu regarder la structure acoustique entre les individus apparentés et non-apparentés et d'âge différent. Malheureusement, ces analyses se sont avérées plus complexes et plus longues que prévues, elles feront donc l'objet d'une autre étude présentée ultérieurement.

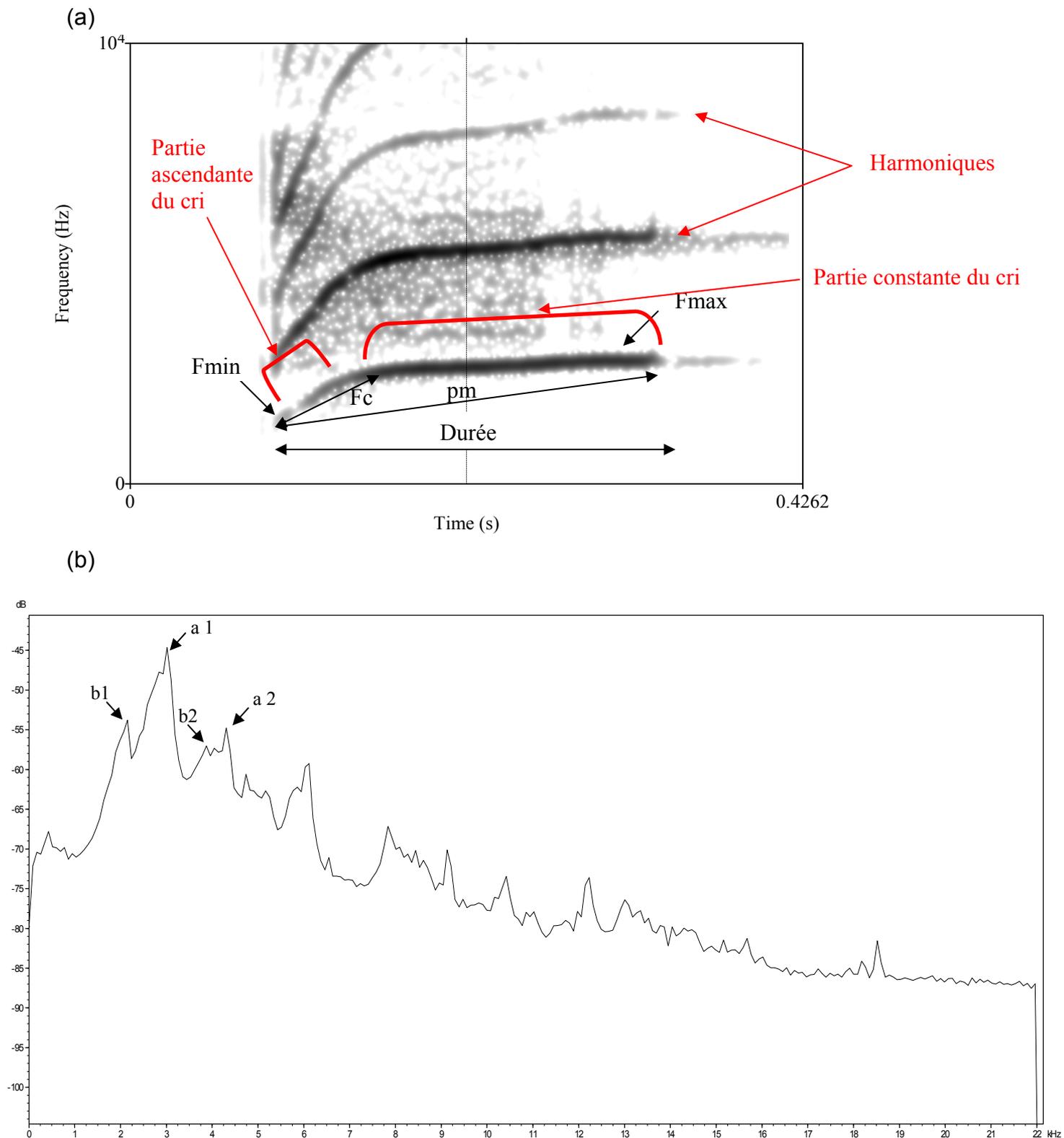
## **Matériels et méthodes**

### **Enregistrements des cris**

Nous avons enregistré les cris de 20 femelles et de 28 mâles, âgés de cinq ans. Ces individus font partie de ceux que nous avons utilisé tout au long de ce travail de thèse. Chaque individu était placé dans une cage individuelle en photopériode de jours courts. Pour les enregistrements, les individus étaient mis seuls dans une pièce où était disposé à côté de la cage, un microphone Sennheiser MD21-U (bande passante : 40 Hz – 18 000 Hz  $\pm$  2.5 dB) relié à un enregistreur DAT Marantz professionnel PMD 670 qui enregistrerait au format \*.wav à un taux d'échantillonnage de 22 050 kHz. Chaque individu était enregistré pendant 30 min chaque jour jusqu'à ce que nous obtenions au moins 100 cris.

### **Analyse acoustique des cris**

Nous avons sélectionné aléatoirement pour chaque individu 10 cris émis lors des enregistrements. Nous n'avons pas sélectionné de trilles mais



**Figure 3.3 : Paramètres acoustiques mesurés pour chaque cri de contact.**

**(a) Sonogramme d'un cri de contact, (b) Spectre d'un cri de contact.**

$F_{min}$  : Fréquence minimale ;  $F_{max}$  : Fréquence maximale ;  $F_c$  : Fréquence corde ;  
 $pm$  : pente moyenne;  $a_1$  : intensité de l'harmonique 1;  $a_2$  : intensité de l'harmonique 2;  
 $b_1$  : intensité de l'inter-harmonique 1;  $b_2$  : intensité de l'inter-harmonique 2.

seulement des cris de contact car nous avons voulu nous intéresser en premier lieu à ce type de cri, le plus couramment émis. Ces deux types de vocalisations ont des structures acoustiques très différentes. Les trilles sont composés de la répétition d'au moins trois notes (Fig. 3.1). En revanche, les cris de contact sont en général constitués d'une seule note dans laquelle on peut distinguer une partie ayant une fréquence ascendante et une partie à fréquence constante. Des harmoniques sont généralement présentes dans ces cris de contact (Fig. 3.2).

Ces 10 cris de contact par individu ont été analysés à l'aide du logiciel Praat Version 5.1.01. Pour chaque cri nous avons mesuré sept paramètres acoustiques : la durée, la fréquence minimale ( $F_{min}$ ), la fréquence maximale ( $F_{max}$ ), la pente moyenne ( $pm$ ) (= fréquence de fin de cri - fréquence de début de cri), la fréquence caractérisant la courbure (= fréquence à 40 ms – fréquence corde ( $F_c$ , fréquence joignant le début à la fin de la courbure)), l'intensité (aussi appelée énergie spectrale) moyenne (intensité de l'harmonique 1 ( $a_1$ ) – intensité de l'harmonique 2 ( $a_2$ )) et l'intensité inter-harmonique (intensité de l'harmonique 1 ( $a_1$ ) + intensité de l'harmonique 2 ( $a_2$ ) – intensité de l'inter-harmonique 1 ( $b_1$ ) – intensité de l'inter-harmonique 2 ( $b_2$ )) (Fig. 3.3). Ces données ont été recueillies par une méthode semi-automatique mise au point par J-S Liénard. Nous avons également réalisé des 'cris moyens' par individu en utilisant ces sept paramètres acoustiques. C'est-à-dire que nous avons moyenné, sur les dix exemplaires de chaque individu, les valeurs de chaque paramètre acoustique étudié pour créer un cri de contact « moyen » représentatif d'un individu.

### **Analyses statistiques**

Nous avons utilisé une fonction discriminante pour analyser statistiquement les cris des mâles et des femelles. Ces analyses ont été effectuées par Pierre Vrignaud.

L'analyse discriminante s'applique lorsque la variable dépendante est l'appartenance à un groupe. Dans notre cas, il s'agit de déterminer si les cris appartiennent au groupe 1 (c'est-à-dire les femelles) ou s'ils appartiennent au groupe 2 (c'est-à-dire les mâles). Nous allons chercher à prédire l'appartenance

à un groupe à partir des variables indépendantes. Lorsque nous sommes en présence de deux groupes seulement, il s'agit d'une fonction discriminante. L'affectation à un des groupes à partir de la fonction discriminante est simple dans la mesure où la valeur zéro sera par construction la frontière entre les deux groupes d'affectation. La fonction discriminante fournit plusieurs types d'information utiles. Tout d'abord le pouvoir prédictif des variables indépendantes par rapport à la variable dépendante (appartenance à un des groupes). Nous allons pouvoir ainsi mettre en évidence quelles sont les variables les plus discriminantes. Il est également intéressant d'apprécier la qualité de l'analyse discriminante en examinant la proportion d'observations bien classées : c'est-à-dire pour lesquelles le classement d'origine et le classement prédit en utilisant l'équation fournie par l'analyse discriminante coïncident. Comme dans la plupart des méthodes travaillant sur des échantillons, nous courons le risque de surestimer les bons classements dans la mesure où l'équation calculée va être optimale pour le jeu de données qui a servi à l'estimation. Pour éviter ce biais, il est de bonne pratique de tirer au hasard quelques observations que nous n'utiliserons pas dans le calcul de l'équation mais qui seront classées en utilisant l'équation discriminante. Nous aurons ainsi une plus juste estimation du pouvoir discriminant de la fonction.

Si l'approche par le classement est la plus parlante dans la mesure où elle répond bien à l'objectif de l'analyse, nous nous intéressons également aux indicateurs inférentiels fournis dans le cadre de cette analyse sur la proportion de variance expliquée (corrélation canonique) et sur les estimations des paramètres pour chacune des variables indépendantes.

Les groupes étant d'effectifs inégaux, nous avons tenu compte de ce fait pour pondérer les calculs et corriger l'affectation.

Le plan d'expérience est complexe, les cris sont emboîtés dans des oiseaux qui sont mâle ou femelle. Ainsi, deux fonctions discriminantes vont être réalisées : une première sur les 10 de chaque individu et une dernière sur les 'cris moyens' de chaque individu.

Nous donnerons pour les résultats le tableau croisé des classements d'origine et des classements prédits pour l'échantillon ayant servi au calcul de la fonction et pour l'échantillon test constitué des observations tirées au hasard et non utilisées pour le calcul des fonctions. Nous fournirons ensuite les valeurs

des coefficients pour chacune des variables indépendantes. Les variables qui auront les valeurs les plus élevées correspondront aux variables les plus discriminantes.

## Résultats

Pour la première fonction discriminante réalisée sur les 10 cris de chaque individu, un peu plus de 10% des observations (54) ont fait l'objet d'un tirage aléatoire pour constituer l'échantillon test. La corrélation canonique obtenue (0.485) peut être considérée descriptivement comme importante. Pour les observations faisant partie de l'échantillon ayant servi aux calculs, la proportion d'observations bien classées (classe d'origine et classe d'affectation par la fonction coïncident) est de 71,8% soit nettement au dessus de ce que nous obtiendrions par une affectation aléatoire. Pour le groupe test, cette fréquence est très voisine (70,9%). Cette proportion est différente selon les groupes : meilleure pour le groupe 2 qui correspond aux cris des mâles (86,9% pour l'échantillon ayant servi au calcul et 92,9% pour l'échantillon test) que pour le groupe 1 qui correspond aux cris des femelles (50 % pour l'échantillon ayant servi au calcul et 46,2 % pour l'échantillon test) (Tableau 3.1).

**Tableau 3.1 : Résultats du classement de la fonction discriminante pour les 10 cris de chaque individu.**

**Résultats du classement <sup>a,b</sup>**

		Classe(s) d'affectation prévue(s)		Total
		1	2	
Observations sélectionnées	Original Effectif			
	1	87	87	174
	2	33	219	252
	%			
	1	50,0	50,0	100,0
	2	13,1	86,9	100,0
Observations non sélectionnées	Original Effectif			
	1	12	14	26
	2	2	26	28
	%			
	1	46,2	53,8	100,0
	2	7,1	92,9	100,0

a. 71.8% des observations originales sélectionnées classées correctement.

b. 70.4% des observations originales non sélectionnées classées correctement.

Les cris du groupe 1 sont les cris des femelles et les cris du groupe 2 sont les cris des mâles.

Pour la dernière fonction discriminante réalisée sur les 'cris moyens' de chaque individu, un peu plus de 10% des observations (8 soit 17%) ont fait l'objet d'un tirage aléatoire pour constituer l'échantillon test. La corrélation canonique obtenue (0.656) peut être considérée descriptivement comme importante. Pour les observations faisant partie de l'échantillon ayant servi aux calculs, la proportion d'observations bien classées (classe d'origine et classe d'affectation par la fonction coïncident) est de 85 % soit nettement au dessus de ce que nous obtiendrions par une affectation aléatoire. Pour le groupe test, cette fréquence est plus basse (62 %). Cette proportion est différente selon les groupes : meilleure pour le groupe 2 qui correspond aux cris des mâles (96 % pour l'échantillon ayant servi au calcul et 67% pour l'échantillon test) que pour le groupe 1 qui correspond aux cris des femelles (67 % pour l'échantillon ayant servi au calcul et 60 % pour l'échantillon test) (Tableau 3.2).

**Tableau 3.2 : Résultats du classement de la fonction discriminante réalisée sur les 'cris moyens' de chaque individu.**

**Résultats du classement <sup>a,b</sup>**

		Classe(s) d'affectation prévue(s)		Total
		1	2	
Observations sélectionnées	Original Effectif	1	2	
		10	5	15
		1	24	25
	%	1	2	
		66,7	33,3	100,0
		4,0	96,0	100,0
Observations non sélectionnées	Original Effectif	1	2	
		3	2	5
		1	2	3
	%	1	2	
		60,0	40,0	100,0
		33,3	66,7	100,0

a. 85.0% des observations originales sélectionnées classées correctement.

b. 62.5% des observations originales non sélectionnées classées correctement.

Les cris du groupe 1 sont les cris des femelles et les cris du groupe 2 sont les cris des mâles.

Les résultats obtenus par les deux fonctions discriminantes sont pratiquement similaires. Pour les deux fonctions discriminantes réalisées, les cris du groupe 1, c'est-à-dire ceux des femelles, sont moins bien classés que les cris du groupe 2, c'est-à-dire ceux des mâles. Les résultats de ces deux fonctions discriminantes indiquent que les paramètres acoustiques les plus discriminants sont la fréquence minimale (Fmin), la fréquence maximale (Fmax) et l'intensité moyenne (am) (Tableaux 3.3 ; 3.4).

**Tableau 3.3 : Valeurs des coefficients pour chacune des variables indépendantes pour la fonction discriminante réalisée sur les 10 cris de chaque individu.**

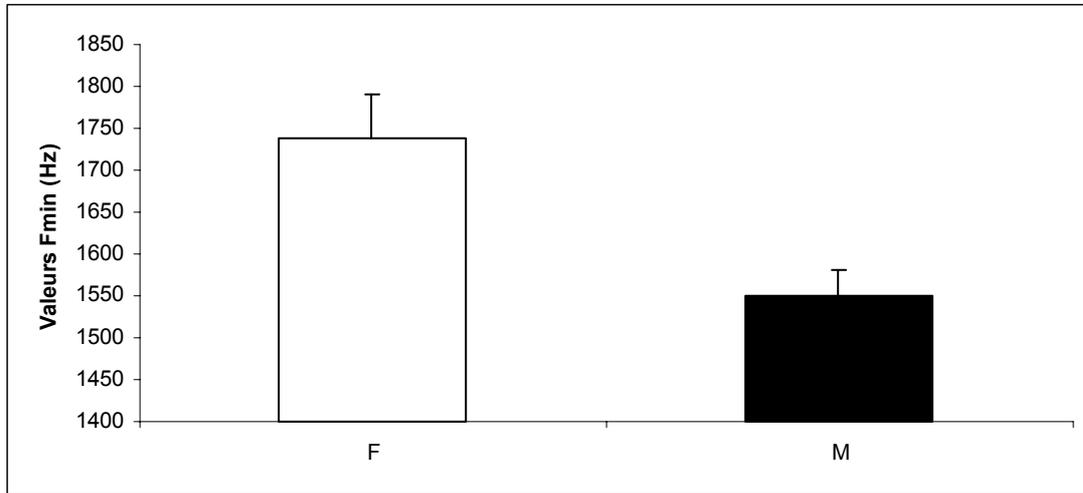
**Matrice de structure**

	Fonction
	1
am	0,735
fmin	0,613
fmax	0,425
dur	0,305
aih	-0,278
pm	-0,135
fcurv	0,033

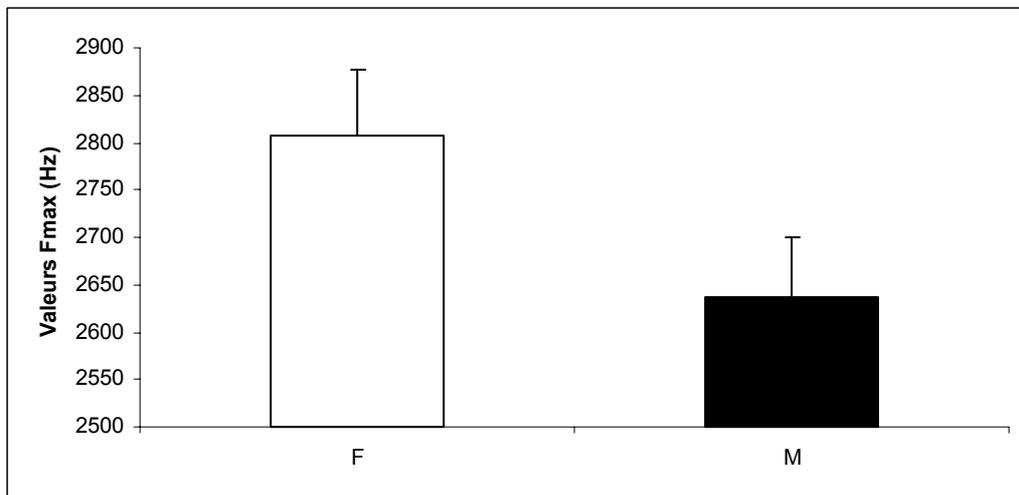
**Tableau 3.4 : Valeurs des coefficients pour chacune des variables indépendantes pour la fonction discriminante réalisée sur les 'cris moyens' de chaque individu.**

**Matrice de structure**

	Fonction
	1
fmin	0,700
am	0,477
fmax	0,236
aih	-0,205
pm	-0,187
fcurv	-0,182
dur	0,052

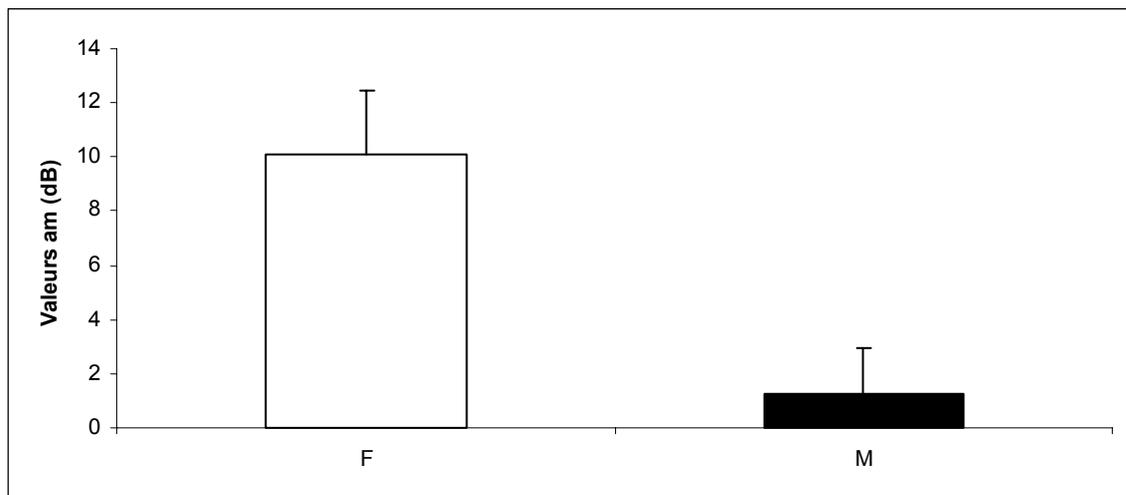


**Figure 3.4 : Différences de fréquences minimales entre les cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2) (moy  $\pm$  S.E.).**



**Figure 3.5 : Différences de fréquences maximales entre les cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2) (moy  $\pm$  S.E.).**

Les femelles ont des fréquences minimale et maximale plus élevées que celles des mâles (Fig. 3.4 et 3.5). Pour les femelles, il y a plus de différence entre l'intensité de l'harmonique 1 et l'intensité de l'harmonique 2 que pour les mâles (Fig. 3.6).



**Figure 3.6 : Différences d'intensité entre l'harmonique 2 et l'harmonique 1 des cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2) (moy ± S.E.).**

## Discussion

La première étape de cette étude était d'analyser les cris de contact des mâles et des femelles de canari domestique et de voir s'il existait une signature sexuelle dans leurs cris. La structure acoustique générale des cris de contact des mâles et des femelles est similaire. En effet, pour les deux sexes, ces cris sont constitués d'une seule note avec une partie fréquence ascendante et une partie fréquence constante. Cette note est accompagnée d'harmoniques. Cependant, en regardant de manière plus approfondie, les résultats de cette

étude montrent que les cris de mâles et de femelles ont certaines caractéristiques acoustiques différentes. Les cris des femelles sont émis à des fréquences plus hautes que les cris des mâles. Une autre différence est que l'énergie spectrale des cris est distribuée différemment suivant le sexe de l'émetteur. L'intensité entre les deux premières harmoniques est plus grande chez les femelles que chez les mâles. Des différences entre les cris de contact des mâles et des femelles ont déjà été montrées dans d'autres espèces. Chez le capucin domino domestique, les cris de mâle sont continus avec une faible bande de fréquence tandis que les cris des femelles sont pulsatiles avec une large bande de fréquence (Okanoya & Yoneda 1995). Chez le diamant mandarin, les cris des mâles sont moins longs, ont une fréquence fondamentale plus élevée et ont une forte variation de fréquence au début des cris alors que les cris des femelles sont plus longs, ont une fréquence fondamentale moins élevée et n'ont pas de modulation de fréquence au début des cris (Simpson & Vicario 1990). Chez le diamant mandarin et le capucin domino domestique, des études ont montré que les mâles apprennent leurs cris de tuteurs alors que les femelles ne les apprennent pas (Okanoya & Yoneda 1995; Simpson & Vicario 1990). Contrairement aux deux espèces précédentes, chez le canari domestique la structure acoustique générale n'est pas très différente chez le mâle et la femelle. Nous pouvons ainsi supposer que le processus d'apprentissage des cris (quelqu'il soit et s'il existe) est similaire pour les deux sexes.

L'organe vocal des oiseaux est la syrinx, située à la jonction des deux bronches qui se regroupent pour former la trachée. De nombreux muscles contrôlent la syrinx ce qui permet de contrôler le flux d'air passant dans la syrinx, créant ainsi différents sons. Les muscles situés de chaque côté de la syrinx peuvent agir indépendamment les uns des autres (Suthers et al. 1999). Le rythme respiratoire détermine le pattern temporel des chants. Les muscles de la syrinx vont avoir des fonctions différentes, par exemple les muscles dorsaux vont plutôt être responsables des aspects temporels de la phonation tandis que les muscles ventraux vont influencer la fréquence fondamentale des notes. La latéralité de la syrinx intervient également dans la production de sons différents. Par exemple, la partie gauche de la syrinx va produire les fréquences

fondamentales basses tandis que la partie droite va produire les fréquences fondamentales hautes (Suthers et al. 2004; Suthers 2004). Chez la souche waterslager des canaris, la partie gauche de la syrinx produit 90% des syllabes tandis que chez la souche domestique les deux parties de la syrinx produisent autant de syllabe l'une que l'autre (Suthers 2004). Le son produit dans la syrinx peut être modifié par la trachée et les mouvements du bec (Hoese et al. 2000; Podos 2001). Les muscles de la syrinx sont reliés aux structures cérébrales responsables de la production et de l'apprentissage des chants par des nerfs moteurs (nXIIts). Deux noyaux cérébraux interviennent principalement dans la production et l'apprentissage des chants, le noyau HVc (centre vocal supérieur) et le noyau RA (noyau robustus de l'archistriatum). Il semblerait que le circuit neuronal entre ces deux noyaux soit aussi impliqué dans la production et l'apprentissage des cris.

Un dimorphisme sexuel cérébral pour les chants est présent chez certaines espèces (Jarvis 2004). Okanoya & Yoneda (1995) et Vicario et al. (2002) ont montré qu'il existait également un dimorphisme sexuel cérébral pour la production des cris. Par exemple, chez le diamant mandarin, les noyaux HVc et RA sont indispensables pour la production des cris de type mâle tandis que ces noyaux ne sont pas nécessaires pour la production des cris de type femelle. Ces études suggèrent que le dimorphisme cérébral entre les mâles et les femelles peut être responsable de la différence d'apprentissage des cris et de leur différence de structure acoustique. Chez les canaris domestiques les noyaux responsables des vocalisations chez les deux sexes comportent des différences : ils sont plus gros et plus actifs chez les mâles que chez les femelles (Del Negro & Edeline 2001; Nottebohm & Arnold 1976). Nous ne savons pas si les deux sexes apprennent leurs cris mais il est possible que la différence de morphologie cérébrale soit responsable des différences acoustiques observées entre les deux sexes. Okanoya & Yoneda (1995) suggèrent que les différences de fréquences observées entre les deux sexes de capucin domino domestique sont dues aux différences observées dans les noyaux cérébraux tandis que les différences d'intensité entre les deux types de cris sont dues à la respiration et aux muscles de la syrinx. Il est possible que ce soit le cas de nos canaris domestiques, de futures expériences sont nécessaires pour confirmer ou infirmer ces hypothèses.

Podos (2001) a montré que le poids des individus avait une influence sur la structure acoustique des vocalisations. Les oiseaux de grande taille émettent des vocalisations avec une faible bande de fréquence tandis que les oiseaux plus gros ont des vocalisations avec une large bande de fréquence. Il n'y a pas de grosse différence de poids entre les mâles et les femelles de canari domestique à notre échelle humaine mais en général les mâles sont plus longilignes et les femelles plus trapues. Même si le poids des mâles et des femelles n'est différent que de un ou deux grammes, il est possible qu'à l'échelle des canaris cela ait une incidence sur leurs vocalisations.

Les mouvements du bec peuvent également produire des sons différents en faisant varier l'intensité de ces sons (Hoese et al. 2000). Les cris de nos mâles et nos femelles de canari domestique ont des différences au niveau de l'intensité, il est possible que les deux sexes fassent des mouvements de bec légèrement différents pendant la production des cris produisant ainsi des cris différents. Nous aurions pu nous attendre à un pourcentage de discrimination des signatures sexuelles plus grand et proche de 100% (Aubin et al. 2007; Bourgeois et al. 2007). Nous avons analysé les cris en utilisant seulement sept paramètres acoustiques, il est possible que d'autres paramètres acoustiques soient plus révélateurs de la différence de cris entre les mâles et les femelles. D'après Nottebohm et al. (1986), la taille des noyaux HVc et RA diminue à la fin de l'été et augmente à la saison de reproduction suivante. Il est possible que de ce changement de taille des noyaux cérébraux résulte une moins grande différence entre la structure acoustique des cris des mâles et des femelles en période de jours courts. Il s'agit de la photopériode à laquelle nous avons effectué les enregistrements des cris de contact. Il faudrait enregistrer les cris de ces mêmes individus en photopériode de jours longs et voir si les résultats des fonctions discriminantes augmentent ou non les chances de discriminer les cris des deux sexes.

D'après l'étude de Mundinger (1970), les canaris seraient capables d'apprendre leurs cris de contact à partir de ceux de conspécifiques. A notre connaissance, aucune étude n'a vérifié cette hypothèse. Comme nous l'avons dit précédemment, le type d'apprentissage des cris peut être différent selon les espèces d'oiseaux étudiées. Ainsi, nous pouvons supposer que les canaris

apprennent la structure acoustique entière de leur cri, ou bien qu'une partie de leur cri soit innée et une autre apprise comme c'est le cas chez les chauves-souris vespérales (Scherrer & Wilkinson 1993). Une dernière hypothèse est que les cris peuvent être complètement innés. Nous n'avons pas pu présenter dans ce manuscrit les résultats des analyses concernant l'apprentissage des cris par rapport à la parenté. Ces analyses sont en cours mais voici nos hypothèses. Nous émettons en première hypothèse que les cris de canaris sont soit complètement appris soit partiellement appris. Nous avons montré que les canaris domestiques apprennent les chants de leur frère et supposé qu'ils apprennent ceux de leur père, nous émettons donc l'hypothèse que les individus apprennent leurs cris de leurs parents et de leur fratrie. Nous avons vu que les mâles éclos au même moment avaient des chants plus similaires que des mâles éclos à différents moments. Nous émettons ainsi en seconde hypothèse que si les canaris apprennent leurs cris de contact, la structure de ceux-ci devrait être plus proche entre les individus de même âge que ceux d'individus d'âge différent, et cela chez les deux sexes.

D'après les résultats des deux premiers chapitres de cette thèse, les canaris domestiques sont capables de discriminer les apparentés des non-apparentés lorsqu'ils rencontrent directement les individus ou lorsqu'ils entendent leur chant. D'après Dooling & Brown (1992) les canaris domestiques sont capables de discriminer leurs cris de contact de ceux des diamants mandarins et des perruches ondulées. De plus, les couples de canaris se forment naturellement en fin de période hivernale, au cours de laquelle les mâles émettent peu de chants mais toujours des cris (Voigt et al. 2003). Ainsi, si les résultats obtenus pour la structure acoustique des cris en fonction de la parenté montrent des différences, il serait intéressant de vérifier la capacité des individus à discriminer tout d'abord les cris de mâles et de femelles mais également les cris d'individus de degrés de parenté différents. Il serait également intéressant de vérifier cette capacité à différentes périodes de l'année.



## Discussion générale

Pour gérer la vie de relation, les conflits et les coopérations il est important pour les individus de reconnaître les congénères qu'ils rencontrent. Ceci passe par la reconnaissance de leur sexe et de leur groupe ou de la famille auxquels les individus appartiennent. Le sens des interactions (positives ou négatives) entre les individus va dépendre de ces critères. Par exemple, des mâles vont être plus agressifs entre eux que vont l'être un mâle et une femelle. Ou alors, des individus d'un même groupe vont avoir plus d'interactions positives que des membres de groupes différents. En général, les individus appartenant à la même famille vont aussi être plus « amicaux » que des individus non-apparentés. Ceci suppose que les individus aient des capacités de discrimination pour identifier les caractéristiques (sexuelle, familiale, de groupe...) d'un individu. Plusieurs études ont mis en évidence que de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères sont capables de discriminer des individus apparentés d'individus non-apparentés. Mais peu ont testé la capacité des animaux à discriminer des individus ayant différents degrés de parenté. L'objectif de ce travail était de tester la capacité des mâles et des femelles de canari domestique à discriminer des individus ayant avec eux différents degrés de parenté. Nous avons choisi cette espèce d'oiseau chanteur car il a été montré que leurs chants présentent des signatures individuelles et de groupe (Lehongre et al. 2008 ; Lehongre et al. 2009). Nous avons voulu voir si les chants des mâles pouvaient aussi contenir des informations liées à la parentèle. Nous avons analysé les cris de contacts des mâles et des femelles de canari domestique afin de voir s'ils pouvaient également servir de critères dans la discrimination de parentèle. Cette analyse s'étant avérée riche et complexe, ces résultats feront l'objet d'une étude ultérieure. En revanche, nous avons étudié dans cette thèse si ces cris contenaient une signature sexuelle.

## Rappel des principaux résultats

Dans le premier chapitre, nous avons réalisé deux expériences afin de tester la capacité des canaris domestiques à discriminer des individus ayant différents degrés de parenté, lors de rencontres directes. Lors de la première expérience, nous avons mis en évidence que les mâles de canari domestique étaient capables de discriminer des femelles ayant différents degrés de parenté. Les femelles de canari domestique sont aussi capables de discriminer des mâles ayant différents degrés de parenté. De plus, les mâles et les femelles sont capables de discriminer des individus de sexe opposé ayant le même âge qu'eux (avec lesquels ils ont eu une longue expérience précoce) d'individus ayant un âge différent (avec lesquels ils ont eu une expérience sociale précoce réduite). Nous avons ainsi constaté que la parentèle et l'expérience sociale précoce avaient une influence sur les préférences sexuelles et sur le choix de partenaire. En effet, les mâles préfèrent leurs cousines à leurs sœurs et aux femelles non-apparentées. En revanche, les femelles ne montrent pas de préférences sexuelles pour le degré de parenté de leur partenaire. Par contre, les mâles et les femelles montrent des préférences sexuelles et des choix de partenaire pour des individus d'un âge différent du leur (c'est-à-dire peu familiers), avec qui ils ont eu une expérience sociale précoce réduite pendant leur phase de croissance. Ces résultats suggèrent que les canaris domestiques évitent de se reproduire avec des partenaires trop proches génétiquement.

Dans une deuxième expérience, nous avons observé que les mâles de canari domestique étaient capables de discriminer des mâles ayant différents degrés de parenté. Les mâles émettent plus de cris lorsqu'ils rencontrent des cousins. De plus, ils émettent plus de cris en présence de mâles non-apparentés puis en présence de leurs frères de couvées différentes (c'est-à-dire d'un âge différent). Ces résultats indiqueraient que se sont les mâles cousins qui sont le moins en compétition.

Suite à ces premiers résultats, dans le second chapitre nous avons voulu voir si les chants des mâles pouvaient être utilisés comme indice de la

parentèle. Pour répondre à cette question, nous avons dans un premier temps analysé et comparé le répertoire de syllabes ainsi que la syntaxe des chants des mâles de canari domestique en fonction de la parentèle et de l'âge (durée de l'expérience sociale précoce). Nous avons observé que les individus apparentés ont un répertoire de syllabes plus similaire que les individus non-apparentés. Nous avons aussi mis en évidence que les individus de même âge, c'est-à-dire très familiers, ont plus de syllabes communes que les mâles qui ont un âge différent et qui sont considérés comme étant moins familiers. L'analyse de la syntaxe des chants a révélé que les frères qui ont le même âge sont ceux qui ont la syntaxe de chant la plus proche. Ces résultats suggèrent que les mâles apprennent les chants des individus apparentés et d'individus avec lesquels ils ont le plus interagi pendant les premiers mois de leur vie.

Dans un deuxième temps, nous avons testé la capacité des mâles et des femelles de canari domestique à discriminer les chants de mâles ayant différents degrés de parenté. Pour les femelles, nous avons regardé également l'effet de l'âge des individus. Nous avons constaté que les mâles émettent plus de cris aux chants des cousins qu'à ceux des frères d'âge différent et qu'à ceux des mâles non-apparentés. Nous pouvons ainsi dire que les mâles sont capables de discriminer les chants des cousins par rapport aux chants de frères d'âge différent et aux chants de mâles non-apparentés. En revanche, ils ne discriminent pas les chants de frères d'âge différent de ceux de mâles non-apparentés. Nous ne pouvons donc pas conclure à une discrimination de toutes les catégories de parentèle via les chants. En effet, les mâles ne répondent pas différemment aux chants des mâles des trois degrés de parenté testés. Ensuite, nous avons observé que les femelles font plus de postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) aux chants de leurs frères qu'aux chants de mâles non-apparentés et aux chants de leurs cousins. De plus, elles font plus de PSA aux chants de mâles d'un âge différent (c'est-à-dire moins familiers) par rapport aux chants de mâles de même âge qu'elles (c'est-à-dire très familiers). Les femelles émettent plus de cris aux chants de mâles non-apparentés qu'aux chants de leurs frères et ce quelque soit leur âge. Il n'y a pas de différence significative dans le nombre de cris émis entre les chants des cousins et les chants des frères, ni entre les chants des cousins et les chants de mâles non-apparentés. Donc les femelles sont capables de discriminer les chants de leurs frères de

ceux des non-apparentés mais elles ne discriminent pas les chants de leurs frères de ceux de leurs cousins, ni les chants des mâles non-apparentés de ceux de leurs cousins. De nouveau, chez les femelles, nous ne pouvons pas conclure à une discrimination de toutes les catégories de parentèle à l'écoute de chants de mâles.

Enfin, dans le dernier chapitre, nous avons voulu voir si les cris de contact pouvaient servir d'indices de la parentèle. En effet, les couples de canaris se forment naturellement avant la saison de reproduction alors que les mâles n'émettent pas ou peu de chants. Nous avons pour cela en premier lieu analysé la structure acoustique des cris de contact et regardé s'il existait des différences entre les sexes. Nous avons trouvé que les cris de contact des mâles et des femelles avaient certaines caractéristiques acoustiques différentes, ce qui permettait de discriminer les cris des deux sexes.

## **La discrimination de parentèle chez le canari domestique**

Les résultats du premier chapitre indiquent que les mâles de canari domestique sont capables de discriminer des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté, lors de rencontres directes entre les individus. Les résultats révèlent aussi que les femelles de canari domestique sont capables de discriminer des mâles ayant avec elles différents degrés de parenté. Les résultats concernant les copulations des mâles et des femelles montrent qu'il n'y a pas d'influence de la parentèle sur le choix de partenaire. En revanche, nous avons observé une influence de la parenté sur les préférences sexuelles des mâles (tentatives de copulations et temps passé à chanter). Pour les préférences sexuelles des femelles (PSA), le degré de parenté de leur partenaire semble être un facteur moins important que l'expérience sociale précoce. Cette discrimination de parentèle est ainsi utilisée par les canaris domestiques mâles pour leurs préférences sexuelles. Nous avons constaté des préférences sexuelles envers les cousines. Ce résultat avait déjà été obtenu chez les cailles japonaises ainsi que chez les diamants mandarins (Bateson

1983; Burley et al. 1990). Ce choix correspond à un choix de type Batesonien d'optimal outbreeding'. C'est-à-dire que les mâles préfèrent des partenaires sexuelles ni trop proches ni trop éloignées génétiquement par rapport à leur propre génome.

D'après l'étude de Voigt et al. (2003), la variabilité génétique d'une population de canaris sauvages vivant sur une île de l'archipel de Madère est comparable à celle d'autres espèces d'oiseaux vivant sur les terres. Ces résultats suggèrent que bien que cette population de canari sauvage soit peu migratrice, il n'y a pas beaucoup d'accouplements entre individus trop apparentés ni trop différents génétiquement. Ainsi, la souche sauvage de canaris présente probablement cette capacité de discrimination de parentèle. Il serait intéressant de regarder si tel est le cas, car cela pourrait expliquer en partie les résultats de Voigt et al. (2003) concernant la variabilité génétique de cette population. Chez le canari sauvage, les couples sont monogames socialement et génétiquement (Voigt & Leitner 1998). Les mâles participent au nourrissage des jeunes. Les mâles s'investissent donc dans la reproduction. Cependant, aucune étude n'a montré chez cette espèce que les mâles choisissent leurs partenaires sexuelles en fonction de leur qualité génétique ou de leur compatibilité génétique. Il serait ainsi intéressant de tester la capacité de discrimination de parentèle des mâles et des femelles de canari sauvage.

En effet, la discrimination de parentèle pourrait être utile pour les mâles sauvages. Elle pourrait leur permettre de reconnaître leurs apparentés afin d'établir un territoire près d'eux et d'avoir moins de comportements agonistiques avec leurs voisins. Dans notre expérience, nous avons trouvé que les mâles de canari domestique émettent plus de cris lorsqu'ils sont en présence de leur cousin qu'en présence d'un mâle non-apparenté ou d'un frère de couvée différente (c'est-à-dire d'un âge différent). Ils émettent également plus de cris lorsqu'ils rencontrent un mâle non-apparenté qu'un frère de couvée différente. Chez le canari domestique, plusieurs études ont montré que les mâles émettent plus de cris envers des mâles qui sont le moins en compétition avec eux (Amy & Leboucher In press; Parisot et al. 2002). Ainsi, il semblerait

que lors de nos expériences les mâles soient moins en compétition avec leur cousin puis avec un mâle non-apparenté puis un frère de couvée différente. Ces résultats sont étonnants au vu de ceux obtenus lors des rencontres directes entre les mâles et les femelles. En effet, nous avons constaté que les cousins correspondaient au degré de parenté qui faisait le plus de tentatives de copulations. Ensuite, il y avait les frères de couvées différentes et les mâles non-apparentés. Lors de ce comportement, le mâle essaie de copuler avec la femelle mais celle-ci refuse. Ainsi, d'après ce dernier résultat on aurait pu supposer que les cousins étaient ceux qui étaient le plus en compétition pour fertiliser les femelles. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer les résultats obtenus lors des rencontres entre les mâles.

Premièrement, il se pourrait que les réponses de nos mâles (nombre de cris) aient une signification différente par rapport aux précédentes études qui ont été réalisées lors d'interactions entre les mâles de canari domestique. En général, dans la plupart des autres espèces d'oiseaux, les individus répondent généralement plus aux mâles avec qui ils sont le plus en compétition (Beecher & Brenowitz 2005). Dans notre expérience, nos mâles auraient pu répondre davantage aux cousins puis aux mâles non-apparentés puis aux frères de couvée différente car les premiers représentaient un plus grand « danger » pour la fertilisation des femelles.

Deuxièmement, dans cette expérience nous n'avons pas pu prendre en compte l'effet de l'âge des individus. Pour la catégorie des frères, seuls des mâles d'un âge différent se sont rencontrés. En revanche, pour les catégories des cousins et des mâles non-apparentés, autant de mâles de même âge et d'âge différent se sont rencontrés. Nous n'avons pas pu réaliser de tests statistiques sur ces données où les effectifs étaient trop petits. Si nous nous appuyons sur les résultats des études précédentes réalisées sur les mâles de canari domestique, dans lesquels les mâles émettent plus de cris aux mâles avec lesquels ils sont le moins en compétition. Il se pourrait que pour les cousins et les mâles non-apparentés, les réponses des mâles soient plus fortes envers des mâles de même âge que d'un âge différent. Comme pour la catégorie des frères il n'y avait aucun individu de même âge, il se pourrait que les réponses des individus soient plus nombreuses envers les cousins et les non-apparentés du fait de la présence d'individus de même âge contrairement aux frères. Le fait de

répondre plus à des individus de même âge correspondrait à un comportement affiliatif, ce qui irait dans le sens des précédentes études réalisées sur les mâles de canari domestique. Des études ont montré que les mâles apparentés ou familiers étaient moins agressifs entre eux que des mâles non-apparentés et non-familiers (Ensminger & Meikle 2005; Beecher & Brenowitz 2005). Il se pourrait que ce soit le cas pour nos canaris domestiques.

Enfin, une dernière hypothèse serait que les réponses obtenues des mâles ne soient pas en relation avec leur degré de compétitivité avec les autres. En effet, notre situation expérimentale ne mettait pas les mâles dans une situation de compétition pour un accès à une femelle ou à de la nourriture attractive. De plus, nos individus étant tous familiers les uns aux autres, il est possible qu'ils soient moins en compétition que des individus non-familiers. Cependant, pour clarifier les résultats, il faudrait recommencer cette expérience en augmentant les effectifs pour pouvoir prendre en compte la différence d'âge des individus pour tous les degrés de parenté testés et faire varier la familiarité en testant également des individus totalement non-familiers.

### **La simultanéité des effets de l'expérience sociale précoce et de la parentèle chez le canari domestique**

Dans ce travail, nous avons testé l'influence simultanée de la parentèle et de l'expérience sociale précoce sur le choix de partenaire et les préférences sexuelles des mâles et des femelles de canari domestique. Ceci a été observé lors des rencontres directes entre les mâles et les femelles et lors des diffusions de chants de mâles apparentés ou non à des femelles. Dans la première expérience, nous avons trouvé que le choix de partenaire des mâles et des femelles était influencé par l'expérience sociale précoce qu'ils avaient eue avec les membres du sexe opposé. Les mâles et les femelles préfèrent se reproduire avec des partenaires avec qui ils ont eu une expérience sociale précoce réduite (c'est-à-dire des partenaires qui ont un âge différent). Les préférences sexuelles des mâles sont influencées par le degré de parenté et l'âge des femelles. Ils montrent des préférences pour des cousines et pour des femelles

d'un âge différent. Pour les préférences sexuelles des femelles, seule l'expérience sociale précoce a une influence. Les femelles préfèrent les mâles qui ont un âge différent du leur, c'est-à-dire des mâles avec qui elles ont une expérience sociale précoce réduite. Les résultats sont identiques lors des expériences de diffusions de chants. Les femelles font plus de postures de sollicitation à l'accouplement aux chants de mâles d'un âge différent du leur par rapport aux chants de mâles de même âge.

Tous ces résultats montrent que les mâles et les femelles de canari domestique tendent à éviter de se reproduire avec un partenaire trop proche génétiquement et trop familier. Il semblerait y avoir un évitement de l'endogamie chez cette espèce.

D'autres études qui avaient aussi testé l'influence simultanée de la parentèle et de l'expérience sociale précoce sur le choix de partenaire avaient obtenu des résultats variés. Burley et al. (1990) ont montré que les préférences sexuelles des mâles et des femelles de diamants mandarins sont dépendantes de la parentèle mais pas de l'expérience sociale précoce. L'étude de Hayashi & Kimura (1983) a révélé que les préférences sexuelles des femelles de souris domestique ne sont influencées ni par le degré de parenté des mâles ni par l'expérience sociale précoce que les femelles ont eu avec eux. En revanche, les préférences sexuelles des mâles sont dépendantes à la fois du degré de parenté des femelles mais aussi de l'expérience sociale précoce que les mâles ont eu avec elles.

Dans notre travail, seule l'expérience sociale précoce a une influence négative sur les préférences sexuelles des femelles tandis que pour les mâles, le degré de parenté et l'expérience sociale précoce influencent leurs préférences sexuelles. Ces résultats peuvent indiquer que les femelles prennent surtout en compte la familiarité (l'âge) de leur partenaire pour les choisir. Dans ce travail, une longue expérience sociale précoce entre des individus inhibe leurs chances de s'accoupler et de se préférer comme partenaire sexuel. Des résultats similaires ont été observés chez les humains et les campagnols (Gavish et al. 1984; Lieberman 2007). Ces deux études s'intéressaient à la familiarité entre les frères et les sœurs qui avaient été ou non élevés ensemble. Dans notre travail, les canaris domestiques prennent en compte la durée de l'expérience

sociale précoce qu'ils ont eu avec chaque individu, quelque soit leur degré de parenté, et préfèrent ceux avec qui ils ont eu la moins longue expérience pour leur choix de partenaire. Nous avons trouvé un résultat encore différent des précédentes études de Burley et al. (1990) et de Hayashi & Kimura (1983) qui avaient testé simultanément la parentèle et l'expérience précoce. Cela signifie, que l'influence de ces deux facteurs peut dépendre à la fois de l'espèce étudiée, du sexe des individus testés et de leur histoire de vie.

### **Modalités sensorielles de la discrimination de parentèle chez le canari domestique**

Nous avons déterminé dans ce travail que les mâles et les femelles de canari domestique sont capables de discriminer les apparentés des non-apparentés lorsqu'ils se rencontrent. Cette espèce fait parti des Oscines, c'est-à-dire des oiseaux chanteurs. La communication acoustique par le chant est très importante dans cette espèce (Kreutzer et al. 1999; Amy & Leboucher In press). Nous avons ainsi testé tout d'abord si les chants pouvaient être un indicateur de la parentèle des mâles. Nous avons observé que le répertoire de chant des mâles était plus similaire entre les mâles apparentés que non-apparentés et entre les mâles qui ont le même âge (c'est-à-dire très familiers) par rapport aux mâles qui n'ont pas le même âge (c'est-à-dire moins familiers). Ces résultats ont été obtenus pour des mâles âgés de quatre ans. Cela suggère que les chants des mâles contiennent des informations relatives à la parentèle des mâles, bien qu'ils aient pu modifier leur répertoire au cours de leurs premières années de vie. Suite à ces résultats, nous avons testé la capacité des mâles et des femelles à discriminer des chants de mâles apparentés ou non. Nous avons trouvé que les mâles discriminent les chants des cousins de ceux des frères de couvée différente (d'un âge différent) et de ceux des mâles non-apparentés. Les femelles sont capables de discriminer les chants des frères des chants des mâles non-apparentés, et ce quelque soit leur âge. Nous ne pouvons pas conclure à une discrimination de toutes les catégories de parentèle par les chants pour les deux sexes. En effet, les mâles

et les femelles ne répondent pas différemment aux chants des mâles des trois degrés de parenté.

Lors des rencontres directes entre mâles observées dans le premier chapitre, les mâles émettent plus de cris en présence des cousins. A l'écoute des chants, les mâles émettent aussi plus de cris aux chants des cousins. Ces résultats vont ainsi dans le même sens. Lors des rencontres directes entre mâles et femelles, nous avons observé pour les femelles des préférences sexuelles pour les mâles d'un âge différent du leur. Elles font également plus de postures de sollicitation à l'accouplement aux chants de mâles d'un âge différent pour les frères et les mâles non-apparentés. Ces deux derniers résultats vont aussi dans le même sens. Ainsi, il semblerait que les chants des mâles soient un bon indice pour discriminer les apparentés des non-apparentés. Cependant, nous observons des réponses moins discriminatives dans les expériences de diffusion de chants que lorsque les individus se rencontrent directement. Il est possible que les canaris domestiques utilisent d'autres modalités sensorielles pour la discrimination de parentèle. Tang Halpin (1991) et Palestis & Burger (1999) suggèrent que l'utilisation de plusieurs modalités sensorielles améliore la discrimination de parentèle.

Nous avons voulu analyser si les cris de contact pouvaient aussi être utilisés. L'analyse de ces cris s'étant avérée riche et complexe, ces résultats feront l'objet d'une étude ultérieure. Il est possible que les cris de contact soient utilisés car ce sont les types de cris les plus souvent émis par les mâles et les femelles. De plus, différentes études ont déjà montré que plusieurs espèces d'oiseaux utilisent les cris pour discriminer les apparentés des non-apparentés (Hatchwell et al. 2001; Sharp et al. 2005; Price 1999).

Les indices visuels peuvent aussi être de bons indices pour la discrimination de parentèle. Dans les expériences de rencontres directes entre les mâles et les femelles et entre les mâles, nous avons décidé d'apparier des individus de couleur similaire afin de ne pas introduire de biais dû à cette caractéristique. En effet, Heindl & Winkler (2003) ont montré que les couleurs des mâles influencent les préférences des femelles. Nous n'avons ainsi pas pu

tester si la couleur des individus pouvait être un indice utilisé par les canaris domestiques pour la discrimination de parentèle. Dans le même ordre d'idée, Amy et al. (2008) ont trouvé que les femelles de canari domestique préfèrent les mâles ayant la plus grande longueur de tarse. Ceci indique que les indices phénotypiques influencent les préférences sexuelles des femelles de canari domestique. Burley & Bartels (1990) ont trouvé que les frères de diamant mandarin avaient des traits phénotypiques similaires. Dans notre travail, il aurait été intéressant de mesurer différentes parties de corps telles que les tarses, la longueur des ailes, le poids, la taille du bec pour voir si les frères et les sœurs de canari domestique avaient des traits phénotypiques plus similaires que les cousins et les non-apparentés.

Nos canaris ont toujours vécu dans la même pièce et donc ont tout le temps été en contact acoustique et parfois visuel. Tout ce temps passé ensemble permet aux mâles et aux femelles d'apprendre et de retenir les chants, les cris, les traits morphologiques des individus avec lesquels ils vivent. Cet apprentissage peut leur permettre d'utiliser ces traits pour choisir ultérieurement leur partenaire sexuel.

## **Les mécanismes de discrimination de parentèle chez le canari domestique**

Dans ce travail nous avons testé la capacité des canaris domestiques à discriminer des individus ayant différents degrés de parenté mais avec lesquels ils ont quasiment toujours vécu. Nous avons testé la familiarité des individus en fonction de leur âge, mais nos individus ayant vécu ensemble pendant quasiment toute leur vie, ils sont considérés comme étant tous « familiers les uns avec les autres » car ils ont été en contact visuel et acoustique presque permanent. Puisque nous avons travaillé avec des individus tous « familiers les uns avec les autres », nous pouvons dire que nous avons mis en évidence que les canaris domestiques discriminent leurs apparentés par un mécanisme de « familiarisation directe » selon la terminologie de Tang-Martinez (2001). Il

faudrait poursuivre ces expériences en utilisant cette fois-ci des individus ayant les mêmes degrés de parenté que nous avons utilisé dans cette étude, mais étant totalement « non-familiers » pour voir si les canaris domestiques sont capables de discriminer les apparentés par de la « familiarisation indirecte », c'est-à-dire par une « vraie » discrimination de parentèle selon la terminologie de Tang-Martinez (2001).

## **Les limites de l'étude**

Nous avons étudié une espèce domestiquée et élevée en laboratoire. Les résultats obtenus dans cette thèse peuvent être influencés par ces deux paramètres : espèce domestiquée et travail en laboratoire. La domestication entraîne la sélection d'un trait (morphologique, acoustique, physiologique...). Pour augmenter la fréquence d'apparition d'un trait dans une population, les éleveurs font se reproduire des frères et des sœurs ensemble. Nous n'avons pas obtenu de préférences sexuelles ni de choix de partenaire envers les frères et les sœurs. Ainsi, la domestication ne semble pas avoir influencé les préférences sexuelles des canaris domestiques. De plus, il semblerait que les canaris domestiques ne soient pas très différents de la souche sauvage. En effet, ces deux souches sont génétiquement proches (Arnaiz-Villena et al. 1999). De plus, bien que certaines structures acoustiques des chants aient divergé entre les chants des canaris sauvages et ceux des canaris domestiques, la structure globale n'a pas été modifiée (Güttinger 1985). D'après l'étude de Voigt et al. (2003), on peut supposer que les canaris sauvages prennent en compte la compatibilité génétique de leur partenaire de reproduction. Cependant, il serait intéressant de vérifier cette hypothèse. Nos résultats obtenus chez les canaris domestiques seraient en accord avec ceux des canaris sauvages si cette hypothèse était vérifiée.

Deuxièmement, en travaillant en milieu contrôlé dans un laboratoire nous avons réalisé des rencontres dyadiques alors qu'en milieu naturel, tous les individus se retrouvent ensemble. Cependant, le fait d'avoir travaillé en

laboratoire nous a permis de pouvoir connaître les liens de parenté des individus sans avoir recours à des méthodes invasives telles que des prises de sang chez les parents et les jeunes au nid. De plus, nous avons pu contrôler et consigner la familiarité des individus. Cela aurait été plus difficile en milieu naturel car nous ne sommes pas toujours présents sur le site d'étude et donc nous pouvons manquer certaines interactions. Les observations en milieu naturel de cette espèce sont très dures à réaliser en raison d'une végétation peu dense qui ne permet pas une observation rapprochée. Néanmoins, il serait intéressant de voir ce qui se passe lorsque nous mettons les individus en volière, reproduisant ainsi des conditions plus naturelles. Nous avons envisagé de le faire, mais avec le nombre limité d'individus dont nous disposions, nous introduisons toujours un biais envers un certain degré de parenté. Par exemple, une femelle pouvait avoir le choix entre trois frères, deux cousins et huit mâles non-apparentés.

Une étude a été réalisée dans notre laboratoire par Parisot (2004), au cours de laquelle plusieurs couples mis en volière ont été observés ainsi que la formation des couples en fonction du statut hiérarchique des mâles et des femelles. L'étude a montré que les couples étaient principalement formés d'individus ayant le même statut hiérarchique. Quelques copulations extra-couples ont été observées principalement avec des femelles qui avaient comme partenaire social un mâle subordonné et qui s'appariaient avec un mâle dominant. Cela avait pour conséquences d'obtenir des jeunes extra-couples d'un autre partenaire sexuel que le mâle subordonné. Les femelles, quel qu'ait été leur statut hiérarchique : dominantes ou subordonnées dominaient en général les mâles quelque soit également leur statut hiérarchique.

## **Perspectives**

Ce travail est le premier à avoir étudié la capacité de discrimination de parentèle chez les canaris domestiques. Nous avons mis en évidence, lors de rencontres directes, que les canaris domestiques mâles sont capables de discriminer des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté et que

les femelles sont capables de discriminer des mâles ayant différents degrés de parenté. Nous avons aussi observé que l'expérience sociale précoce entre les individus pouvait influencer les préférences sexuelles et le choix de partenaire des mâles et des femelles. Nous avons également montré que les chants des mâles étaient utilisés comme indice de discrimination de parentèle. Cependant, ce travail a soulevé certaines interrogations. Afin de clarifier les résultats concernant les choix de partenaire et les préférences sexuelles en fonction de la parentèle et de l'expérience sociale précoce, il serait intéressant de refaire des tests utilisant le même protocole expérimental mais en ne faisant varier qu'un seul facteur à la fois. Pour ne tester que la parenté, il faudrait présenter à des sujets des individus non-familiers de différents degrés de parenté. Pour ne tester que l'expérience sociale précoce, il faudrait présenter à des sujets des individus familiers et non familiers pour chaque degré de parenté.

Nous avons testé la capacité des mâles à discriminer des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté et la capacité des femelles à discriminer des mâles de différents degrés de parenté. En revanche, nous ne nous sommes pas intéressés à la capacité des femelles à discriminer des femelles ayant différents degrés de parenté. Les interactions entre les femelles pourraient être différentes en fonction de leur parenté. Par exemple, chez les souris domestiques, Dobson et al. (2000) ont montré que les femelles préfèrent se regrouper dans des nids communaux avec des femelles apparentées car cela augmente notamment le taux de reproduction des femelles et la survie des jeunes.

Ensuite, tous nos individus ayant été placés dans la même pièce pendant des années, ils étaient considérés comme étant tous « familiers les uns avec les autres ». De futures expériences devraient utiliser des individus non-familiers mais ayant les mêmes degrés de parenté que ceux que nous avons utilisé pour voir si les canaris domestiques sont capables de discriminer les apparentés des non-apparentés par un mécanisme de « familiarisation indirecte ». Ces résultats permettraient de voir si les canaris domestiques sont capables d'une « vraie » discrimination de parentèle ou s'ils ont besoin d'avoir rencontré au préalable les individus afin de pouvoir les discriminer comme étant apparentés ou non.

D'autres modalités sensorielles devraient aussi être testées. Nous avons trouvé que les cris de contact des mâles et des femelles étaient acoustiquement différents, nous espérons observer également une différence de la structure acoustique des cris en fonction de la parentèle et de l'expérience sociale précoce des individus. Ensuite, il faudrait tester la capacité des mâles à discriminer des cris de contact de mâles et de femelles et vice versa. Si des différences ou des similitudes dans les cris de contact sont identifiées entre les membres de différents degrés de parenté, il faudrait réaliser des tests comportementaux afin de voir si les femelles sont capables de discriminer les cris de contact des mâles et des femelles ayant différents degrés de parenté et d'autres âges et le même travail avec les mâles. Ces tests pourraient être réalisés en période de jours longs imitant la période de reproduction mais également en période de jours courts car les couples de canari sauvage se forment avant la période de reproduction.

Nous avons mis en évidence certaines différences acoustiques dans les cris des mâles et des femelles. Par d'autres expériences de diffusion de cris de contact, il faudrait faire varier différents paramètres acoustiques pour voir si les oiseaux discriminent les différents cris à partir des mêmes paramètres acoustiques que nous avons sélectionné.

Il serait intéressant de tester d'autres types de modalités sensorielles comme la vision en prenant en compte la couleur du plumage ou de différentes parties du corps (bec, œil, pattes) et en incluant la vision dans les ultra-violets (UV) ainsi que la taille de différentes parties du corps. Il pourrait aussi être intéressant de regarder l'utilisation de l'olfaction chez cette espèce car cette modalité sensorielle d'abord négligée chez les oiseaux commence de nos jours à apporter certaines réponses dans l'étude du comportement chez les oiseaux. Par exemple, Bonadonna et al. (2007) montrent que les prions de la désolation sont capables de retrouver leur nid grâce à l'odeur de leur partenaire.

## **Conclusion**

Nous avons pu mettre en évidence que la parentèle influence les interactions sociales chez le canari domestique. En effet, elle intervient dans le choix de partenaire mais aussi dans les interactions entre mâles. Elle permet aux individus de choisir des partenaires génétiquement compatibles diminuant ainsi les coûts liés à l'inbreeding et à l'outbreeding. Elle permet aussi de moduler les interactions entre mâles. L'expérience sociale précoce influence le choix de partenaire et les préférences sexuelles. Les individus utilisent aussi ce type d'informations pour éviter de se reproduire avec des partenaires génétiquement trop proches. Nous avons également montré que les chants pouvaient être utilisés pour la discrimination de parentèle par les mâles et les femelles. Nous avons ainsi obtenu des résultats dignes d'intérêt et il ressort de ce travail que les canaris domestiques sont capables de discrimination de parentèle et que celle-ci influence les interactions sociales entre les individus.

## Bibliographie

- Amy, M. 2007.** Utiliser les informations fournies par les interactions entre des congénères pour ajuster son comportement: études chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*). Thèse, pp. 204. Nanterre: Université Paris 10.
- Amy, M. & Leboucher, G.** In press. Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. *Ethology*,
- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. & Leboucher, G.** 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Animal Behaviour*, **76**,971-982.
- Appeltants, D., Gentner, T. Q., Hulse, S. H., Balthazart, J. & Ball, G. F.** 2005. The effect of auditory distractors on song discrimination in male canaries (*Serinus canaria*). *Behavioural Processes*, **69**,331-341.
- Arnaiz-Villena, A., Alvarez-Tejado, M., Ruiz-del-Valle, V., Garcia-de-la-Torre, C., Varela, P., Recio, M. J., Ferre, S. & Martinez-Laso, J.** 1999. Rapid radiation of canaries (Genus *Serinus*). *Molecular Biology and Evolution*, **16**,2-11.
- Aubin, T., Mathevon, N., Staszewski, V. & Boulinier, T.** 2007. Acoustic communication in the Kittiwake *Rissa tridactyla*: potential cues for sexual and individual signatures in long calls. *Polar Biology*, **30**,1027-1033.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E. & Weckworth, B., V.** 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution*, **56**,412-419.
- Barnard, C. J. & Aldhous, P.** 1991. Kinship, kin discrimination and mate choice. In: Kin recognition (Ed. by Hepper, P. G.), pp125-147, Cambridge: Cambridge University Press
- Bates, D.** 2005. Fitting linear mixed models in R. *R News*, **5**,27-30.
- Bates, D. M. & DebRoy, S.** 2004. Linear mixed models and penalized least squares. *Journal of Multivariate Analysis*, **91**,1-17.
- Bateson, P.** 1983. Optimal outbreeding. In: Mate Choice (Ed. by Bateson, P.), pp257-277, Cambridge University Press
- Beecher, M. D. & Brenowitz, E. A.** 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**,143-149.

- Beecher, M. D., Campbell, S. E. & Stoddard, P. K.** 1994. Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**,1450-1454.
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., Campbell, E. S. & Horning, C. L.** 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour*, **51**,917-923.
- Béguin, N.** 1998. Activités reproductrices chez la femelle canari domestique (*Serinus canaria*): Importance du partenaire sexuel et influences hormonales. Thèse, pp. 295: Université Paris XIII.
- Béguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. & Kreutzer, M.** 2006. Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta ethologica*, **V9**,65-70.
- Bevc, I. & Silverman, I.** 2000. Early separation and sibling incest: A test of the revised Westermarck theory. *Evolution and Human Behavior*, **21**,151-161.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T.** 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, **3**,262-273.
- Bolhuis, J. J., Van Mil, D. P. & Houx, B. B.** 1999. Song learning with audiovisual compound stimuli in zebra finches. *Animal Behaviour*, **58**,1285-1292.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P. & Bessiere, J.-M.** 2007. Individual odor recognition in birds: An endogenous olfactory signature on Petrels' feathers. *Journal of Chemical Ecology*, **33**,1819-1829.
- Boncoraglio, G. & Saino, N.** 2008. Barn swallow chicks beg more loudly when broodmates are unrelated. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**,256-262.
- Bourgeois, K., Curé, C., Legrand, J., Gómez-Díaz, E., Vidal, E., Aubin, T. & Mathevon, N.** 2007. Morphological versus acoustic analysis: what is the most efficient method for sexing yelkouan shearwaters *Puffinus yelkouan*? *Journal of Ornithology*, **148**,261-269.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F.** 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of Experimental Biology*, **211**,317-326.
- Brittan-Powell, E. F., Dooling, R. J. & Farabaugh, S. M.** 1997. Vocal Development in Budgerigars (*Melopsittacus Undulatus*): Contact Calls. *Journal of Comparative Psychology*, **111**,226-241.
- Burger, J., Gochfeld, M. & Boarman, W. I.** 1988. Experimental evidence for sibling recognition in common terns (*Sterna hirundo*). *The Auk*, **105**,142-148.

- Burley, N. & Bartels, P. J.** 1990. Phenotypic similarities of sibling zebra finches. *Animal Behaviour*, **39**,174-180.
- Burley, N., Minor, C. & Strachan, C.** 1990. Social preference of zebra finches for siblings, cousins and non-kin. *Animal Behaviour*, **39**,775-784.
- Busquet, N. & Baudoin, C.** 2005. Odour similarities as a basis for discriminating degrees of kinship in rodents: evidence from *Mus spicilegus*. *Animal Behaviour*, **70**,997-1002.
- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P.** 2001. Mother's voice recognition by seal pups. *Nature*, **412**,873.
- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P.** 2003. Fur seal mothers memorize subsequent versions of developing pups' calls: adaptation to long-term recognition or evolutionary by-product? *Biological Journal of Linnean Society*, **80**,305-312.
- Cheetham, S. A., Thom, M. D., Beynon, R. J. & Hurst, J. L.** 2008. The Effect of Familiarity on Mate Choice. In:Chemical Signals in Vertebrates 11 (Ed. by Hurst, J. L., Beynon, R. J., Roberts, S. C. & Wyatt, T. D.), pp271-280, Springer New York
- Cohen, L. B. & Dearborn, D. C.** 2004. Great frigatebirds, *Fregata minor*, choose mates that are genetically similar. *Animal Behaviour*, **68**,1229-1236.
- Cynx, J. & Nottebohm, F.** 1992. Role of Gender, Season, and Familiarity in Discrimination of Conspecific Song by Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **89**,1368-1371.
- Daniels, S. J. & Walters, J. R.** 2000. Inbreeding depression and its effects on natal dispersal in red-cockaded woodpeckers. *The Condor*, **102**,482-491.
- Del Negro, C. & Edeline, J.-M.** 2001. Differences in auditory and physiological properties of HVC neurons between reproductively active male and female canaries (*Serinus canaria*). *European Journal of Neuroscience*, **14**,1377-1389.
- Del Negro, C., Lehongre, K. & Edeline, J.-M.** 2005. Selectivity of Canary HVC Neurons for the Bird's Own Song: Modulation by Photoperiodic Conditions. *Journal of Neurosciences*, **25**,4952-4963.
- Dewsbury, D. A.** 1988. Kin discrimination and reproductive behavior in muroid rodents. *Behavior Genetics*, **18**,525-536.
- Dobson, F. S., Jacquot, C. & Baudoin, C.** 2000. An experimental test of kin association in the house mouse. *Canadian Journal of Zoology*, **78**,1806-1812.

- Dooling, R. J. & Brown, S. D.** 1992. Auditory perception of conspecific and heterospecific vocalizations in birds: evidence for special processes. *Journal of Comparative Psychology*, **106**,20-28.
- Draganoiu, T., I., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**,2525-2531.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M.** 2006. In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Animal Behaviour*, **71**,1039-1046.
- Edly-Wright, C., Schwagmeyer, P. L., Parker, P. G. & Mock, D. W.** 2007. Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Animal Behaviour*, **73**,367-378.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R. F.** 1992. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, **44**,1131-1143.
- Ensminger, A. L. & Meikle, D. B.** 2005. Effects of male kinship and agonistic behaviour on reproduction and odour preferences of female house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour*, **69**,1147-1155.
- Farabaugh, S. M., Linzenbold, A. & Dooling, R. J.** 1994. Vocal plasticity in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): Evidence for social factors in the learning of contact calls. *Journal of Comparative Psychology*, **108**,81-92.
- Fessler, D., M. T. & Navarrete, C. D.** 2004. Third-party attitudes toward sibling incest: Evidence for Westermarck's hypotheses. **25**,277-294.
- Fisher, H. S., Swaisgood, R. R. & Fitch-Snyder, H.** 2003. Countermarking by male pygmy lorises (*Nycticebus pygmaeus*): do females use odor cues to select mates with high competitive ability? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**,123-130.
- Fisher, J.** 1954. Evolution and Bird Sociality. In: Evolution as a process (Ed. by Huxley, J., Hardy, A. C. & Ford, E. B.), pp71-83, London: Allen & Unwin
- Furnham, A.** 2009. Sex differences in mate selection preferences. *Personality and Individual Differences*, **47**,262-267.
- Gavish, L., Hofmann, J. E. & Getz, L. L.** 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, **32**,362-366.

- Gerlach, G. & Lysiak, N.** 2006. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching. *Animal Behaviour*, **71**,1371-1377.
- Grant, B. R. & Grant, P. R.** 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's Finches. *Evolution*, **50**,2471-2487.
- Grießmann, B. & Naguib, M.** 2002. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implications for Communication. *Ethology*, **108**,377-387.
- Güttinger, H. R.** 1979. The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organisation in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **49**,285-303.
- Güttinger, H. R.** 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**,254-278.
- Hallé, F., Garh, M. & Kreutzer, M.** 2003. Effects of unilateral lesions of HVC on song patterns of male domesticated canaries. *Journal of Neurobiology*, **56**,303-314.
- Hamilton, W. D.** 1964a. The Genetical Evolution of Social Behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, **7**,1-16.
- Hamilton, W. D.** 1964b. The Genetical Evolution of Social Behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**,17-52.
- Hatchwell, B. J., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A.** 2001. Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**,885-890.
- Hausberger, M., Richard-Yris, M.-A., Henry, L., Lepage, L. & Schmidt, I.** 1995. Song sharing reflects the social organization in a captive group of European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, **109**,222-241.
- Hayashi, S. & Kimura, T.** 1983. Degree of kinship as a factor regulating preferences among conspecifics in mice. *Animal Behaviour*, **31**,81-85.
- Heindl, M. & Winkler, H.** 2003. Female Canaries (*Serinus canaria*) Associate more with Males that Contrast Strongly against the Background. *Ethology*, **109**,259-271.
- Hepper, P. & Cleland, J.** 1999. Developmental aspects of kin recognition. *Genetica*, **104**,199-205.

- Hile, A. G., Plummer, T. K. & Striedter, G. F.** 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, **59**,1209-1218.
- Hoese, W. J., Podos, J., Boetticher, N. C. & Nowicki, S.** 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *The Journal of Experimental Biology*, **203**,1845-1855.
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, P. T. & Lindell, J.** 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**,813-816.
- Hultsch, H. & Todt, D.** 1981. Repertoire sharing and song post distance in nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8**,183-188.
- Hultsch, H. & Todt, D.** 2004. Learning to sing. In: Nature's Music. The Science of Birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp80-107, Elsevier Academic Press
- Jaisson, P.** 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps. In: Kin recognition (Ed. by Hepper, P. G.), pp60-93, Cambridge University Press
- Jarvis, E. D.** 2004. Brains and birdsong. In: Nature's Music. The Science of Birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp513, Elsevier Academic Press
- Keane, B.** 1990. The effect of relatedness on reproductive success and mate choice in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. *Animal Behaviour*, **39**,264-273.
- Keenan, P. C. & Benkman, C. W.** 2009. Call Imitation and Call Modification in Red Crossbills. *The Condor*, **110**,93-101.
- Kempenaers, B., Adriaensen, F., Noordwijk, A. & Dhondt, A.** 1996. Genetic Similarity, Inbreeding and Hatching Failure in Blue Tits: Are Unhatched Eggs Infertile? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**,179-185.
- King, A. P. & West, M. J.** 1977. Species identification in the North American Cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science*, **195**,1002-1004.
- Klein, M.** 2009. La psychanalyse des enfants. Puf
- Knörnschild, M. & von Helversen, O.** 2008. Nonmutual vocal mother-pup recognition in the greater sac-winged bat. *Animal Behaviour*, **76**,1001-1009.
- Knörnschild, M., Von Helversen, O. & Mayer, F.** 2007. Twin siblings sound alike: isolation call variation in the noctule bat, *Nyctalus noctula*. *Animal Behaviour*, **74**,1055-1063.

- Kokko, H. & Lindstrom, J.** 1996. Kin Selection and the Evolution of Leks: Whose Success do Young Males Maximize? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**,919-923.
- Kokko, H. & Ots, I.** 2006. When not to avoid inbreeding. *Evolution*, **60**,467-475.
- Komdeur, J. & Hatchwell, B. J.** 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**,237-241.
- Komdeur, J., Richardson, D. & Burke, T.** 2004. Experimental evidence that kin discrimination in the Seychelles warbler is based on association and not on genetic relatedness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**,963-969.
- Kreutzer, M., Beme, I., Vallet, E. & Kiosseva, L.** 1999. Social stimulation modulates the use of the 'A' phrase in male canary songs. *Behaviour*, **136**,1325-1334.
- Kreutzer, M. L. & Vallet, E., M.** 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, **117**,106-116.
- Kroodsma, D.** 2004. The diversity and plasticity of birdsong. In: Nature's Music. The Science of Birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp513, Elsevier Academic Press
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S. & Liu, W.-c.** 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour*, **61**,1029-1033.
- Kruczek, M.** 2007. Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Physiology & Behavior*, **90**,483-489.
- Kruuk, L. E. B., Sheldon, B. C. & Merila, J.** 2002. Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**,1581-1589.
- Leclaire, S., Mulard, H., Wagner, R. H., Hatch, S. A. & Danchin, É.** 2009. Can Kittiwakes smell? Experimental evidence in a Larid species. *Ibis*, **151**,584-587.
- Lefevre, K., Montgomerie, R. & Gaston, A. J.** 1998. Parent-offspring recognition in thick-billed murres (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, **55**,925-938.
- Lehongre, K.** 2007. Propriétés auditives des neurones d'une structure spécialisée dans la production du chant chez le canari: codage des vocalisations de l'individu. Thèse, pp. 222. Paris: Université Pierre et Marie Curie.

- Lehongre, K., Aubin, T. & Del Negro, C.** 2009. Influence of social conditions in song sharing in the adult canary. *Animal Cognition*, in Press.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S. & Del Negro, C.** 2008. Individual Signature in Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. *Ethology*, **114**,425-435.
- Lehongre, K., Lenouvel, P., Draganoiu, T. & Del Negro, C.** 2006. Long-term effect of isolation rearing conditions on songs of an 'open-ended' song learner species, the canary. *Animal Behaviour*, **72**,1319-1327.
- Lengagne, T., Lauga, J. & Aubin, T.** 2001. Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. *The Journal of Experimental Biology*, **204**,663-672.
- Lenouvel, P.** 2007. Variations interindividuelles de caractéristiques acoustiques et visuelles, influence du contexte social: étude chez le canari domestique (*Serinus canaria*) un oiseau chanteur. Thèse, pp. 147: Université Paris X.
- Leonard, M. L., Horn, A. G., Brown, C. R. & Fernandez, N. J.** 1997. Parent-offspring recognition in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Animal Behaviour*, **54**,1107-1116.
- Lieberman, D.** 2007. Darwinian psychology: A modern-day Hercules. *Evolution and Human Behavior*, **28**,211-213.
- Lieberman, D.** 2009. Rethinking the Taiwanese minor marriage data: evidence the mind uses multiple kinship cues to regulate inbreeding avoidance. *Evolution and Human Behavior*, **30**,153-160.
- Lodé, T.** 2008. Kin recognition versus familiarity in a solitary mustelid, the European polecat *Mustela putorius*. *Comptes Rendus Biologies*, **331**,248-254.
- Marler, P.** 2004a. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**,31-44.
- Marler, P.** 2004b. Birds calls: a cornucopia for communication. In: Nature's Music. The Science of Birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp132-177, Elsevier Academic Press
- Marler, P. & Waser, M. S.** 1977. Role of auditory feedback in Canary song development. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**,8-16.
- Mays, J. H. L. & Hill, G. E.** 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**,554-559.

- McGregor, P. K.** 1989. Bird song and kin recognition: potential, constraints and evidence. *Ethology Ecology & Evolution*, **1**,123-127. **McGregor, P. K. & Krebs, J. R.** 1982. Mating and song sharing in the great tit. *Nature*, **297**,60-61.
- Miller, D. B.** 1979. Long-term recognition of father's song by female zebra finches. *Nature*, **280**,389.
- Mulligan, J. A. & Olsen, K. C.** 1969. Communication in canary courtship calls. In: Bird Vocalisations (Ed. by Hinde, R. A.), pp165-184, John Wiley & Sons: New York.
- Mundinger, P. C.** 1970. Vocal Imitation and Individual Recognition of Finch Calls. *Science*, **168**,480-482.
- Nagle, L. & Kreutzer, M.** 1997. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. *Behaviour*, **134**,89-104.
- Nagle, L., Kreutzer, M. & Vallet, E.** 2002. Adult Female Canaries Respond to Male Song by Calling. *Ethology*, **108**,463-472.
- Naguib, M.** 2005. Singing interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement. In: Animal Communication Networks (Ed. by McGregor, P. K.), pp300-319, Cambridge University Press
- Nakagawa, S. & Waas, J. R.** 2004. 'O sibling, where art thou?'- a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Reviews*, **79**,101-119.
- Nolan, P. M. & Hill, G. E.** 2004. Female choice for song characteristics in the house finch. *Animal Behaviour*, **67**,403-410.
- Nottebohm, F.** 1993. The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. *Netherlands Journal of Zoology*, **43**,193-234.
- Nottebohm, F. & Arnold, A. P.** 1976. Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science*, **194**,211-213.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E.** 1978. Relationship between song repertoire and age in the canary. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **46**,298-305.
- Nottebohm, F., Nottebohm, M. E. & Crane, L.** 1986. Developmental and seasonal changes in Canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Behavioral & Neurobiology*, **46**,445-471.
- Oetting, S. & Bischof, H.-J.** 1996. Sexual imprinting in female Zebra Finches: changes in preferences as an effect of adult experience. *Behaviour*, **133**,387-397.

- Okanoya, K. & Yoneda, T.** 1995. Effect of tracheosyringeal nerve section on sexually dimorphic distance calls in bengalese finches (*Lonchura striata var. domestica*). *Zoological Science*, **12**,801-805.
- Pack, A. A., Herman, L. M., Spitz, S. S., Hakala, S., Deakos, M. H. & Herman, E. Y. K.** 2009. Male humpback whales in the Hawaiian breeding grounds preferentially associate with larger females. *Animal Behaviour*, **77**,653-662.
- Palestis, B. G. & Burger, J.** 1999. Individual sibling recognition in experimental broods of common tern chicks. *Animal Behaviour*, **58**,375-381.
- Palestis, B. G. & Burger, J.** 2001. Development of Common Tern (*Sterna hirundo*) sibling recognition in the field. *Bird behavior*, **14**,75-80.
- Parisot, M.** 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun: indices comportementaux, hormonaux et vocaux. Thèse, pp. 228: Université Paris XIII. Villetaneuse.
- Parisot, M., Vallet, E., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2002. Male canaries discriminate among songs: call rates is a reliable measure. *Behaviour*, **139**,55-63.
- Park, J. H. & Schaller, M.** 2005. Does attitude similarity serve as a heuristic cue for kinship? Evidence of an implicit cognitive association. *Evolution and Human Behavior*, **26**,158-170.
- Partridge, L.** 1983. Non-random mating and offspring fitness. In: Mate choice (Ed. by Bateson, P.), pp227-255, Cambridge University Press
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2004. Preferences and Predispositions For Intra-syllabic Diversity in Female Canaries (*Serinus Canaria*). *Behaviour*, **141**,571-583.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2007. Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **144**,1103-1118.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Doehlert, S. M.** 1987. Song, mate choice and the question of kin recognition in a migratory songbird. *Animal Behaviour*, **35**,35.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Rowley, I.** 1988. Kin and social relationships in splendid fairy-wrens: recognition by song in a cooperative bird. *Animal Behaviour*, **36**,1341-1351.
- Payne, R. B., Payne, L. L., Rowley, I. & Russell, E. M.** 1991. Social recognition and response to song in cooperative red-winged fairy-wrens. *The Auk*, **108**,811-819.

- Penn, D. J.** 2002. The Scent of Genetic Compatibility: Sexual Selection and the Major Histocompatibility Complex. *Ethology*, **108**,1-21.
- Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T.** 1999. Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature*, **401**,155-157.
- Pfaff, J. A., Zann, L., MacDougall-Shackleton, S. A. & MacDougall-Shackleton, E. A.** 2007. Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**,2035-2040.
- Pinheiro, J. C. & Bates, D.** 2000. Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer: New York
- Podols, J.** 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, **409**,185-188.
- Preston, B. T., Stevenson, I. R., Pemberton, J. M., Coltman, D. W. & Wilson, K.** 2005. Male mate choice influences female promiscuity in Soay sheep. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**,365-373.
- Price, J. J.** 1998. Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**,497-502.
- Price, J. J.** 1999. Recognition of family-specific calls in stripe-backed wrens. *Animal Behaviour*, **57**,483-492.
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L. E. V., Hiebert, S. M., Smith, J. N. M., Stoddard, P. K., Marr, A. B. & Keller, L. F.** 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, **68**,1055-1063.
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L. E. V., Marr, A. B., Smith, J. N. M. & Keller, L. F.** 2005. Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**,481-487.
- Rendall, D., Rodman, P. S. & Emond, R. E.** 1996. Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **51**,1007-1015.
- Russell, A. F. & Hatchwell, B., J.** 2001. Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**,2169-2174.
- Scherrer, J. A. & Wilkinson, G. S.** 1993. Evening bat isolation calls provide evidence for heritable signatures. *Animal Behaviour*, **46**,847-860.

- Searcy, W. A.** 1992. Measuring responses of female birds to male song. In: Playback and Studies of Animal Communication (Ed. by McGregor, P. K.), pp175-189, New York: Plenum Press
- Sewall, K. B.** 2009. Limited adult vocal learning maintains call dialects but permits pair-distinctive calls in red crossbills. *Animal Behaviour*, **77**,1303-1311.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J.** 2005. Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, **434**,1127-1130.
- Simcox, H., Colegrave, N., Heenan, A., Howard, C. & Braithwaite, V. A.** 2005. Context-dependent male mating preferences for unfamiliar females. *Animal Behaviour*, **70**,1429-1437.
- Simmons, L. M.** 1991. Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Animal Behaviour*, **41**,493-501.
- Simmons, L. W.** 1989. Kin recognition and its influence on mating preferences of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (de Geer). *Animal Behaviour*, **38**,68-77.
- Simpson, H. B. & Vicario, D. S.** 1990. Brain pathways for learned and unlearned vocalizations differ in zebra finches. *Journal of Neuroscience*, **10**,1541-1556.
- Slater, P. J. B. & Jones, A. E.** 1995. The timing of song and distance call learning in zebra finches. *Animal Behaviour*, **49**,548-550.
- Spottiswoode, C. & Pape Moller, A.** 2004. Genetic similarity and hatching success in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**,267-272.
- Stripling, R., Milewski, L., Kruse, A. A. & Clayton, D. F.** 2003. Rapidly learned song-discrimination without behavioral reinforcement in adult male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Neurobiology of Learning and Memory*, **79**,41-50.
- Suthers, R.** 2004. How birds sing and why it matters. In: Nature's Music. The Science of Birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp513, Elsevier Academic Press
- Suthers, R., Goller, F. & Pytte, C.** 1999. The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **354**,927-939.
- Suthers, R. A., Vallet, E., Tanvez, A. & Kreutzer, M.** 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *Journal of Neurobiology*, **60**,381-393.

- Tang-Martinez, Z.** 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behavioural Processes*, **53**,21-40.
- Tang-Martinez, Z., Mueller, L. L. & Taylor, G. T.** 1993. Individual odours and mating success in the golden hamster, *Mesocricetus auratus*. *Animal Behaviour*, **45**,1141-1151.
- Tang Halpin, Z.** 1991. Kin recognition cues of vertebrates. In: *Kin Recognition* (Ed. by Hepper, P. G.), pp220-258, Cambridge University Press
- Tchernichovski, O. & Nottebohm, F.** 1998. Social inhibition of song imitation among sibling male zebra finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**,8951-8956.
- Tregenza, T. & Wedell, N.** 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited Review. *Molecular Ecology*, **9**,1013-1027.
- Treisman, M.** 1978. Bird song dialects, repertoire size, and kin association. *Animal Behaviour*, **26**,814-817.
- Tyack, P. L.** 2008. Convergence of Calls as Animals Form Social Bonds, Active Compensation for Noisy Communication Channels, and the Evolution of Vocal Learning in Mammals. *Journal of Comparative Psychology*, **122**,319-331.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M.** 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, **55**,291-297.
- Vallet, E. & Kreutzer, M.** 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, **49**,1603-1610.
- Vicario, D. S., Naqvi, N. H. & Raksin, J. N.** 2001. Sex differences in discrimination of vocal communication signals in a songbird. *Animal Behaviour*, **61**,805-817.
- Vicario, D. S., Raksin, J. N., Naqvi, N. H., Thande, N. & Simpson, H. B.** 2002. The relationship between perception and production in songbird vocal imitation: what learned calls can teach us. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **188**,897-908.
- Vignal, C., Mathevon, N. & Mottin, S.** 2004. Audience drives male songbird response to partner's voice. *Nature*, **430**,448-451.
- Vignal, C., Mathevon, N. & Mottin, S.** 2008. Mate recognition by female zebra finch: Analysis of individuality in male call and first investigations on female decoding process. *Behavioural Processes*, **77**,191-198.

- Voigt, C. & Leitner, S.** 1998. Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* (aves: Fringillidae) on the desert as island Ilhéu Chao. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **50**,117-124.
- Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M.** 2003. Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. *Journal of Ornithology*, **144**,86-92.
- Vos, D. R.** 1995a. The role of sexual imprinting for sex recognition in zebra finches: a difference between males and females. *Animal Behaviour*, **50**,645-653.
- Vos, D. R.** 1995b. Sexual imprinting in Zebra-finch Females: Do females develop a preference for males that look like their father? *Ethology*, **99**,252-262.
- Wagner, R., Helfenstein, F. & Danchin, E.** 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences (Suppl.)*, **271**,S134-S137.
- Waser, M. S. & Marler, P.** 1977. Song learning in Canaries. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**,1-7.
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F. & Paepke, A.** 1995. MHC-Dependent Mate Preferences in Humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **260**,245-249.
- Wheelwright, N. T., Freeman-Gallant, C. R. & Mauck, R. A.** 2006. Asymmetrical incest avoidance in the choice of social and genetic mates. *Animal Behaviour*, **71**,631-639.
- Wheelwright, N. T., Swett, M. B., Levin, I. I., Kroodsma, D. E., Freeman-Gallant, C. R. & Williams, H.** 2008. The influence of different tutor types on song learning in a natural bird population. *Animal Behaviour*, **75**,1479-1493.
- Wiley, R. H.** 2005. Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour*, **70**,237-247.
- Zann, R.** 1990. Song and call learning in wild zebra finches in south-east Australia. *Animal Behaviour*, **40**,811-828.
- Zeh, J. A. & Zeh, D. W.** 1997. The evolution of polyandry II: post-copulatory defenses against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **264**,69-95.

## Table des figures

Figure I.1 : Sonagramme d'un chant de canari domestique .....	30
Figure I.2 : Schéma d'une syrinx d'un oiseau chanteur.....	34
Figure I.3 : Schéma présentant les circuits impliqués dans l'apprentissage de chant (en rouge) et la production du chant (en bleu).....	36
Figure I.4 : Aires de répartition des canaris sauvages .....	42
Figure I.5 : Sonagrammes d'un trille (a) et d'un cri simple (b).....	46
Figure 1.1 : Nombre de postures de sollicitation à l'accouplement .....	62
Figure 1.2 : Nombre de copulations .....	62
Figure 1.3 : Nombre de tentatives de copulations des mâles.....	63
Figure 1.4 : Temps que passent les mâles à chanter (s) .....	64
Figure 1.5 : Nombre de comportements agonistiques des mâles envers les femelles.....	64
Figure 1.6 : Nombre de comportements agonistiques des femelles envers les mâles .....	66
Figure 1.7 : Nombre de cris émis par les mâles au cours des rencontres mâles-mâles .....	66
Figure 1.8 : Nombre de comportements agonistiques au cours des rencontres mâles-mâles.....	68
Figure 1.9 : Nombre de déplacements en direction de l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles.....	68
Figure 1.10 : Nombre de déplacements en direction opposée à l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles .....	69
Figure 1.11 : Nombre de déplacements pour aller sur le même perchoir que l'autre mâle au cours des rencontres mâles-mâles .....	69
Figure 2.1 : Valeurs des indices de partage de syllabes entre mâles en fonction de la parenté et de l'âge.....	96
Figure 2.2 : Valeurs des indices de partage entre mâles pour les séquences de deux syllabes en fonction de la parenté et de l'âge.....	96
Figure 2.3 : Valeurs des indices de partage pour les séquences de trois syllabes en fonction de la parenté et de l'âge .....	98
Figure 2.4 : Valeurs des indices de partage pour une syllabe en fonction de l'origine des cousins et de l'âge .....	100

Figure 2.5 : Valeurs des indices de partage pour les séquences de deux syllabes en fonction de l'origine des cousins .....	102
Figure 2.6 : Nombre de cris émis par les mâles testés pendant les diffusions de chants de mâles ayant différents degrés de parenté à des mâles .....	104
Figure 2.7 : Nombre de postures de sollicitation à l'accouplement des femelles en réponse aux diffusions de chants de mâles apparentés ou non .....	105
Figure 2.8 : Nombre de cris émis par les femelles en réponse aux diffusions de chants de mâles apparentés ou non .....	106
Figure 3.1 : Sonagramme d'un trille.....	122
Figure 3.2 : Sonagramme d'un cri de contact.....	122
Figure 3.3 : Paramètres acoustiques mesurés pour chaque cri de contact. (a) Sonagramme d'un cri de contact, (b) Spectre d'un cri de contact .....	124
Figure 3.4 : Différences de fréquences minimales entre les cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2).....	130
Figure 3.5 : Différences de fréquences maximales entre les cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2).....	130
Figure 3.6 : Différences d'intensité entre l'harmonique 2 et l'harmonique 1 des cris de contact des femelles (groupe 1) et des mâles (groupe 2) .....	131

## Table des tableaux

Tableau 1.1 : Identification génétique des individus.....	70
Tableau 2.1 : Différences des moindres carrés moyens obtenues dans le GLMM final pour les valeurs des indices de partage pour les séquences de trois syllabes, en fonction de la parenté et de l'âge. ....	98
Tableau 2.2 : Différences des moindres carrés moyens obtenus dans le GLMM final pour les valeurs des indices de partage pour une syllabe, en fonction de l'origine des cousins et de l'âge. ....	100
Tableau 3.1 : Résultats du classement de la fonction discriminante pour les 10 cris de chaque individu.....	127
Tableau 3.2 : Résultats du classement de la fonction discriminante réalisée sur les 'cris moyens' de chaque individu.....	128
Tableau 3.3 : Valeurs des coefficients pour chacune des variables indépendantes pour la fonction discriminante réalisée sur les 10 cris de chaque individu.....	129
Tableau 3.4 : Valeurs des coefficients pour chacune des variables indépendantes pour la fonction discriminante réalisée sur les 'cris moyens' de chaque individu. ....	129



# ANNEXES



**The effect of genetic relatedness and early social experience on mate choice in domestic canaries, *Serinus canaria*.**

Julie Chébaux, Michel Kreutzer and Nathalie Béguin

Laboratoire d’Ethologie et de Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre  
La Défense

Correspondence : J. Chébaux, Laboratoire d’Ethologie et de Cognition Comparées,  
Université Paris Ouest Nanterre La Défense, 200 avenue de la République 92000  
Nanterre, France.

*E-mail address* : [julie.chebaux@gmail.com](mailto:julie.chebaux@gmail.com)

**Summary**

One advantage to choose their partner for females and males is to gain genetic benefices. One way to increase those benefits is to choose a genetically compatible partner. This suggests that individuals are able to estimate genetic relatedness with their mate, for example, by kin discrimination. Some species uses direct genetic assessment and others use early social experience to avoid inbreeding. We tested female and male domestic canaries capacity of kin discrimination and the influence of genetic relatedness and of early social experience in their mate choice and partner preferences. Each tested individual was presented to a brother, a cousin and a non-kin of the opposite sex. Tested and encountered individuals could have been the same age or not and thus an early social experience different. We found that female sexual preferences and mate choice were more influenced by early social experience than by genetic relatedness. Whereas male preferences and mate choice were determined by both genetic relatedness and early social experience. In this experiment, we observed that males made an ‘optimal breeding’ choice and it appeared that females avoid reproduction with kin. Both sexes were able to discriminate kin from non-kin but only males used this capacity for choosing their partner.

Keywords: kin discrimination, genetic relatedness, early social experience, mate choice, sexual preference, domestic canaries, *Serinus canaria*.

## Introduction

Many evidences proved that mate choice yields short-term benefits such as resources (food, territories) and long-term benefits relating to genetics. For example, females can provide to their offspring fitness benefits by choosing a male with good genes and/or males with compatible genes (Mays & Hill, 2004). Inbreeding avoidance permits to decrease genetic costs associated to mates that are very similar (i.e. increase of homozygosity, appearance of deleterious recessive alleles). Outbreeding avoidance permits to decrease costs associated to mates that are too genetically dissimilar (i.e. lost of genes required for adaptation, break-up of co-adapted gene complexes) (review in Partridge, 1983). Those two mechanisms, inbreeding and outbreeding, suggest that individuals are able to discriminate kin from non-kin.

Bateson (1983) found that female and male japanese quails, *Coturnix coturnix*, prefer a mate not too close either too distant genetically from themselves, i.e. their cousin. This choice was called 'optimal outbreeding'. Others studies showed similar results: female and male zebra finches, *Taeniopygia guttata*, (Burley et al., 1990), and female white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*, (Keane, 1990) prefer also a mate cousins than siblings and non-kin. However, Simmons (1991) found that female field crickets, *Gryllus bimaculatus*, show a tendency to mate decreasing with degree of relatedness; they are more likely to mate with non-kin males than cousins and brothers. Thus, 'optimal outbreeding' choice was not always observed in all studies but their results supposed that genetic relatedness influences females and males mate choice.

Several studies revealed that familiarity between individuals, acquired during different life stages, also influences mate choice (review in Cheetham et al., 2008). In fact, in

rodents (Dewsbury, 1988) and fishes (Simcox et al., 2005), familiarity due to association prior to weaning tends to inhibit breeding. In humans, child reared together avoid to copulate together when they are adults (Lieberman, 2007). In those species, individuals prefer to copulate with a non-familiar partner, with which they were separately reared, than with a familiar partner with which they grew up. Gavish et al. (1984) found in the prairie voles, *Microtus ochrogaster*, that unrelated voles reared together do not breed whereas siblings reared apart breed together. They also observed that when siblings were separated for a period of 15 days before weaning, their chances of breeding increase. This latter study points out the importance of the association prior weaning in incest avoidance. However, others studies showed that for adult female golden hamsters, *Mesocricetus auratus*, (Tang-Martinez et al., 1993) and for female pygmy lorises, *Nycticebus pygmaeus*, (Fisher et al., 2003) mating may be facilitated by female's familiarity with the male odour few times before encounters. Thus, early social experience between individuals tends to inhibit reproduction whereas adult association tends to favour it.

Some studies were interested to both effects of genetic relatedness and early social experience in mate preferences. Burley et al. (1990) tested mate preferences of male and female zebra finches according to both effects. They found for both sexes that mate preferences are due to genetic relatedness of the partner, independently of the early social experience. In the experiment of (Hayashi & Kimura, 1983) on male and female laboratory mice, *Mus musculus*, results showed that females do not have a mate preference for any male of any genetic relatedness or early social experience. However, it appeared that male mate preference is dependent of both genetic relatedness of females and of their early social experience with them. Thus, those studies did not find

similar results according to sexes, which suggests that the question of mate preferences according to genetic relatedness and early social experience remains widely open.

In the present study we analysed female and male domestic canaries (*Serinus canaria*) mate choice and sexual preferences in relation to genetic relatedness. We refer to 'mate choice' when individuals copulate together and we refer to 'sexual preferences' for the study of the other behaviour that express preference for a sexual partner. We presented to females and males, members of the opposite sex with different degrees of relatedness (siblings, cousins and non-kin). In addition to relatedness, we study the influence of early social experience shared during rearing (it means to be more or less familiar in relation with time spent together during rearing). For this, we put several couples in reproduction in order to obtain young from same parents but from different broods and thus not hatched at the same time. That was possible because female domestic canaries are able to rear one after the other three to four broods in one single breeding season. Thos different type of young permits us to test the effect of age from young having different early social experience. In fact, birds hatched at the same time (i.e. of the same age) shared a social experience longer than birds hatched at different times (i.e. of different age). Mate preferences were already shown in this species. Béguin et al. (2006) showed that male domestic canaries express mate preferences when given choice between a previous mate and a female neighbour. Vallet et al. (1998) found that female domestic canaries preferred male of high quality. Like domestic canaries show sexual preferences for certain characteristic of their partner, we hypothesized that domestic canaries may pay attention to the genetic relatedness of them. As some studies on other species revealed that individuals tend to avoid reproduction with familiar childhood

individuals, we expected that individuals would prefer a mate of a different age than to the same age.

## **Material and methods**

### *subjects and housing*

Seventeen females and 24 males' domestic canaries of two years old were used in this experiment. Birds hatched and were raised in our laboratory. Therefore, all information concerning hatching order and genetic relatedness were referenced in order to know accurately their pedigree, their age and the social context of their rearing.

The hatching and rearing conditions of these birds were as follows: during a long-day photoperiod (LD 16:8) at 22°C, pairs of adult birds were constituted for reproduction, they were the parents of our experimentally birds. Each clutch (3-4 hatchlings) obtained was housed with their parents in the same cage (70 × 48 × 33 cm). Those cages were placed in a room containing other families (parents and hatchlings). Thus birds could hear and see each other. In each cage, when a second brood hatched (that corresponded approximately to 45 days after the hatching of the first brood), all weaned young birds from the first brood were placed in aviaries (118 × 50 × 50 cm) with their brood mates (females and males) in another room with the same photoperiod and temperature. Thus, young birds hatched at the same time ( $\pm$  maximum 15 days) were placed in this room with each other. Young from following clutches were also moved to this room when other clutches hatched in their cage. When young males started to sing (around six or seven months), males and females were sexed and separated in different aviaries but in the same room. Long-day photoperiod (LD 16:8) and short-day photoperiod (LD 8:16) were alternated every six months. During these two years they were also moved to rooms containing other individuals of the laboratory.

At the end of the experiment, they were involved in natural reproduction until their natural death.

From weaning until natural death, birds were provided with seeds daily, vitamins and hemp seeds twice weekly. Water was available *ad libitum*. All cages and aviaries contained perches and the number of individuals in each aviary did not exceed six.

### *Experiment design*

For the present experiment, females were housed in individually wire cages (38 × 29 × 22 cm) and males in aviaries in a long-day photoperiod (LD 16:8). Females' cages were provided with a nest bowl and nestling materials (coconut fibres and cotton strings). Males and females had no reproductive experience with the opposite sex.

Males of different relatedness degrees and ages were successively introduced in female's cages. As cited above, all subjects come from different broods so they were not hatched at the same time and thus did not share the same early social experience. We differentiated individuals that were approximately the same age ( $\pm$  maximum 15 days) from those that were not. Males and females of the same age were housed in the same room since their hatching whereas males and females of different age were housed together since weaning. Thus, individuals of the same age were reared together and thus have an early social experience longer than individuals of different age. For testes, since females build their nest, a brother, a cousin and a non-kin male were introduced in female's cages. The age of males varies according to females. Thus females were tested with a Brother of the same brood (= same age) (B1) or a Brother of a different brood (= different age) (B2), a Cousin of the same age (C1) or a Cousin of different age (C2), a Non-Kin male of the same age (NK1) or a Non-Kin male of different age (NK2). The order of presentation varies randomly for each test. Tests lasted six minutes and male and female behaviours were observed (female behaviours: copulation solicitation

displays (CSD), agonistic behaviours against males; male behaviours: copulation attempts (male tries to copulate with the female but the latter refuses), time spent singing, agonistic behaviours against females, female and male behaviours: copulations). Each female was tested twice daily until they laid their first egg.

### *Statistics*

Statistic tests were realised only on female and male behaviours observed on the three days period before the first egg was laid because Amy et al. (2008) suggested that females are the most discriminative at this period. Each female was tested six times, so data were not truly independent. Thus, they were analysed with generalized linear mixed effect models (GLMM, (Pinheiro & Bates 2000; Bates 2005)). To reach conditions of use (normality of residuals and homogeneity of variance), the number of each behaviour observed during tests were compared using GLMM (*lmer* in R package *lme4*; (Bates & DebRoy 2004)) where the data distribution was assimilated to a Poisson probability distribution. In these models the two effects “relatedness” (siblings, cousins and non-kin) and “age” were considered as fixed and the “individuals” were treated as a random effect in order to account for the repeatability of observations. For male time spent singing, data distribution was assimilated to a Binomial probability distribution. Significance of the different effects was estimated using likelihood ratio tests (LR tests, compared to a  $\chi^2$  distribution; (Pinheiro & Bates 2000)). Statistical tests were considered significant at  $P \leq 0.05$ . We used R software version 2.8.0.

### **Results**

Interaction between the two effects relatedness and age and the relatedness effect alone had no significant influence on the number of copulations between females and males

influence (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 4.409$ ,  $P = 0.1103$ , for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 1.662$ ,  $P = 0.4357$ ). However, the individual age had a significant influence (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 6.872$ ,  $P = 0.0087$ ), canaries copulated more with individuals of a different age than to individuals of the same age (Figure 1). Similar results were obtained for the number of copulation solicitation displays of females, only the age had a significant influence (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 2.275$ ,  $P = 0.3206$ , for age effect:  $\chi^2_1 = 8.219$ ,  $P = 0.0041$ , for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 2.314$ ,  $P = 0.3145$ ) (Figure 2). Females produced more CSD to males of a different age than to males of the same age. For the number of male copulation attempts, interaction between the two factors relatedness and age had a significant influence (GLMM, LR test for relatedness\*age effect:  $\chi^2_2 = 9.168$ ,  $P = 0.0102$ ). The relatedness alone had also a significant influence on the number of male copulation attempts (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 34.150$ ,  $P = 3.84e-08$ ) but not the age effect alone (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 0.720$ ,  $P = 0.3962$ ) (Figure 3). Male cousins made the most of copulation attempts, there was no difference between brothers and non-kin males. Interaction effect on one hand and each effect alone on the other hand had a significant influence on the time male spent singing (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 38.335$ ,  $P = 5.958e-10$ , for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 764.27$ ,  $P < 2.2e-16$ , for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 35.238$ ,  $P = 2.229e-08$ ) (Figure 4). Males sang more when they were in presence of female cousins than sisters and non-kin females. For female cousins and sisters, males sang more to females of a different age than females of the same age but for non-kin females there were no difference. Concerning the number of males agonistic behaviours against females, interaction of the two effects relatedness and age and either relatedness either age effect alone had a significant influence (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 61.434$ ,  $P =$

4.578e-15, for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 125.18$ ,  $P < 2.2e-16$ , for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 72.157$ ,  $P < 2.2e-16$ ) (Figure 5). Males were first more aggressive against non-kin females and second against cousins. For both degrees of relatedness (non-kin and cousin females), males were more aggressive against females of the same age than of a different age. Males were less aggressive against their sisters independently of their age. Finally, for the number of agonistic behaviours of females against males, all the effects and their interaction had a significant influence (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 88.774$ ,  $P < 2.2e-16$ , for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 82.757$ ,  $P < 2.2e-16$ , for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 26.179$ ,  $P = 2.066e-06$ ) (Figure 6). Females were more aggressive to non-kin males than to brothers and cousins. For non-kin males and cousins, females were more aggressive to males of the same age than to males of a different age but for brothers there was no difference.

## **Discussion**

The aim of the present study was to analyse the effect of genetic relatedness and age (early social experience) on mate choice. Domestic canaries copulated more with subjects of a different age than of the same age independently of the genetic relatedness, thus, early social experience was more important for copulations than genetic relatedness. Preferences of females could be measured from copulation solicitation displays. Females did not show a mate preference in relation to genetic relatedness but in relation to their respective age; they prefer males with which they spend less time during rearing. Male preferences could be determined via copulations attempts and time spent singing. Males tried to copulate more with cousins than others females, so males preferred their cousins. An effect of the age on the copulation attempts was not relevant. Male choice for an encountered female with genetic relatedness was also observed in

the singing activity. In fact, males sang longer when they were in presence of their cousins. An effect of the early social experience was also at work here. Males tended to sing more for females of a different age than for females of the same age. Therefore, from these first results, it appears that only early social experience influenced female preferences but that both early social experience and genetic relatedness were in work in male preferences. Concerning agonistic behaviours, for males and females, genetic relatedness had an influence since both were more aggressive to non-kin individuals and less to their brother (sister) and cousins. Furthermore, still for both sexes, early social experience had an effect on the agonistic behaviours because they were especially aggressive to members of the same age. Thus, both early social experience and genetic relatedness influenced agonistic behaviours of both sexes. Finally, results obtained for the different behaviours observed in this experiment were in accordance with each others. In summary, the present study suggests that genetic relatedness seemed to have an influence especially on male preferences and on female and male agonistic behaviours whereas early social experience influenced mate choice (i.e. copulations) for both sexes, female and male preferences and aggressiveness.

Female preferences and choice were not dependent of the genetic relatedness of their mate as it was observed in other studies (Burley et al., 1990; Keane, 1990; Simmons, 1991). These results could lead to the conclusion that female domestic canaries were not able to discriminate mates of different relatedness. However, results on their agonistic behaviours revealed that they possessed this capacity. Thus, it appears that the effect of early social experience is more important for female preferences and female choice than the effect of genetic relatedness. They prefer and copulate especially with males of a different age with which they spend less time during rearing. Those results were in

accordance with studies that found an avoidance of copulation with familiar individuals that were reared together (Dewsbury, 1988; Lieberman, 2007). Previous studies ever demonstrated the importance of early experience of sexual preferences in female domestic canary. Nagle & Kreutzer (1997) showed that sexual preferences of adult female domestic canaries to syllables in male songs are influenced by previous auditory learning and experience. To our knowledge, the present study is one of the first ones to show higher importance of early social experience than genetic relatedness on female sexual preferences. In fact, Burley et al. (1990) that studied female zebra finches preferences in relation with both genetic relatedness and early social experience, found that females show a preference for cousins than brothers and non-kin males independently of their early social experience with them. The study of Hayashi & Kimura (1983) on sexual preferences on female laboratory mice revealed that they do not show a particular preference among males encountered for their genetic relatedness or early social experience. In studies where only the effect of genetic relatedness were tested like those of Simmons (1989), and Simmons (1991) in field crickets and those of Keane (1990) in white-footed mice, sexual female preferences for the mate relatedness are very relevant. According to those five studies, genetic relatedness effect on female preferences was observed only in cases when only this parameter varied and when early social experience had no effect. In the present paper, we did not obtain the same results, so maybe the confounded effects of relatedness and experience masked the choice of female domestic canaries for relatedness. Another explanation of our results could be that familiarity by early association was more relevant for female domestic canaries to estimate genetic distances. In fact, several studies (Daniels & Walters, 2000: red-cockaded woodpeckers, *Picoides borealis*; Russell & Hatchwell, 2001: long-tailed tits, *Aegithalos caudatus*; Komdeur et al., 2004: seychelles warblers, *Acrocephalus*

*sechellensis*) revealed that kin discrimination is realised especially by association and not by genetic assessment per se. Thus, maybe it was the case of our female domestic canaries but results on their agonistic behaviours did not confirm this hypothesis. Why female domestic canary preferences and mate choice were more influenced by the early social experience and not by the genetic relatedness remain unclear. Further experiments are needed to clarify this point, for example, varying separately the two effects.

In general, male mate choice is less observed than female's one because males are not considered to be the choosy sex. However, some studies found a choice from males for their partner quality (Pack et al., 2009; Preston et al., 2005; Furnham, 2009). In our experiment, male domestic canaries showed a sexual preference and a mate choice dependant of the genetic relatedness of their partner and of the early social experience shared with them. In zebra finches Burley et al. (1990) even found a male choice linked to the relatedness of their partner, but this choice is independent of their shared experience. Male zebra finches prefer their cousins. Bateson (1983) showed also that male Japanese quail prefer their cousin females. Those results are similar to ours because our male domestic canaries showed a preference for their cousins. Simcox et al. (2005) found that male Panamanian bishop, *Brachyrhaphis episcopi*, prefer non-familiar females than familiar ones, genetic relatedness was not considered in their study. Our male canaries preferred also females with which they spend less time during rearing compared to those with which they were reared all the time. In laboratory mice, Hayashi & Kimura (1983) determined a male choice in relation to both the genetic relatedness of their mate and the shared experiment with them. Male laboratory mice, when they have the choice, prefer non-familiar and non-kin females than familiar and kin females. But

they show a preference for related non-familiar females to unrelated and non-familiar ones. This study suggests that male choice can be influenced by both the genetic relatedness and the early social experience. We obtained similar results: our male domestic canaries took into account genetic relatedness and familiarity in their partner choice. Contrary to our females, the effect of genetic relatedness on male preferences did not seem masked by the effect of early social experience. Thus, our male canaries were able to discriminate kin from non-kin and to distinguish familiar from non-familiar females.

In summary, our female and male domestic canaries were able to discriminate kin from non-kin but it was only used by males for their mate choice. This study revealed that males preferred their cousins to mate. This choice corresponds to an 'optimal outbreeding' choice according to Bateson (1983). Male choice and preferences for females of a different age reinforced the idea of close inbreeding avoidance. Concerning females, their mate choice seems more influenced by early social experience. Their preferences and choice for males of a different age lead to think that it may be an inbreeding avoidance mechanism too. In view of those results in the domestic canary, it should be interesting to verify if the wild population, the island canary, possesses also the capacity of kin discrimination in order to avoid reproduction with kin. Voigt et al. (2003) observed a population that lives in a small island in the Madeiran archipelago and found that there is little dispersion in this population. Thus, it should be useful for island canaries to have a kin discrimination mechanism that permits them to avoid breeding with kin. Voigt et al. (2003) found that genetic variability of the island canary population is similar to that of non-island population of other species. They suggested that this genetic variability could be maintained by gene flow between the different

canary populations that live in the other island of the Madeiran archipelago. This fact could result from a capacity of canaries to discriminate relatedness of their partner and to mate with one that is genetically compatible with them.

Several modalities could be used to discriminate kin (review in Tang Halpin, 1991). Several studies determined that birds could discriminate kin from their non-kin from their call (Burger et al., 1988; Sharp et al., 2005) and their song (Payne et al., 1988). Burley & Bartels (1990) observed that sibling zebra finches were more similar in their morph than non-siblings. They suggested that those visual traits could be used for kin discrimination and that visual traits may be reliable indicator compare to auditory ones because they are less influenced by learning. Despite olfaction was often not consider as a reliable cues for birds recognition, recent studies found that several bird species are able to use their olfaction (Bonadonna et al., 2007; Leclaire et al., 2009). Thus maybe, olfaction could also be used to kin discrimination. The present study found that domestic canaries are able to discriminate kin from non-kin, so future experiments should propose to test what type of cues this species use for kin discrimination. Acoustic ones seems to be important for this oscine species. Chébaux et al. (submitted) already found that male songs seem to be used by domestic canaries to discriminate kin from non-kin.

### **Aknowledgements**

J.C. is supported by the French Ministry of National Education. The authors thank Colette Dessaleux and Philippe Groué for taking care of birds. They also thank David Grimardias for his help with statistic analyses. The experiments comply with the French

laws concerning animal care (laboratory agreement number: A92-050-01 provided by the “Direction des Services Vétérinaires des Hauts-de-Seine”, France). Dr Nathalie Béguin and Pr Michel Kreutzer have experimental permissions (Dr Nathalie Béguin agreement number: AE 92-246 ; Pr Michel Kreutzer agreement number: AE 92-233, provided by the “Direction des Services Vétérinaires des Hauts-de-Seine”, France).

**References**

- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. & Leboucher, G. (2008). Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. – *Anim. Behav.*, 76: 971-982.
- Bates, D. (2005). Fitting linear mixed models in R. *R News*, 5: 27-30.
- Bates, D. M. & DebRoy, S. (2004). Linear mixed models and penalized least squares. – *J. Multiv. Anal.*, 91: 1-17.
- Bateson, P. (1983). Optimal outbreeding. - In: *Mate Choice* (Bateson, P., ed.). Cambridge University Press, pp. 257-277.
- Béguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. & Kreutzer, M. (2006). Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. - *Acta ethol.*, V9:65-70.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P. & Bessiere, J.-M. (2007). Individual odor recognition in birds: An endogenous olfactory signature on Petrels' feathers. – *J. Chem. Ecol.*, 33: 1819-1829.
- Burger, J., Gochfeld, M. & Boarman, W. I. (1988). Experimental evidence for sibling recognition in common terns (*Sterna hirundo*). - *The Auk*, 105: 142-148.
- Burley, N. & Bartels, P. J. (1990). Phenotypic similarities of sibling zebra finches. – *Anim. Behav.*, 39: 174-180.
- Burley, N., Minor, C. & Strachan, C. (1990). Social preference of zebra finches for siblings, cousins and non-kin. – *Anim. Behav.*, 39, 775-784.
- Cheetham, S. A., Thom, M. D., Beynon, R. J. & Hurst, J. L. (2008). The Effect of Familiarity on Mate Choice. - In: *Chemical Signals in Vertebrates 11* (Hurst, J. L., Beynon, R. J., Roberts, S. C. & Wyatt, T. D., ed.). Springer New York, pp. 271-280.

- Daniels, S. J. & Walters, J. R. (2000). Inbreeding depression and its effects on natal dispersal in red-cockaded woodpeckers. - *The Condor*, 102: 482-491.
- Dewsbury, D. A. (1988). Kin discrimination and reproductive behavior in muroid rodents. – *Behav. Genet.*, 18: 525-536.
- Fisher, H. S., Swaisgood, R. R. & Fitch-Snyder, H. (2003). Countermarking by male pygmy lorises (*Nycticebus pygmaeus*): do females use odor cues to select mates with high competitive ability? – *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53: 123-130.
- Furnham, A. (2009). Sex differences in mate selection preferences. – *Pers. Individ. Differ.*, 47: 262-267.
- Gavish, L., Hofmann, J. E. & Getz, L. L. (1984). Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. – *Anim. Behav.*, 32: 362-366.
- Hayashi, S. & Kimura, T. (1983). Degree of kinship as a factor regulating preferences among conspecifics in mice. – *Anim. Behav.*, 31: 81-85.
- Keane, B. (1990). The effect of relatedness on reproductive success and mate choice in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. – *Anim. Behav.*, 39: 264-273.
- Komdeur, J., Richardson, D. & Burke, T. (2004). Experimental evidence that kin discrimination in the Seychelles warbler is based on association and not on genetic relatedness. – *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271: 963-969.
- Leclaire, S., Mulard, H., Wagner, R. H., Hatch, S. A. & Danchin, É. (2009). Can Kittiwakes smell? Experimental evidence in a Larid species. - *Ibis*, 151: 584-587.
- Lieberman, D. (2007). Darwinian psychology: A modern-day Hercules. – *Evol. Hum. Behav.*, 28: 211-213.
- Mays, J. H. L. & Hill, G. E. (2004). Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. - *TREE*, 19: 554-559.

- Nagle, L. & Kreutzer, M. (1997). Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. - *Behaviour*, 134: 89-104.
- Pack, A. A., Herman, L. M., Spitz, S. S., Hakala, S., Deakos, M. H. & Herman, E. Y. K. (2009). Male humpback whales in the Hawaiian breeding grounds preferentially associate with larger females. – *Anim. Behav.*, 77: 653-662.
- Partridge, L. (1983). Non-random mating and offspring fitness. - In: *Mate choice* (Bateson, P., ed.). Cambridge University Press, pp. 227-255.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Rowley, I. (1988). Kin and social relationships in splendid fairy-wrens: recognition by song in a cooperative bird. – *Anim. Behav.*, 36: 1341-1351.
- Pinheiro, J. C. & Bates, D., eds. (2000). *Mixed-effects models in S and S-Plus*. New York: Springer.
- Preston, B. T., Stevenson, I. R., Pemberton, J. M., Coltman, D. W. & Wilson, K. (2005). Male mate choice influences female promiscuity in Soay sheep. – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 272: 365-373.
- Russell, A., F. & Hatchwell, B., J. (2001). Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. – *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 2169-2174.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. - *Nature*, 434: 1127-1130.
- Simcox, H., Colegrave, N., Heenan, A., Howard, C. & Braithwaite, V. A. (2005). Context-dependent male mating preferences for unfamiliar females. – *Anim. Behav.*, 70: 1429-1437.
- Simmons, L. M. (1991). Female choice and the relatedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. – *Anim. Behav.*, 41: 493-501.

- Simmons, L. W. (1989). Kin recognition and its influence on mating preferences of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (de Geer). – *Anim. Behav.*, 38: 68-77.
- Tang-Martinez, Z., Mueller, L. L. & Taylor, G. T. (1993). Individual odours and mating success in the golden hamster, *Mesocricetus auratus*. – *Anim. Behav.*, 45: 1141-1151.
- Tang Halpin, Z. (1991). Kin recognition cues of vertebrates. - In: *Kin Recognition* (Hepper, P. G., ed.). Cambridge University Press, pp. 220-258.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. – *Anim. Behav.*, 55: 291-297.
- Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M. (2003). Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. – *J Ornithol.*, 144: 86-92.

Figure 1: Number of copulations between females and males (mean  $\pm$  S.E.). Different pictured histograms indicate a significant difference. B1= Brothers of same brood (= same age), B2= Brothers of different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Kin males of different age. (A posteriori pairwise comparisons).

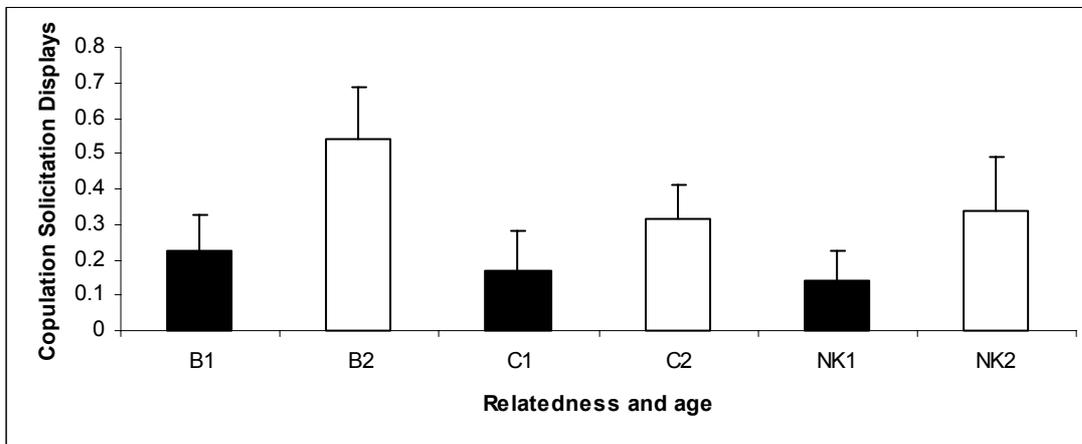
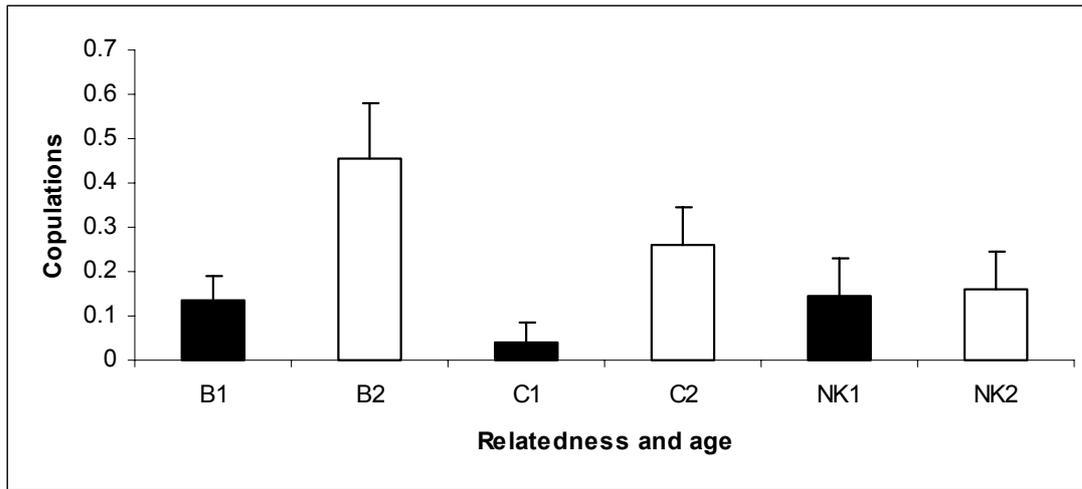
Figure 2: Number of copulation solicitation displays of females (mean  $\pm$  S.E.). Different pictured histograms indicate a significant difference. B1= Brothers of same brood (= same age), B2= Brothers of different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Kin males of different age. (A posteriori pairwise comparisons).

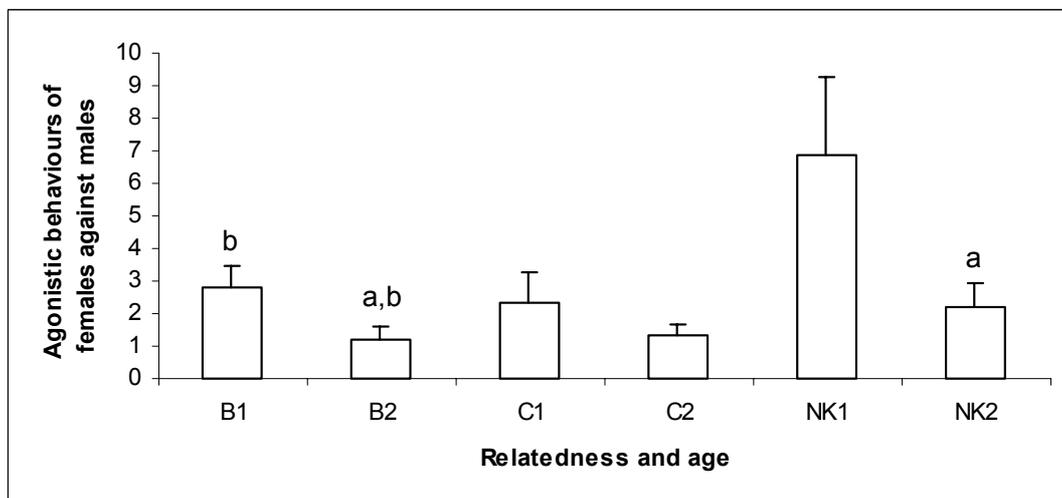
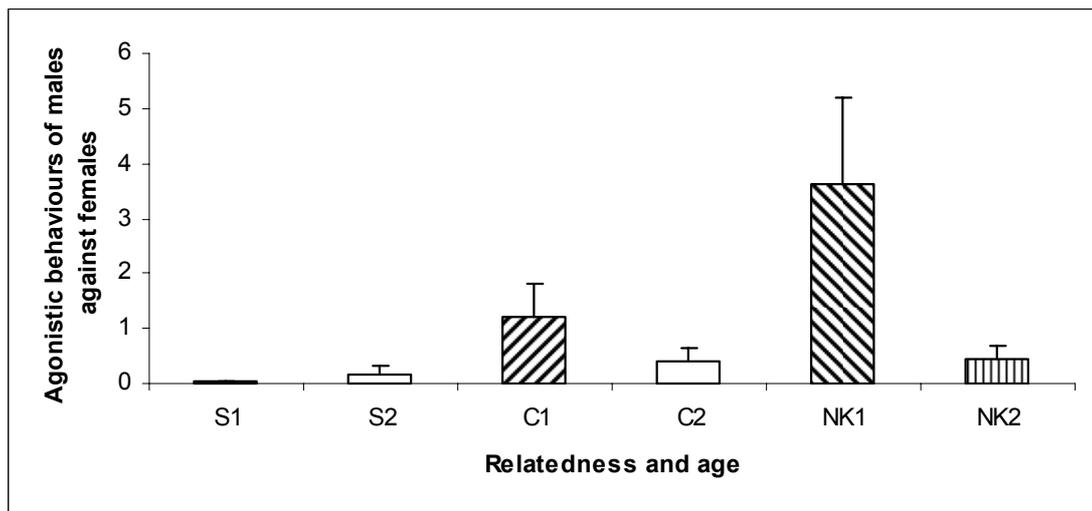
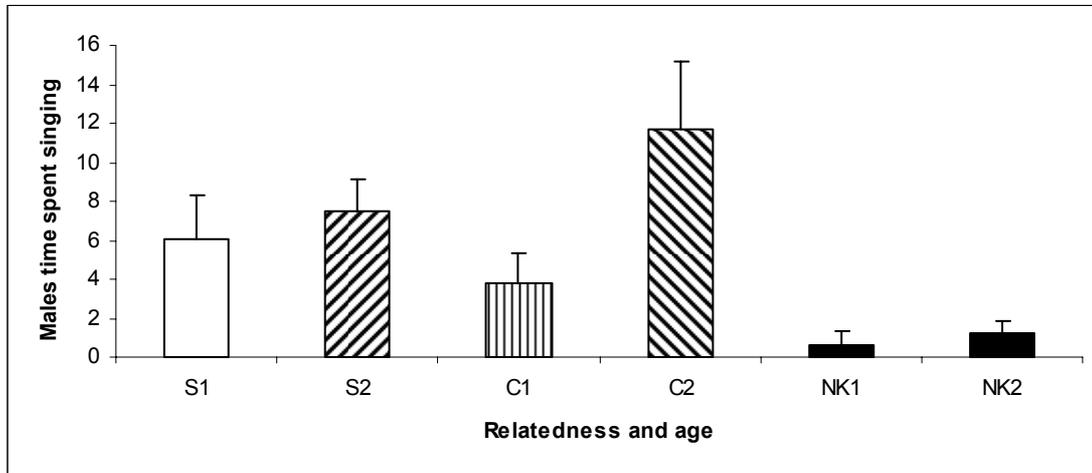
Figure 3: Number of copulation attempts (mean  $\pm$  S.E.) of male domestic canaries. The presence of a letter above histograms indicates a significant difference between the two types of males (relatedness, age). S1= Sisters of same brood (= same age), S2= Sisters of different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of different age, NK1= Non-Kin females of the same age, NK2= Non-Kin females of different age. (A posteriori pairwise comparisons).

Figure 4: Time males spent singing during test (s) (mean  $\pm$  S.E.). Different pictured histograms indicate a significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

Figure 5: Number of agonistic behaviours of males against females (mean  $\pm$  S.E.). Different pictured histograms indicate a significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

Figure 6: Number of agonistic behaviours of females against males (mean  $\pm$  S.E.). The presence of a letter above histograms indicates a non-significant difference between the two types of males (relatedness, age). B1= Brothers of same brood (= same age), B2= Brothers of different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Kin males of different age. (A posteriori pairwise comparisons).







**Use of song for kin discrimination in male domestic canaries, *Serinus canaria***

Julie Chébaux<sup>\*</sup>, Katia Lehongre<sup>†1</sup>, Marie Monbureau<sup>\*</sup>, Michel Kreutzer<sup>\*</sup> & Nathalie Béguin<sup>\*</sup>

<sup>\*</sup> Laboratoire d’Ethologie et de Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre La Défense

<sup>†</sup> Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Ecole Normale Supérieure, Paris

Correspondence : J. Chébaux, Laboratoire d’Ethologie et de Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, 200 avenue de la République 92000 Nanterre, France.

*E-mail address* : julie.chebaux@gmail.com

<sup>1</sup>Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Ecole Normale Supérieure, 29 rue d’Ulm 75005 Paris

**Summary**

Birds use visual and vocal cues to discriminate kin. Most studies have analysed the use of calls for kin discrimination but few have tested kin discrimination via song. In some species, young males learn their songs from their father which could allow them to provide reliable information on relatedness. In the present study, we analysed song repertoire of males of an oscine species that learn their songs from their father, the domestic canary. A syllable repertoire analysis of males of different relatedness degrees (brothers, cousins and non-kin) and of different age revealed that kin and males of the same age had a more similar syllable repertoire than non-kin and males of a different age. A song syntax analysis revealed that brothers had the most similar song syntax compared to males of other relatedness degrees and ages. Secondly, we tested the capacity of kin discrimination via song by male domestic canaries. We played back male songs of kin (brothers and cousins) and non-kin to adult males. We found that male domestic canaries produced more calls to playbacks of cousins than to brothers and to non-kin. Results of the present study provide evidence that male domestic canaries can use relatedness information containing in songs for kin discrimination.

Key-words: bird, domestic canary, kin discrimination, *Serinus canaria*, song syntax, syllable repertoire.

## Introduction

Kin discrimination has been the focus of many behavioural studies in the last decade. Differential responses to conspecifics that correlate with genetic relatedness have been demonstrated in different types of interactions: parent-offspring (Draganoiu et al., 2006), sibling (Palestis & Burger, 1999; Sharp et al., 2005) and mate choice (Bateson, 1983). Kin discrimination has genetic benefits as inbreeding avoidance (Bateson, 1983). It could also increase inclusive fitness of members of cooperatively breeding birds (Hatchwell et al., 2001) or of males in lekking species that display with close relatives (Höglund et al., 1999; Petrie et al., 1999). Different modalities can be used for kin discrimination depending on the species. In fact, many studies show that animals can assess relatedness by odours, visual and/or acoustic cues (review in Tang Halpin, 1991). The latter modality includes calls and songs. Most research on the use of acoustic cues has focused especially on calls. Few studies have been realised on the use of song for kin discrimination (McGregor, 1989).

Most oscine birds learn their songs, which have a function in mate attraction and in territory defence. Song sharing, resulting from learning similar songs, tends to be important in vocal and social interactions between males that defend their territory (Hultsch & Todt, 2004; Beecher & Brenowitz, 2005). According to Kroodsma (2004), adult males with which young males will compete for their first breeding territory influence the song they will eventually crystallize. Song tutors are different according to species, some of them learn songs from their neighbours (savannah sparrows, *Passerculus sandwichensis* (Wheelwright et al., 2008), nightingales, *Luscinia luscinia* (Grießmann & Naguib, 2002), song sparrows, *Melospiza melodia* (Beecher et al.,

1994)) and others from their father (darwin's finches (Grant & Grant ,1996), domestic canaries in laboratory condition (Waser & Marler, 1977)).

Beecher & Brenowitz (2005) review that males that are able to learn their neighbour's song have increased reproductive success because they are more successful in acquiring and keeping territories. Thus, the familiarity level between individuals can influence male-male competition. The discrimination of the familiarity level between individuals may be realised through songs. In fact, different studies provide evidence that males respond differently to a neighbour's song than to a "stranger's" song (song sparrows, *Melospiza melodia*, (Beecher et al., 1996); acadian flycatchers, *Empidonax virescens*, (Wiley, 2005)), suggesting that males are able to discriminate familiar songs from non familiar male songs.

Several studies on birds revealed that genetic relatedness can also influence male-male interactions. For example, in species that learn their father's song, sons should share songs or parts of song with their fathers and with their siblings (Waser & Marler, 1977; Grant & Grant, 1996; Tchernichovski & Nottebohm, 1998). Females and males could use this similarity of song between kin to avoid inbreeding and competition for territories, respectively. Resident species have long-term associations with kin. During the breeding season, males could establish territories near kin, which suggests that they are able to recognize them. In black grouse, *Tetrao tetrix*, and in peacocks, *Pavo cristatus*, the inclusive fitness of males increases when they display with kin (Höglund et al., 1999; Petrie et al., 1999).

Concerning kin discrimination, most studies show that individuals are able to discriminate calls of their kin from calls of their non-kin (Burger et al., 1988; Sharp et al., 2005). To our knowledge, only one study has tested kin discrimination via song (Payne et al., 1988). This study shows that female splendid fairy wrens, *Malurus spendens*, discriminate between kin and non-kin songs when they are familiar with these individuals.

In the present study we analysed song repertoire of adult male domestic canaries, *Serinus canaria*, in relation with genetic relatedness and familiarity. The familiarity was observed by comparing song repertoire of males of the same age with males of a different age. Primers shared an early social experience different, longer, than latter. We also tested the capacity of discrimination via song of individuals of different relatedness degrees in adult male domestic canaries. We used this species because young males learn their songs from tutors (i.e. father) they heard during the learning phase and from their siblings (Waser & Marler, 1977). Moreover, male domestic canaries are an open-ended learner species (Nottebohm & Nottebohm, 1978), so it was interesting to test adult males that had the possibility to modify their song repertoire since childhood. Furthermore, previous experiments demonstrate that male canaries are able to discriminate between conspecific songs (Parisot et al., 2002) and that they are able to eavesdrop on male singing interactions, gathering information on the relative threat of singers (Amy & Leboucher, In press).

Firstly we analysed the syllable repertoire and the song syntax of adult 4 year-old males and compared them according to relatedness degrees and early social experience shared by individuals (same age or different age). Then, we tested the ability

of those males to discriminate between the songs of males with different degrees of relatedness from them: Brother and Cousin (i.e. kin) and Non-kin (birds without genetic relatedness). We measured the number of calls and songs produced by tested individuals during song playbacks.

## **Material and methods**

### *Subjects and Housing*

We used thirty-three 4-year-old males for this experiment. They were raised in our laboratory and belonged to an out bred form of heterogeneous genetic background. Hatching information about these canaries was referenced in order to accurately know their pedigree, their age and the social context of their rearing.

During a long-day photoperiod (LD 16:8) at 22°C, each clutch (3-4 hatchlings) was housed with their parents in the same cage (70 × 48 × 33 cm). All cages were placed in the same room with other families (parents and hatchlings). Thus birds could hear and see each other. In each cage, when a second brood hatched (that corresponded approximately to 45 days after the hatching of the first brood), all young weaned birds from the first brood were placed in aviaries (118 × 50 × 50 cm) with brood nestmates (males and females) in another room with the same photoperiod and temperature. Thus, all young birds from the same family and of others family, hatched at the same time (± maximum 15 days) were placed in this room with each other, at the same time. Young weaned from the following clutches were also moved to this room when other clutches hatched in their cage. Young from recent clutches were also moved in this room when they were weaned.

When young males started to sing (around six or seven months), males and females were separated in different aviaries. Males were placed in aviaries with males

that started to sing at the same time, so males were grouped in aviaries according to the time they started singing and not according to relatedness. Thus young male hatched at the same time shared an early experience (acoustic and/or visual) during a longer time than males hatched at a different time.

During the following four years, males were always in the same room but they were often moved from one aviary to another so they were not always with the same cage mates or neighbours. Long-day photoperiod (LD 16:8) and short-day photoperiod (LD 8:16) were alternated every six months. During these four years they were also moved to rooms containing other individuals of the laboratory. At the end of the experiment, they were involved in other behavioural experiments until their natural death.

They were provided with seeds daily, vitamins and hemp seeds twice weekly. Water was available ad libitum. All cages and aviaries contained perches and the number of individuals in an aviary did not exceed six.

### *Song Recordings*

Songs of the 33 males were recorded during a long-day photoperiod (LD 16:8), corresponding to a breeding season. Each male, housed in an individual wire cage (38 × 29 × 22 cm), was placed in a sound-attenuation chamber (44 × 45 × 50 cm inside and 63 × 62 × 74 cm outside) with a non-kin female in a separate cage. The sound-attenuation chamber was equipped with a Marantz professional PMD 670 recorder set at a 22 050 kHz sampling frequency and a Sennheiser microphone MD21-U (frequency response: 40Hz – 18 000Hz ± 2.5 dB).

*Songs Analysis*

The syllable repertoire (type of syllable) and the song syntax (i.e. the delivery of sequences of syllables) of 33 males were analysed. According to Güttinger (1979), vocal productions of more than 0.8 s were considered to be a song and sequences separated by a silence of 0.2 s were considered as two different songs. Because male canaries have large syllable repertoires, we analysed at least 120 s of song for each male because Hallé et al. (2003) provided evidence that this is sufficient to obtain 90% of the syllable repertoire. We classified and labelled each syllable according to seven parameters: duration, frequency bandwidth, mean frequency of the syllable, frequency modulation, symmetry of the syllable, number of elements in the syllable and repetition rate. For each of these features, two to six categories were defined. MATLAB software (The MathWorks, Natick, MA, USA) was used to determine how many birds produced each syllable. Since the song syntax (i.e. the delivery of sequences of syllables) seems to be important in the individual vocal signature of male canaries (Lehongre et al. 2009), we also analysed all the sequences of  $n$  syllable types for each bird, with  $n$  varying from two to ten. Then, we quantified how many birds produced each sequence by using MATLAB routines written by Lehongre.

MATLAB software was used also to compare all syllables of each male with all syllables of another male. The same procedure was done with sequences of syllables. These procedures were done for all males. Therefore, a sharing index in which the number of shared patterns in relation to the number of unshared patterns was calculated (Hultsch & Todt, 1981). This sharing index was calculated using the following equation:  $RS = Z / ((X + Y) - Z)$ , with  $X$  and  $Y$  being the number of patterns (syllables or sequences of syllables) of birds  $x$  and  $y$ , and  $Z$  being the number of shared patterns.

Thus, the sharing index could range from zero (no pattern shared) to one (all patterns shared).

We compared the syllable repertoire and the song syntax of males of different relatedness degrees (brothers, cousins and non-kins) and of different age. In fact, as cited above, as some males come from different broods, they could have hatched at different times. We differentiated males that were approximately the same age ( $\pm$  maximum 15 days) from those that were not. Six groups of males were obtained: Brothers of the same brood (= same age), Brothers of a different brood (= different age 2), Cousins of the same age, Cousins of a different age, Non-kin of the same age and Non-kin of a different age.

### *Playback Experiment*

#### *Stimuli songs*

Stimuli songs were constructed with Avisoft-SASLabPro (Raimund Specht, Berlin, Germany, 22 050 Hz sampling frequency, 16 bit). Stimuli corresponded to natural songs produced by kin males (a brother of a different brood and a cousin) and a non-kin male. Because of small sample of tested males we did not take into account age of stimuli male songs. Each stimulus consisted of a series of 3-11 phrases that were often repeated in the repertoire, reflecting the individual signature of male canaries (Lehongre et al., 2009). Since all phrases were not the same time length, songs were standardised for time and not for the number of successive phrases. Songs lasted 6.5 s and were repeated 5 times, separated by a 9 s silence to build a 'song bout'. Each 'song bout' lasted 1 min 17s. The volume of all stimuli was matched using Goldwave v 5.20.

We attempted to use each male song only once in each category. However, due to the constraints of our experimental design, some male songs were used more than once in each category (Brother of a different brood/Cousin/Non-kin male). When the song of a male was heard by more than one tested male (i.e. as a brother of a different brood for tested male 1 and a cousin for tested male 2) different recordings of the same song sequence were used to make up each song stimuli, to avoid pseudoreplication (Kroodsma et al., 2001).

### *Experimental design*

Fifteen males were tested with a male song of each of the three different relatedness degrees. Males were tested in a long-day photoperiod because Del Negro et al. (2005) showed that they are more selective than in short-day conditions. During tests they were placed in a sound-attenuation chamber in which they had a 15 min period of familiarisation. Then, testing began and lasted 11 min 25 s: presentation of three different 'song bouts' ( $3 \times 1 \text{ min } 17 \text{ s}$ ) separated by a 1 min 17 s silence ( $2 \times 1 \text{ min } 17 \text{ s}$ ). Males were tested six times. The order of stimuli presentation, days and hours of tests were randomized. Songs were diffused with a MP3 player Archos XS 10D, supporting .wav sound files connected to Sony SRS-A202 loudspeakers (frequency response to 100 Hz to 20 kHz), placed in the sound-attenuation chamber.

The number of calls produced and the number of songs sung by tested males were noted. The number of calls has been shown to be a reliable measure for studying song discrimination in male domestic canaries (Parisot et al., 2002). Observers were naive because the 'song bouts' were arbitrarily coded.

*Statistics*

In song analyses, from the 33 male song repertoires analysed, syllable repertoire and song syntax were compared for only 22 individuals who possessed both a brother and a cousin. Acoustic data from the 11 other males were used for analyses for the 22 males cited before. For each 22 males which song repertoire were analysed, sharing indexes were compared to those of males of different relatedness degrees and age, so those data were analysed with generalized linear mixed effect models (GLMM, (Pinheiro & Bates, 2000; Bates, 2005)). To reach conditions of use (normality of residuals and homogeneity of variance), values of sharing indexes compared using GLMM (*lmer* in R package *lme4*; (Bates & DebRoy, 2004)) where data presented a Poisson distribution. In these models the effect of “relatedness” (Brother, cousin and non-kin male) and “age” (same age, different age) were considered as fixed and the “individuals” were treated as a random effect in order to account for the repeatability of observations. Three types of cousins were determined. Male cousins could have fathers that were brothers (FA-FA cousins), mothers that were sisters (MO-MO cousins) or father and mother siblings (FA-MO cousins), so we verified the effect of the “origin of cousins” with GLMM too. Effects of “origin of cousins” and “age” were considered as fixed and the “individuals” were considered as random effect. Significance of the different effects was estimated using likelihood ratio tests (LR tests, compared to a Chi<sup>2</sup> distribution; (Pinheiro & Bates, 2000)). Statistical tests were considered significant at  $P \leq 0.05$ .

In the playback experiment, each male was tested six times, so data were not truly independent. Thus, they were analysed with generalized linear mixed effect models too. The number of calls produced during ‘song bouts’ were compared using

GLMM where data presented a Poisson distribution. In these models the effect of “relatedness” (Brother of a different brood, cousin and non-kin male) was considered as fixed and the “individuals” were treated as a random effect in order to account for the repeatability of observations.

Only five males sang in response to playbacks therefore a Friedman Repeated Measures of Analyses of Variance on Ranks was used to compare the number of songs sung.

The influence of the origin of cousins on call rate was analysed with a GLMM because data presented a Poisson probability distribution and individuals were observed several times. The effect “type of cousin” was considered as fixed and the “individuals” were considered as a random effect. For this data, the effect “origin of cousin” was only tested on call rate, and not song rate, because all categories of cousins were not present in the few males that sang during playbacks.

The call rates were also tested with GLMM estimating the effect of the “number of phrases”. “Individuals” were treated as a random effect and the “number of phrases” was the fixed effect. Because of few data on number of songs emitted, a Wilcoxon test was used to compare the number of songs produced during song stimuli containing 1-5 phrases with songs stimuli containing 6-11 phrases.

All tests were performed with R software version 2.8.0 and SigmaStat version 3.11.

## **Results**

### *Song analyses*

Individual syllable repertoire size was estimated at  $20.7 \pm 1.7$  syllables (mean  $\pm$  SE). Kin and non-kin males shared syllables and sequences of syllables of two and three syllables but none of the males shared sequences of syllables up to four.

*Analysis of syllable repertoire* We observed that the sharing index was significantly different with respect to relatedness and age (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 731.33$ ,  $P < 2.2e-16$ ; for age effect:  $\chi^2_1 = 554.33$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 199.34$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Kin males and those of same age (B1>C1) shared more syllables than non-kin and males of different age (B2>C2>NK1>NK2) (Figure 2).

*Analysis of song syntax* Results revealed that the sharing index for sequences of two syllables was significantly different according to relatedness and age (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 233.31$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; for age effect:  $\chi^2_1 = 87.00$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 370.11$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Brothers of same brood shared more sequences of two syllables than males of other relatedness degree and age (Figure 3). The sharing index was significantly different according to relatedness and age for sequences of three syllables (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 365.5$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ; for age effect:  $\chi^2_1 = 31.72$ ,  $P = 1.778e-08$ ,  $N = 22$ ; for relatedness\*age interaction:  $\chi^2_2 = 550.95$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). Brothers of same brood tended to share more sequences of three syllables than other males (Figure 4, Table 1).

*Origin of cousins* There were 24 FA-FA cousins, 31 FA-MO cousins and 7 MO-MO cousins. Results for the syllable repertoire analysis showed an effect of the origin of cousins (GLMM, LR test for origin of cousins effect:  $\chi^2_2 = 96.06$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ) and age (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 162.66$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ) on the sharing index. Interaction between the two factors was also significant (GLMM, LR test

for origin of cousins\*age interaction:  $\chi^2_2 = 9.42$ ,  $P = 0.0089$ ,  $N = 22$ ). For male cousins of the same age, cousins by father brothers (FA-FA cousins) shared more syllables than male cousins by father and mother siblings (FA-MO cousins) and than male cousins by mother sisters (MO-MO cousins) (Figure 5, Table 2). Males FA-MO cousins of the same age shared more syllables than males MO-MO cousins of the same age (Figure 5, Table 2). However, for males of a different age, males FA-FA cousins shared more syllables than males FA-MO cousins and than male MO-MO cousins. But there was no difference between males FA-MO cousins of a different age and males MO-MO cousins of a different age (Figure 5, Table 2). Male cousins of the same age shared more syllables than males cousins of different age except for MO-MO cousins (Figure 5, Table 2). The origin of cousins only had an effect on sharing index for sequences of two syllables (GLMM, LR test for origin of cousins effect:  $\chi^2_2 = 100.09$ ,  $P < 2.2e-16$ ,  $N = 22$ ). The age effect and the interaction between the age effect and the origin of cousins effect had no effect on the sharing index (GLMM, LR test for age effect:  $\chi^2_1 = 0.12$ ,  $P = 0.7303$ ,  $N = 22$ ; for origin of cousins\*age interaction:  $\chi^2_2 = 0.71$ ,  $P = 0.7017$ ,  $N = 22$ ). FA-FA cousins shared more sequences of two syllables than FA-MO cousins (Figure 6). Statistics were not done for sequences of three syllables because of the small sample of data (only six out of 22 males shared sequences of three syllables with their cousins).

### *Playback experiment*

Relatedness had a significant effect on the number of calls produced by tested males (GLMM, LR test for relatedness effect:  $\chi^2_2 = 15.037$ ,  $P = 5.428e-4$ ,  $N = 15$ ) (Figure 1). Males emitted more calls when they heard their cousin's songs. There was no difference on the number of calls produced when males heard songs of brothers of a different brood or non-kin males. Males that sang in response to playbacks did not sing

significantly differently for any degree of relatedness (Friedman test:  $F_2 = 1.529$ ,  $P = 0.522$ ,  $N = 5$ ).

There were 6 FA-FA cousins, 8 FA-MO cousins and 1 MO-MO cousins. There was no effect of the origin of cousins on call rates (GLMM, LR test for origin of cousins effect:  $\chi^2_1 = 0.0279$ ,  $P = 0.8674$ ,  $N = 15$ ). Effectives for MO-MO cousins were weak so results were difficult to interpret. Diversity of songs had no effect on call rate (GLMM, LR test for number of phrases effect:  $\chi^2_1 = 2.4914$ ,  $P = 0.1145$ ,  $N = 15$ ) or on songs sung (Wilcoxon test:  $W = -6$ ,  $P = 0.438$ ,  $N = 5$ ).

## Discussion

The aim of the present study was firstly to analyse song repertoire of males of different relatedness degrees and ages (effect of early social experience, familiarity). Secondly, to test the capacity of male domestic canaries to discriminate male songs of different relatedness.

This study showed that song sharing between male canaries varied according to relatedness and age and that song was used to discriminate songs of males of different relatedness degrees. In fact, results showed that kin and males of same age had a syllable repertoire more similar than non-kin and males of different age. Thus, brothers have a more similar syllable repertoire than cousins and non-kin males. In addition, males of same age have a more similar syllable repertoire than males of a different age. Thus, in descending order, syllable repertoire similarity was as follows: kin males of same age, kin males of different age, non-kin males of same age and different age non-kin males. Values of sharing index for sequences of two and three syllables revealed that brothers of same brood shared more sequences of syllables than any other male of

different relatedness degrees and ages. Thus, the song syntax seemed to be similar between brothers of same brood but different for other relatedness degrees. Waser & Marler (1977) reared young male canaries with their parents in acoustic isolation chambers. They found that sons learn their songs from their father and siblings. In our experiment, each clutch was housed in a cage with their parents, with other families in the same room for 45 days. According to Nottebohm (1993), canaries start to develop their song during this period. Generally, oscine birds acquire songs in two phases. First, there is an auditory learning phase where males hear and memorize tutors' songs. Then, during a vocal learning phase, males develop the motor program that translates memorized sound patterns into song behaviour. Canaries start producing subsongs around the age of 40 days, which lets us suppose that our birds memorized their father's song before they were separated from their parents. After being separated from their parents, our male domestic canaries stayed with their brood mates, during which time siblings were able to learn song features from each other. Thus, although our young males were raised in natural acoustic environment (i.e. with other males than their father) and not in control isolated acoustic environment, relatedness information were present in their song. Our results are in accordance with those of Waser & Marler (1977). The fact that there is a strong resemblance between songs of brothers of the same brood and less between songs of brothers of a different brood suggested that our males probably learned the songs of their father but also those of their siblings. A future experiment should be realised to confirm that young males learn songs of their father in a natural acoustic environment. However, results of the present study suggested that songs of male domestic canaries contained information on relatedness. Other studies show similar results. In similar experimental conditions Tchernichovski & Nottebohm (1998) found that young zebra finches, *Taeniopygia guttata*, learn their songs from their

father but that the number of siblings in the clutch influences this learning. Young male zebra finches copy less of their father's song elements when there are more siblings in the clutch. In darwin's finches, another study of (Grant & Grant, 1996) showed that in the field, siblings have similar songs learned from their father.

We also tested the similarity of syllable repertoire and song syntax between cousins. We determined three types of cousins: male cousins whose fathers were brothers (FA-FA cousins), male cousins whose father or mother were siblings (FA-MO cousins) and finally, male cousins whose mothers were sisters (MO-MO cousins). We found that, for males hatched at the same time, FA-FA cousins had more similar syllable repertoires and song syntax than FA-MO cousins and than MO-MO cousins. For males hatched at a different time, only FA-FA cousins had more similar repertoire than FA-MO cousins and MO-MO cousins. We also found an effect of age; these three types of male cousins of the same age shared more syllables than the three types of cousins of different age except for MO-MO cousins. Those results may be taken precociously because of the small sample of MO-MO cousins. However, they could suggest an influence of age and of the paternal line on song learning because the similarity of syllable repertoire and song syntax is more important when individuals had parent brothers or sister-brothers (i.e. FA-FA cousins and FA-MO cousins). Influence of the paternal line was also found in male darwin's finches whose song resembles paternal grandfather's but not maternal grandfather's song (Grant & Grant, 1996).

Canaries are considered to be open-ended learners because although males learn their song from tutors (i.e. their father) and their siblings (Waser & Marler, 1977) during the critical learning phase (their first year), they also modify their repertoire throughout adulthood (Nottebohm & Nottebohm, 1978). We used 4-year-old males and we observed that songs of our males still contained information relative to relatedness.

Thus, it appeared that although males modified their songs throughout their life, some syllables and song syntax learned during their first month of life were important since they persisted in adulthood. Brothers of same brood and cousins of the same age are the individuals that had the most similar syllable repertoire. Furthermore, males of the same age had a more similar syllable repertoire than males of a different age. Thus, it appeared that relatedness and early social experience between individuals of the same age were important in song learning. Lehongre et al. (2006) also found that song models heard during the first month of life are important. In their experiment, males reared without a typical conspecific adult until sexual maturity develop abnormal songs, and although they were then placed with conspecifics for two years, they fail to rectify these abnormalities. More experiments are needed to separate more precisely the two factors (early social experience and relatedness).

In the playback experiment, we presented songs of a brother of different brood, cousin and non-kin males. We found that males gave higher responses to the playback of cousins' songs than brothers' and non-kin songs. Thus, this study suggested that adult male canaries were able to discriminate songs of male cousins, from songs of brothers of different brood and non-kin males. Results seemed to indicate that the origin of cousins had no effect on male responses but we have to be careful because of the small sample of MO-MO cousins. The lack of discrimination between songs of brothers and non-kin males prevent us to conclude to a discrimination of songs of kin from songs of non-kin males. However, this study is one of the first to demonstrate the capacity of birds to discriminate songs of males of different degrees of relatedness. Results of the two experiments (playback procedure and song analyses) did not match exactly but according to results obtained for the similarity of the syllable repertoire (Figure 1), it

seems that males emitted more calls to songs of males with which they had a more similar syllable repertoire (i.e. cousins). This latter hypothesis would be in accordance with the results of Lehongre (2007) who found that males respond more to familiar males (that live together for two years), than to non familiar males. Thus study also showed that familiar males have a more similar song repertoire than non-familiar. Our syllable repertoire and song syntax analyses provided evidence of the effect of age (i.e. early social experience) on song learning. We could not test this effect of age for our playback experiment because of small sample of males tested but it would be interesting to take this effect into account in a future experiment.

Kin discrimination by song could be difficult to study because males often learn songs of their neighbours (McGregor, 1989). Furthermore, songs are generally learned and not only genetically determined and it may result in kin discrimination errors because in some species where brood parasitism or extra-pair paternity occur offspring will not learn songs of their genetic father. However, one study demonstrated in great tits, *Parus major*, that females use songs to predict the relatedness of their mates (McGregor & Krebs, 1982). Our study also provided evidence that male domestic canaries discriminate songs of male cousins from songs of brothers and non-kin males. Thus, it appears that in some species, like great tit and domestic canary, songs convey reliable information on relatedness and that individuals could use this information.

According to Tang-Martinez (2001), individuals can discriminate kin either by “direct familiarisation”: subjects must have had previous association with kin in order to discriminate, or by “indirect familiarisation”: subjects can discriminate kin individuals with which they had no previous association. Among kin discrimination studies in birds and mammals, few had demonstrated discrimination by “indirect familiarisation”, most have shown kin discrimination by “direct familiarisation” (review in Nakagawa &

Waas, 2004). In our study, we can suppose that our birds discriminate kin from non-kin individuals by “direct familiarisation” because they lived together for four years and thus have a common experience. In order to test whether “indirect familiarisation” is used for kin discrimination in male domestic canaries, we could test them with the songs of non-familiar males of the same degree of relatedness that we used.

Kin discrimination may have several adaptative explanations. In species with a relatively low dispersal rate, kin recognition mechanisms could help females to avoid inbreeding (Grant & Grant, 1996). For males, kin discrimination could reduce aggression between kin and thus increase inclusive fitness of individuals as Petrie et al. (1999) and Ensminger & Meikle (2005) demonstrate in peacocks and in house mice, respectively. In the present study, we provided evidence that male domestic canaries were able to discriminate songs of male of different relatedness degrees. It would be interesting to test this capacity on island canaries which are a resident species and in which males defend their territory during breeding (Voigt et al., 2003). It may be advantageous for males to be able to recognize kin in order to establish territories near each other and to reduce aggression between males during territories establishment.

Several studies have shown that female domestic canaries were able to learn and recognize different songs of conspecific males (Nagle & Kreutzer, 1997; Béguin et al., 2006). Therefore, it could be interesting to test their capacity to discriminate songs of male kin, which could be used in mate choice.

### **Aknowledgements**

J.C. is supported by the French Ministry of National Education. The authors thank Colette Dessaleux and Philippe Groué for taking care of birds. They also thank David

---

Grimardias for his help with statistic analyses. The experiments comply with the French laws concerning animal care (laboratory agreement number: A92-050-01 provided by the “Direction des Services Vétérinaires des Hauts-de-Seine”, France). Dr Nathalie Béguin and Pr Michel Kreutzer have experimental permissions (Dr Nathalie Béguin agreement number: AE 92-246 ; Pr Michel Kreutzer agreement number: AE 92-233, provided by the “Direction des Services Vétérinaires des Hauts-de-Seine”, France).

## References

- Amy, M. & Leboucher, G. (In press). Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. – *J. Ethol.*
- Barnard, C. J. & Fitzsimons, J. (1988). Kin recognition and mate choice in mice: the effects of relatedness, familiarity and social interference on intersexual interaction. – *Anim. Behav.* 36:1078-1090.
- Bates, D. (2005). Fitting linear mixed models in R. *R News.* 5:27-30.
- Bates, D. M. & DebRoy, S. (2004). Linear mixed models and penalized least squares. – *J. Multiv. Anal.* 91:1-17.
- Bateson, P. (1983). Optimal outbreeding. In: *Mate Choice* (Bateson, P., ed.). Cambridge University Press, pp. 257-277.
- Beecher, M. D. & Brenowitz, E. A. (2005). Functional aspects of song learning in songbirds. - *TREE.* 20:143-149.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E. & Stoddard, P. K. (1994). Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. - *PNAS.* 91:1450-1454.
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., Campbell, E. S. & Horning, C. L. (1996). Repertoire matching between neighbouring song sparrows. – *Anim. Behav.* 51:917-923.
- Béguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. & Kreutzer, M. (2006). Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*). within a breeding season. - *Acta ethol.* V9:65-70.
- Burger, J., Gochfeld, M. & Boarman, W. I. (1988). Experimental evidence for sibling recognition in common terns (*Sterna hirundo*). - *The Auk.* 105:142-148.

- Busquet, N. & Baudoin, C. (2005). Odour similarities as a basis for discriminating degrees of relatedness in rodents: evidence from *Mus spicilegus*. – Anim. Behav. 70:997-1002.
- Del Negro, C., Lehongre, K. & Edeline, J. M. (2005). Selectivity of Canary HVC Neurons for the Bird's Own Song: Modulation by Photoperiodic Conditions. - J. Neuro. 25:4952-4963.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M. (2006). In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. – Anim. Behav. 71:1039-1046.
- Ensminger, A. L. & Meikle, D. B. (2005). Effects of male relatedness and agonistic behaviour on reproduction and odour preferences of female house mice, *Mus domesticus*. – Anim. Behav. 69:1147-1155.
- Grant, B. R. & Grant, P. R. (1996). Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's Finches. - Evolution. 50:2471-2487.
- Grießmann, B. & Naguib, M. (2002). Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*). and its Implications for Communication. - J. Ethol. 108:377-387.
- Güttinger, H. R. (1979). The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organisation in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. - Z. Tierpsychol. 49:285-303.
- Hallé, F., Garh, M. & Kreutzer, M. (2003). Effects of unilateral lesions of HVC on song patterns of male domesticated canaries. - J. Neurobio. 56:303-314.
- Hatchwell, B. J., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A. (2001). Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. - Proc. R. Soc. Lond. B. 268:885-890.

- Höglund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, P. T. & Lindell, J. (1999).  
Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks.  
- Proc. R. Soc. Lond. B. 266:813-816.
- Hultsch, H. & Todt, D. (1981). Repertoire sharing and song post distance in  
nightingales (*Luscinia megarhynchos*).. – Behav. Ecol. Sociobiol. 8:183-188.
- Hultsch, H. & Todt, D. (2004). Learning to sing. In: Nature's Music. The Science of  
Birdsong. (Marler, P. & Slabbekoorn, H., ed.). Elsevier Academic Press, pp. 80-  
107
- Kroodsma, D. (2004). The diversity and plasticity of birdsong In: Nature's Music. The  
Science of Birdsong. (Marler, P. & Slabbekoorn, H., ed.).Elsevier Academic  
Press, pp. 513
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S. & Liu, W. C. (2001).  
Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. – Anim.  
Behav. 61:1029-1033.
- Lehongre, K. (2007). Propriétés auditives des neurones d'une structure spécialisée dans  
la production du chant chez le canari: codage des vocalisations de l'individu. Ph.D.  
thesis, University of Pierre et Marie Curie.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S. & Del Negro, C. (2008). Individual Signature in  
Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. – J. Ethol.  
114:425-435.
- Lehongre, K., Lenouvel, P., Draganoiu, T. & Del Negro, C. (2006). Long-term effect of  
isolation rearing conditions on songs of an 'open-ended' song learner species,  
the canary. – Anim. Behav. 72:1319-1327.
- Lehongre, K., Aubin, T. & Del Negro, C. (In press). Influence of social conditions in  
song sharing in the adult canary. – Anim. Cogn.

- McGregor, P. K. (1989). Bird song and kin recognition: potential, constraints and evidence. - *Ethol. Ecol. Evol.* 1:123-127.
- McGregor, P. K. & Krebs, J. R. (1982). Mating and song sharing in the great tit. - *Nature.* 297:60-61.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. (1997). Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. - *Behaviour.* 134:89-104.
- Nakagawa, S. & Waas, J. R. (2004). 'O sibling, where art thou?'- a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. - *Biological Reviews.* 79:101-119.
- Nottebohm, F. (1993). The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. - *Neth. J. Zool.* 43:193-234.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E. (1978). Relationship between song repertoire and age in the canary. - *Z. Tierpsychol.* 46:298-305.
- Palestis, B. G. & Burger, J. (1999). Individual sibling recognition in experimental broods of common tern chicks. - *Anim. Behav.* 58:375-381.
- Parisot, M., Vallet, E., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2002). Male canaries discriminate among songs: call rates is a reliable measure. - *Behaviour.* 139:55-63.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Rowley, I. (1988). Kin and social relationships in splendid fairy-wrens: recognition by song in a cooperative bird. - *Anim. Behav.* 36:1341-1351.
- Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T. (1999). Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. - *Nature.* 401:155-157.
- Pinheiro, J. C. & Bates, D., eds (2000). *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer, New York

- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. – *Nature*. 434:1127-1130.
- Tang-Martinez, Z. (2001). The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. – *Behav. Processes*. 53:21-40.
- Tang Halpin, Z. (1991). Kin recognition cues of vertebrates. In: *Kin recognition*. (Hepper, P. G., ed.). Cambridge University Press, pp. 220-258
- Tchernichovski, O. & Nottebohm, F. (1998). Social inhibition of song imitation among sibling male zebra finches. – *PNAS*. 95:8951-8956.
- Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M. (2003). Mate fidelity in a population of Island Canaries (*Serinus canaria*). in the Madeiran Archipelago. – *J. Ornithol.* 144:86-92.
- Waser, M. S. & Marler, P. (1977). Song learning in Canaries. – *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91:1-7.
- Wheelwright, N. T., Swett, M. B., Levin, I. I., Kroodsma, D. E., Freeman-Gallant, C. R. & Williams, H. (2008). The influence of different tutor types on song learning in a natural bird population. – *Anim. Behav.* 75:1479-1493.
- Wiley, R. H. (2005). Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. – *Anim. Behav.* 70:237-247.

**Table 1**

Differences of least square means in the final GLMM for the sharing index for sequences of three syllables

B1= Brothers of same age, B2= Brothers of a different age, C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of a different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Nin males of a different age.

**Table 2**

Differences of least square means in the final GLMM for the sharing index for one syllable according to the origin of cousins and age

FA-FA1= Cousins of the same age from fathers that were brothers, FA-MO1= Cousins of the same age from a father or a mother that were brother-sister, MO-MO1= Cousins of the same age from mothers that were sisters, FA-FA2= Cousins of a different age from fathers that were brothers, FA-MO2= Cousins of a different age from a father or a mother that were brother-sister, MO-MO2= Cousins of a different age from mothers that were sisters.

**Figure 1.** Calls produced (mean  $\pm$  S.E) by ‘tested’ males during playback experiments.

B2= Brothers of different age, C= Cousins, NK= Non-kin males. Similar pictured histograms indicate non-significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

**Figure 2.** Sharing index for one syllable (mean  $\pm$  SE) according to relatedness and age.

B1= Brothers of same brood (= same age), B2= Brothers of different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of a different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Kin males of a different age. Similar pictured histograms indicate non-significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

**Figure 3.** Sharing index for sequences of two syllables (mean  $\pm$  SE) according to relatedness and age. B1= Brothers of same brood (= same age), B2= Brothers of

different brood (= different age), C1= Cousins of the same age, C2= Cousins of a different age, NK1= Non-Kin males of the same age, NK2= Non-Kin males of a different age. Similar pictured histograms indicate non-significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

**Figure 4.** Sharing index for sequences of three syllables (mean  $\pm$  SE) according to relatedness and age.

**Figure 5.** Sharing index for one syllable (mean  $\pm$  SE) according to origin of cousins and age.

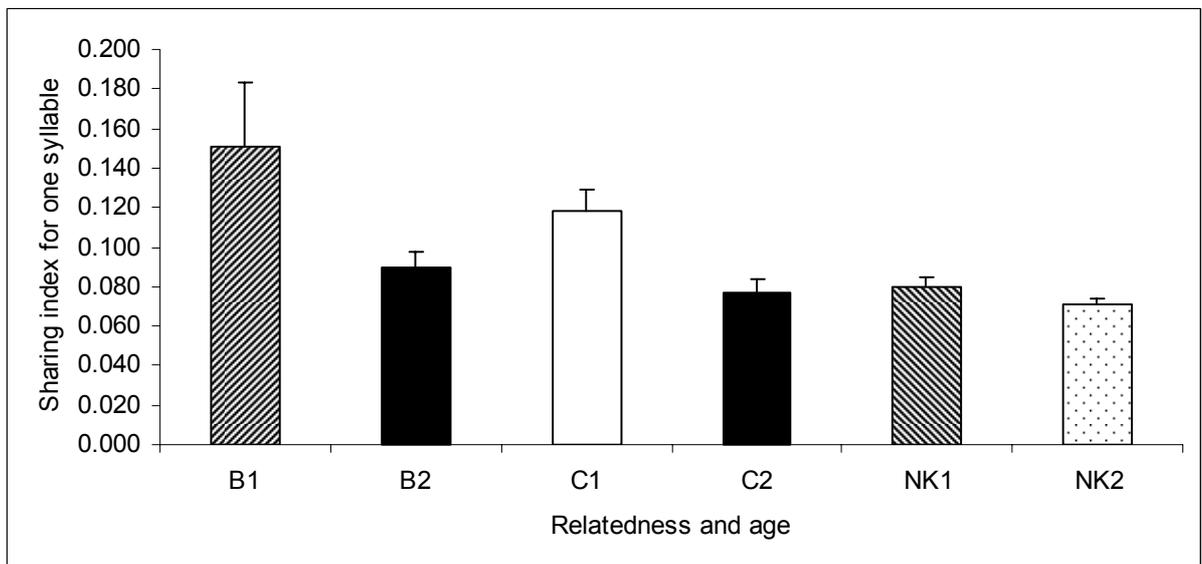
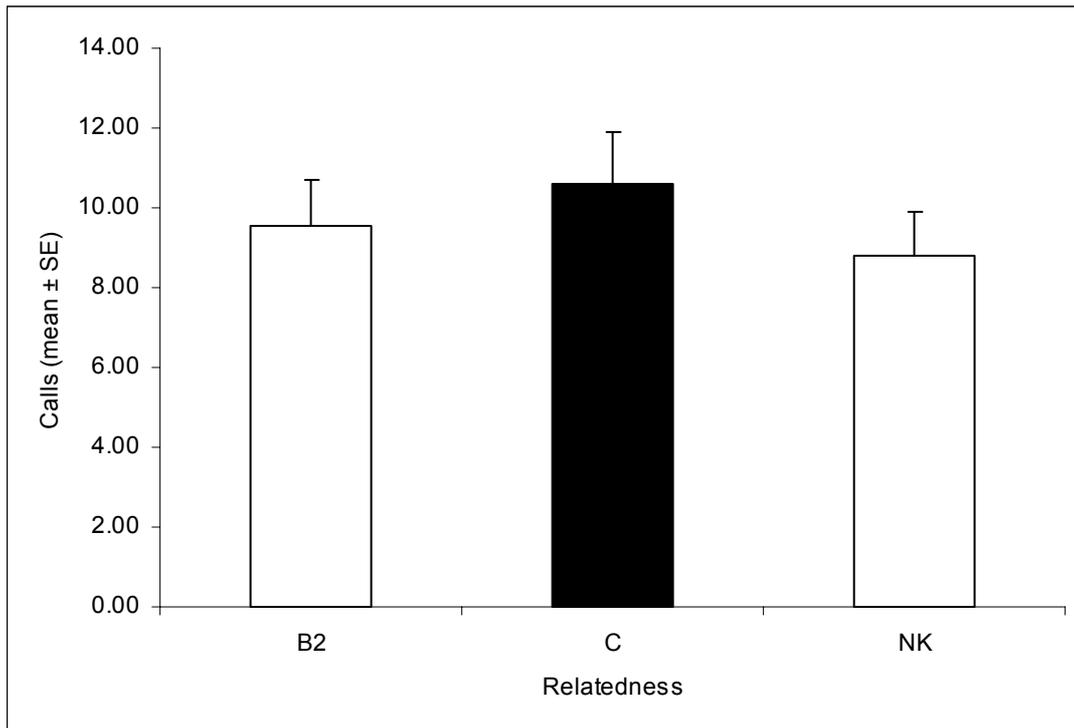
**Figure 6.** Sharing index for sequences of two syllables (mean  $\pm$  SE) according to origin of cousins. FA-FA= Cousins from fathers that were brothers, FA-MO= Cousins from a father or a mother that were siblings, MO-MO= Cousins from mothers that were sisters. Different pictured histograms indicate a significant difference (A posteriori pairwise comparisons).

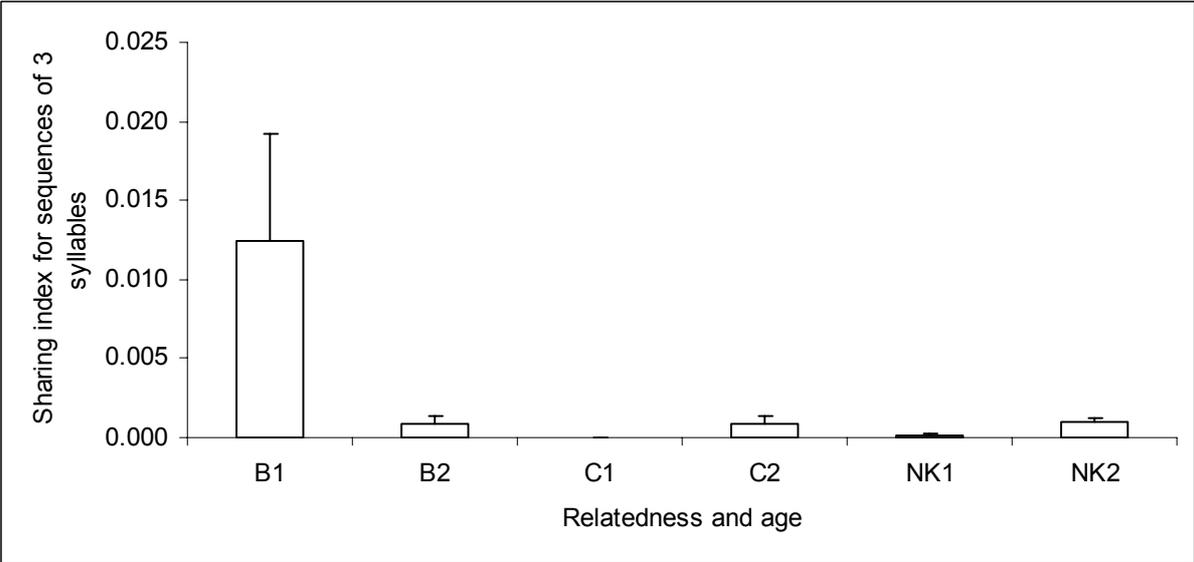
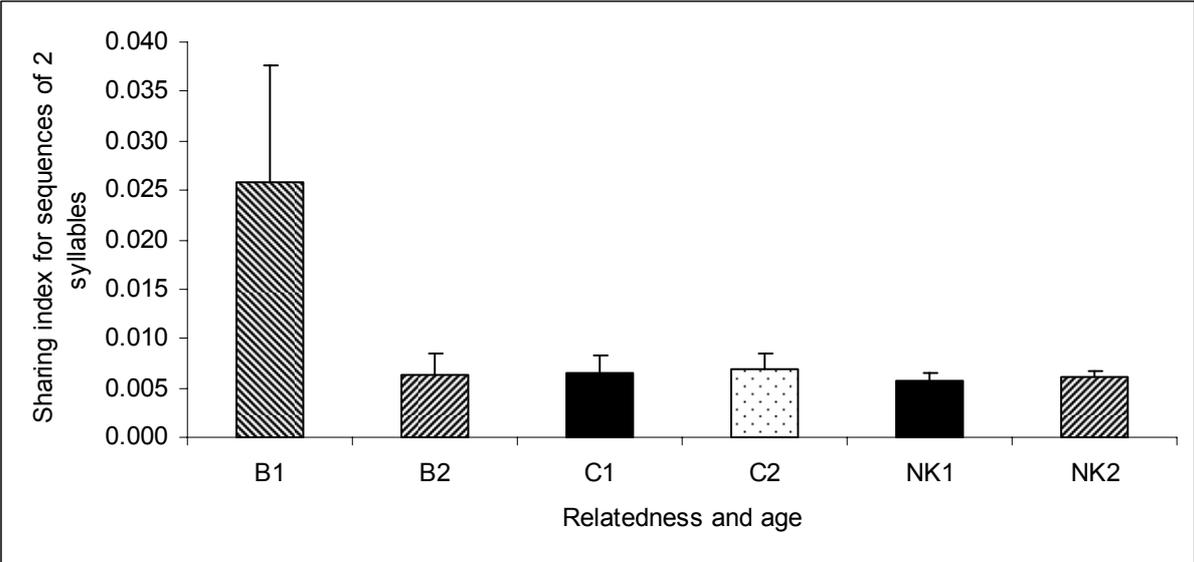
---

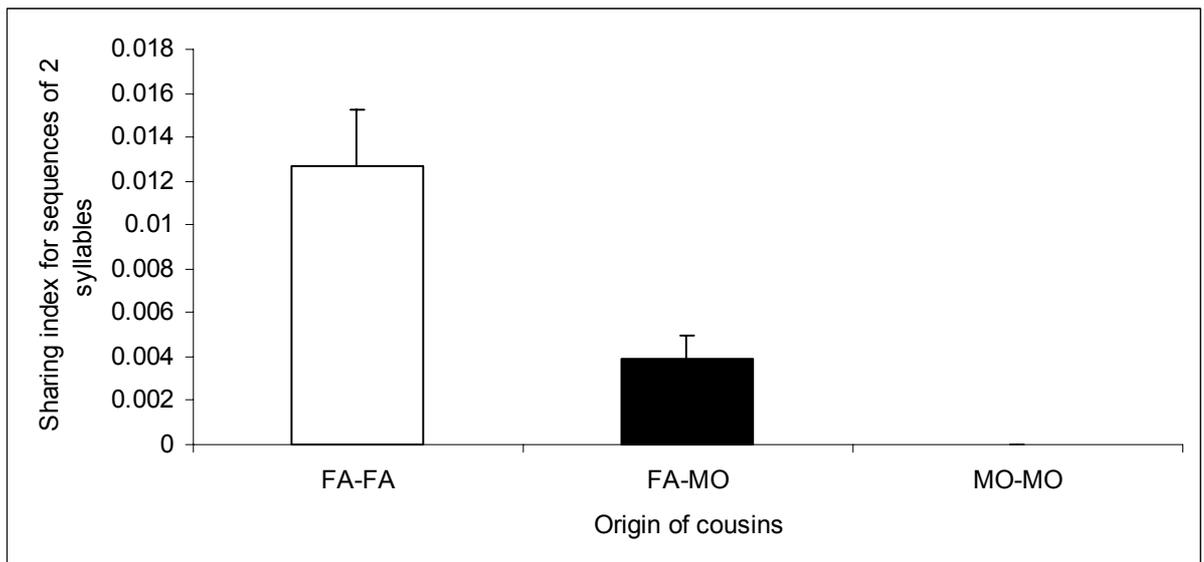
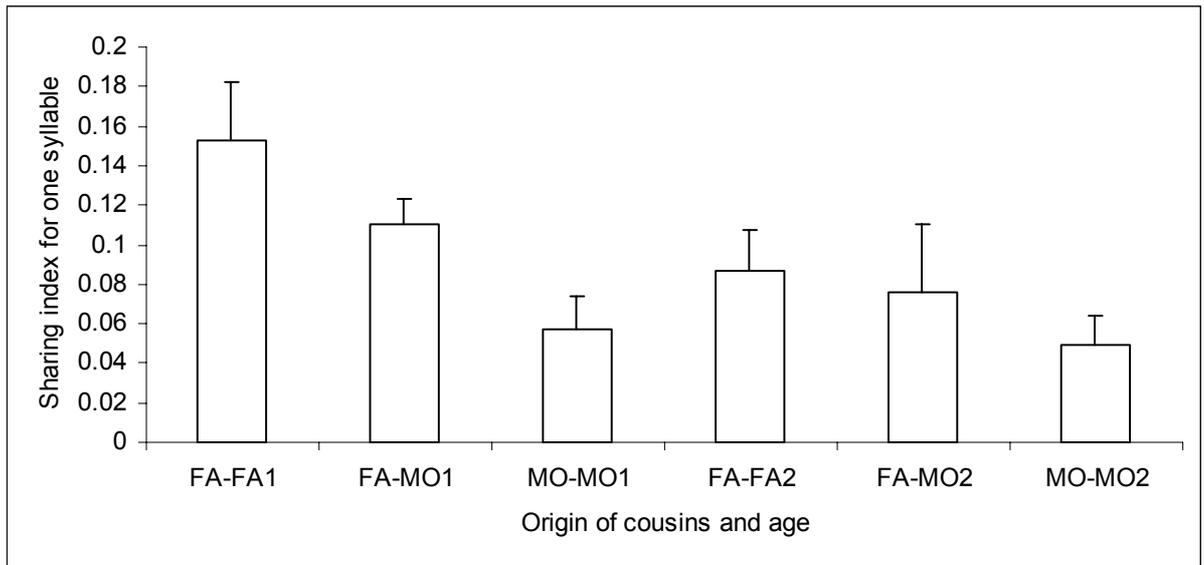
Difference	Estimate $\pm$ SE	z value	<i>P</i>
B1-B2	-0.584 $\pm$ 0.026	-22.29	< 2e-16
B1-C1	-0.366 $\pm$ 0.026	-13.59	< 2e-16
B1-NK1	-0.611 $\pm$ 0.023	-26.44	< 2e-16
B2-C2	-0.032 $\pm$ 0.021	-1.51	0.131
B2-NK1	-0.407 $\pm$ 0.028	-14.30	< 2e-16
B2-NK2	-0.204 $\pm$ 0.017	-12.01	< 2e-16
C1-B2	-0.333 $\pm$ 0.034	-9.72	< 2e-16
C1-C2	-0.250 $\pm$ 0.023	-10.76	< 2e-16
C1-NK1	-0.246 $\pm$ 0.020	-12.21	< 2e-16
C2-B1	0.333 $\pm$ 0.021	9.72	< 2e-16
C2-NK2	-0.171 $\pm$ 0.016	-10.67	< 2e-16
NK1-C2	-0.074 $\pm$ 0.025	-2.88	0.004
NK1-NK2	-0.176 $\pm$ 0.012	-13.85	< 2e-16
NK2-B1	0.407 $\pm$ 0.028	14.30	< 2e-16
NK2-C1	0.074 $\pm$ 0.025	2.88	0.003

---

Difference	Estimate $\pm$ SE	z value	<i>P</i>
FA-FA1/FA-MO1	-0.266 $\pm$ 0.044	-5.99	2.12e-09
FA-FA1/MO-MO1	-0.882 $\pm$ 0.086	-10.23	< 2e-16
FA-FA1/FA-FA2	-0.483 $\pm$ 0.044	-10.76	< 2e-16
FA-MO1/MO-MO1	-0.616 $\pm$ 0.083	-7.41	1.30e-13
FA-MO1/FA-MO2	-0.426 $\pm$ 0.035	-12.05	< 2e-16
FA-MO1/FA-FA2	-0.057 $\pm$ 0.050	-1.13	0.2564
MO-MO1/MO-MO2	0.016 $\pm$ 0.163	0.104	0.9174
FA-FA2/FA-MO2	-0.209 $\pm$ 0.041	-5.04	4.78e-07
FA-FA2/MO-MO2	-0.381 $\pm$ 0.139	-2.73	0.0063
FA-FA2/MO-MO1	-0.500 $\pm$ 0.164	-3.05	0.0022
FA-MO2/MO-MO2	-0.172 $\pm$ 0.145	-1.19	0.2341
FA-MO2/FA-FA1	0.057 $\pm$ 0.050	1.13	0.2570
FA-MO2/MO-MO1	-0.443 $\pm$ 0.165	-2.68	0.0074
MO-MO2/FA-FA1	0.500 $\pm$ 0.164	3.05	0.0022
MO-MO2/FA-MO1	0.443 $\pm$ 0.165	2.68	0.0074









## **Méthode de détermination des liens de parenté par analyse d'ADN extrait à partir de plumes (utilisation du Kit ADIAPURE (ADIAGENE)).**

La méthode de référence est celle basée sur l'utilisation des microsatellites de l'ADN à partir des microsatellites suivants : Ase19, Ase43, LOX2, LOX7, LOX1, LOX3.

A partir de l'ADN recueilli, deux réactions d'amplification de l'ADN ou « multiplexe » sont réalisées avec les amorces des marqueurs microsatellites. Les ADN amplifiés sont détectés par fluorescence sur le séquenceur automatique d'ADN (ABI PRISM 3130XL).

### ***MULTIPLÉXE 1***

Amorces de PCR

Ase19_rev	TCTGCCCATTTAGGGAAAAGTC
Ase19_for	[5HEX]TAGGGTCCCAGGGAGGAAG
Ase43_for	[6-FAM] ATTGTGTGGGATTTGCAT
Ase43_rev	TTGCTGTGCAGTTTGCTTTT
LOX2_for	[5HEX]caggcagagtggacattatg
LOX2_rev	cagtttcatgtggatttttag
LOX7_for	[6-FAM]aacctaagcacattattcagc
LOX7_rev	aacaataacataggtcagaagc

### ***MULTIPLÉXE 2***

Amorces de PCR

LOX1_for	[6-FAM]atgatggtaagtctaataaagc
LOX1_rev	ccacacacattcactctattg
LOX3_for	[5HEX]ttctgtggtgaagtttctggag
LOX3_rev	ccaaccattccatgacaac

## **Mode Opérateur**

### -Réactifs :

- Kit QIAGEN Multiplex PCR (2X QIAGEN Multiplex PCR Master Mix et 5X Q-Solution)
- Eau Stérile
- Amorces de PCR à 100µM

Sous une hotte à flux laminaire, préparer les solutions « 10X Primer Mix » à partir des solutions mères d'amorces Forward et Reverse à 100 µM :

#### *Primer Mix 1 : Multiplexe 1 (4 marqueurs)*

	SM [100µM]	[Primer Mix]
Ase19 (F et R)	2 µL	2 µM
Ase 43(F et R)	2 µL	2 µM
LOX 2(F et R)	2 µL	2 µM
LOX 7(F et R)	4 µL	4 µM
qsp	100 µL	80 µL

#### *Primer Mix 2 : Multiplexe 2 (2 marqueurs)*

	SM [100µM]	[Primer Mix]
LOX 1 (F et R)	3 µL	3 µM
LOX 3 (F et R)	2 µL	2 µM
qsp	100 µL	90 µL

Sur une plaque 96 puits, identifier les échantillons par leurs numéros d'enregistrement.

Identifier deux puits supplémentaires par réaction : un pour le blanc réactif ne contenant pas de matrice (ADN remplacé par un volume équivalent d'eau stérile) et un pour l'échantillon témoin positif (ADN canari déjà testé).

Sous la hotte PCR, déposer dans chaque puits **7,5 µl d'ADN** extrait de plumes.

Sous la hotte à flux laminaire, préparer dans 2 microtubes les Mix PCR (mélanges réactionnels 1, 2) en fonction du nombre « X+1 » d'échantillons à analyser.

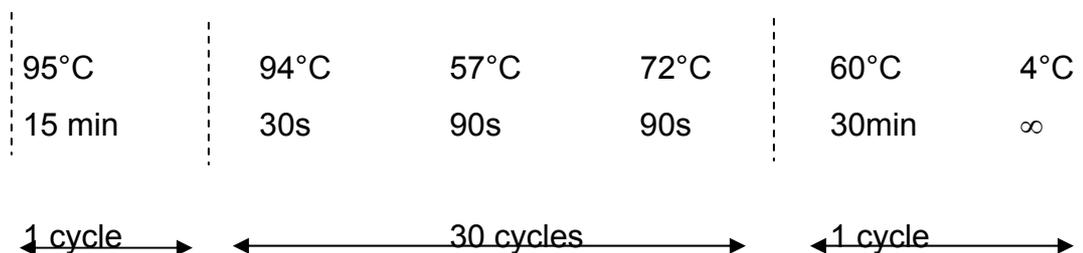
Composants des Mix PCR Kit Qiagen	Volume/réaction
2X QIAGEN Multiplex PCR Master Mix (MM)	12,5 µl
5X Q-Solution	2,5 µl
10X Primer Mix	2,5 µl

Agiter les Mix PCR au vortex vigoureusement puis centrifuger rapidement dans une microcentrifugeuse de paillasse pour faire retomber les gouttes.

Sous la hotte PCR, distribuer un volume de **17,5µl de Mix** dans chacun des puits correspondant de la plaque 96 ou des barrettes de puits contenant les échantillons d'ADN.

- Boucher hermétiquement les puits avec des barrettes de bouchons.
- Agiter au vortex la plaque puis la centrifuger rapidement dans la centrifugeuse (Rotor 8177) pour faire retomber les gouttes.
- Mettre la plaque dans un thermocycleur et lancer le programme correspondant aux conditions PCR.

- Conditions de PCR :



A la sortie du thermocycleur, centrifuger rapidement la plaque 96/PCR pour faire retomber les gouttes. Identifier une nouvelle plaque 96 puits (plaque 96/ABI) avec les numéros des échantillons à analyser.

Diluer les produits de PCR au 1/6<sup>ème</sup>.

Introduire dans chaque puits de la plaque 96/ABI, 11,1 µl de formamide déionisée et 0,4 µl de marqueur de taille ROX 500.

Ajouter dans chaque puits 1 µl de l'échantillon de produit de PCR dilué correspondant, prélevé dans la plaque 96/PCR.

Placer la plaque dans un thermocycleur et lancer le programme « denat », qui permet de linéariser les fragments d'ADN afin qu'ils puissent être séparés en fonction de leur taille réelle lors de l'électrophorèse.

Programme « denat »: - 95°C 5 minutes

- 12°C infini

Centrifuger rapidement la plaque 96 /ABI pour faire retomber les gouttes.

Programmer le chauffage du four de l'ABI PRISM 3130xl à 60°C.

Enregistrer la plaque 96 /ABI avec les échantillons et les paramètres d'analyse correspondant sur l'ABI PRISM 3130xl et lancer l'électrophorèse.

- Lecture sur ABI Prism 3130xl :

L'analyse des fragments se fait par électrophorèse capillaire sur l'analyseur ABI PRISM 3130XL (Applied Biosystems) et la lecture des résultats se fait à l'aide du logiciel *GeneMapper*. La fluorescence des fragments d'ADN détectés lors de l'électrophorèse, est convertie en énergie électrique, qui elle-même est traduite en pixels. Il en résulte à l'écran un graphe avec des pics vert, bleu et noir (fluorochromes **HEX**, **FAM** respectivement).

Ce dispositif permet d'identifier avec précision la taille des marqueurs microsatellites à étudier et ainsi d'en déduire les génotypes correspondants.

L'utilisation de ce logiciel permet la réalisation d'un « panel » de « bins » spécifiques correspondant aux allèles respectifs obtenus pour chaque marqueur microsatellite. Ce panel est élaboré au départ sur une série d'échantillons analysés, il ne comprend donc pas nécessairement tous les allèles existant pour chaque marqueur. Le panel est ensuite appliqué automatiquement lors de la lecture des échantillons analysés; les modifications

nécessaires sont apportées au panel lors de la détection de nouveaux allèles (bins).

Les valeurs des bins /allèles reportées pour chaque marqueur microsatellite correspondent logiquement directement à la longueur des microsatellites amplifiés (en pb) ; ces valeurs sont au nombre de deux (un allèle reçu du père et un allèle reçu de la mère). Pour un microsatellite donné, lorsque les deux allèles sont identiques, l'individu est dit homozygote pour le marqueur microsatellite. Lorsque les deux allèles sont différents, l'individu est dit hétérozygote pour le marqueur microsatellite.





**Résumé** : De nombreuses études ont montré que les individus étaient capables de discriminer leurs apparentés. Cette discrimination de parentèle intervient pour les femelles et les mâles dans le choix de partenaire sexuel et pour les mâles dans la défense de leur territoire. L'expérience sociale précoce (familiarité) intervient également dans les interactions sociales. L'objectif de cette thèse est d'étudier la capacité des canaris domestiques à discriminer des individus ayant différents degrés de parenté (frères, cousins et non-apparentés) et ayant des expériences sociales précoces de durée différente. Nos résultats indiquent que lors de rencontres directes, les mâles copulent avec des femelles moins familières et montrent des préférences sexuelles pour des cousines. Ensuite, les femelles montrent un choix et des préférences sexuelles pour des mâles et des chants de mâles avec lesquels elles ont eu une courte expérience sociale précoce. En revanche, le degré de parenté des mâles n'intervient pas dans leur choix de partenaire sexuel ni dans leurs préférences sexuelles. Enfin, les mâles discriminent également les mâles ayant des degrés de parenté différents lorsqu'ils les rencontrent directement ou lorsqu'ils entendent seulement leurs chants. Cela leur permet d'influencer leurs interactions. Pour finir, nos résultats montrent que les cris de contact des mâles et des femelles ont des structures acoustiques différentes. Ainsi, cette thèse montre que les canaris domestiques mâles et femelles sont capables de discriminer directement ou par le chant des mâles des individus ayant différents degrés de parenté et ayant des expériences sociales précoces de durée différente.

**Mots-clés** : Discrimination de parentèle, expérience sociale précoce, choix de partenaire, compétition intra-sexuelle, chant, canari domestique, *Serinus canaria*.

**Summary** : Many studies showed that individuals are able to discriminate their kin. kin discrimination influences male and female mate choice and male territory defence. Early social experience (familiarity) influences also social interactions of individuals. The aim of this thesis is to study the capacity of domestic canaries to discriminate individuals of different relatedness degrees (brother, cousin and non-kin) and of different length of early social experience. Results indicate that males copulate with less familiar female and they show sexual preferences for cousin partner. Then, females show sexual choice and preferences for males and male songs with which they had a short early social experience. However, their sexual choice and preferences were not dependent to male relatedness degrees. Finally, males discriminate males of different relatedness degrees during direct encounters or by listening their songs. This influences their social interactions. To finish, our results indicate that contact calls of female and male are acoustically different. Thus, this thesis show that male and female domesticated canaries are able to discriminate directly or via male songs individuals of different degree of relatedness and with which they share a different length of early social experience.

**Keywords** : Kin discrimination, early social experience, mate choice, intra-sexual competition, song, domesticated canary, *Serinus canaria*.