

Université Paris Ouest La Défense
Nanterre
Ecole doctorale 139 : Connaissance,
Langage, Modélisation
Laboratoire d'Ethologie et de Cognition
Comparées

Università degli Studi del Piemonte
Orientale Amedeo Avogadro
Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e
Naturali
Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e
della Vita

Thèse de doctorat en Ethologie

Qualité du partenaire et qualité de l'œuf chez les oiseaux

Présentée et soutenue publiquement par

Violaine Garcia-Fernandez

le 18 décembre 2009

Membres du Jury :

Marco Cucco	Examineur	Università degli Studi del Piemonte Orientale, Italie
Dominique Fresneau	Rapporteur	Université Paris Nord 13, France
Leonida Fusani	Rapporteur	University of Ferrara, Italie
Gérard Leboucher	Directeur de Recherches	Université Paris Ouest La Défense Nanterre, France
Giorgio Malacarne	Directeur de Recherches	Università degli Studi del Piemonte Orientale, Italie
Laurent Nagle	Président du Jury	Université Paris Ouest La Défense Nanterre, France

Notes aux lecteurs	7
Remerciements	8
Résumé français	10
Riassunto	11
Abstract	12

Introduction générale	14
In.1. Généralités sur l'étude du comportement	15
In.2. Le coût de la reproduction.....	17
In.3. La sélection sexuelle	20
In.4. Le choix du partenaire	22
In.5. L'œuf et le développement embryonnaire	27
In.6. L'investissement parental	34
In.7. La qualité de la ponte	37
La taille de la couvée	37
Le poids des œufs	38
La masse de la coquille.....	40
La masse du vitellus	40
La masse de l'albumen.....	42
Les lysozymes.....	42
Les caroténoïdes	43
La corticostérone	43
La testostérone.....	45
In.8. La perdrix grise, <i>Perdix perdix</i>	49
In.9. Le canari domestique, <i>Serinus canaria</i>	57
In.10. Plan des chapitres	65

Matériels et Méthodes Généraux	68
MM.1. La perdrix grise, <i>Perdix perdix</i>	69
MM.2. Le canari domestique, <i>Serinus canaria</i>	70
MM.3. Les précautions expérimentales.....	71
MM.4. L'isolation acoustique des femelles canaris.....	71
MM.5. L'immunité cellulaire	73
MM.6. Les caractéristiques de la ponte.....	74
MM.7. Les caractéristiques des œufs	74
MM.8. La testostérone	75
MM.9. Les lysozymes	76
MM.10. Les analyses statistiques	77

Chapitre I : La préférence de la femelle pour son partenaire influence-t-elle l'allocation des ressources dans les œufs ?	80
Riassunto.....	81
Introduction.....	83
Matériel et méthode	89
Tests de choix de partenaire chez la perdrix	90
Tests de choix de partenaire chez le canari	91
Détermination de la préférence des femelles des deux espèces.....	94
Collecte des données durant la période de ponte	95
Jeunes perdrix.....	95
Statistiques	96
Résultats et Discussion	97
Effets du choix de partenaire sur la ponte des œufs	98
Effets du choix de partenaire sur les caractéristiques des œufs	101
Effets du choix de partenaire sur les jeunes.....	107
Conclusion	109
Chapitre II : Le rang social, réel ou supposé, du partenaire influence-t-il l'allocation des ressources dans les œufs ?	114
Riassunto.....	115
Introduction.....	117
Matériel et méthode	121
Détermination de la dominance des perdrix mâles	122
Appariement des perdrix.....	122
Dispositif expérimental appliqué aux expériences sur les canaris	123
Construction des chants de canari.....	123
Protocole expérimental pour le canari	124
Collecte des données	124
Statistiques	125
Résultats et Discussion	129
Effets du statut du partenaire sur la ponte des œufs	130
Effets du statut du partenaire sur les caractéristiques des œufs	132
Effets de l'âge de la femelle de perdrix grise sur certaines caractéristiques des œufs.....	141
Conclusion	145

Chapitre III : Les signaux supra-optimaux influencent-ils l'allocation des ressources dans les œufs ?	152
Riassunto.....	153
Introduction.....	155
Matériel et méthode	159
Dispositif expérimental	160
Chants expérimentaux	160
Collecte des données	161
Statistiques	161
Résultats et Discussion	163
Effets du supra-stimulus sur la ponte des œufs	164
Effets du supra-stimulus sur les caractéristiques des œufs	166
Conclusion	171
Chapitre IV : L'ordre de ponte influence-t-il l'allocation des ressources dans les œufs ?	176
Riassunto.....	177
Chez le canari domestique	179
Chez la perdrix grise	185
Discussion générale	190
Rappel des principaux résultats	192
Différences et similarités entre les espèces étudiées.....	197
Perspectives.....	199
Bibliographie	201
Annexes	213
Sommaire des figures.....	214
Sommaire des Tables	217
Abréviations utilisées dans la thèse.....	218
Noms latins des espèces.....	219
Article concernant l'expérience sur la perdrix du chapitre I	220
Article concernant l'expérience sur le canari du chapitre II.....	234

Note aux lecteurs

Le travail de doctorat présenté ici a été réalisé en co-tutelle avec une université française et une université italienne. Le français est la langue choisie pour la rédaction générale. Un résumé général en italien apparaît en page 11. De plus, les courts résumés de chaque chapitre sont traduits en italien.

Mon ambition, en rédigeant cette thèse de doctorat est de mettre à plat des connaissances acquises depuis de longues années par de nombreux chercheurs.

L'éthologie est une discipline particulièrement difficile à objectiver. Le repère qu'un être humain a pour appréhender le monde est bien entendu soumis à sa vision humaine. Un réel effort d'objectivisation est réalisé tout au long de ce travail, mais ce document, comme la discipline dans laquelle il s'intègre, n'est malheureusement pas exempt d'anthropomorphisme.

Remerciements

Tout au long de ces quatre années de thèse, j'ai rencontré beaucoup de personnes que je tiens à remercier ici.

En premier lieu, mes deux directeurs de thèse, les professeurs Gérard Leboucher et Giorgio Malacarne, sans qui cette aventure n'aurait jamais eu lieu.

Merci aussi à l'Université franco-italienne, programme Vinci et à la Fondation Lagrange de Turin, ATF Alessandria et 60 MURST grants, pour m'avoir permis de financer mes déplacements en Italie

Je remercie Aurélie Tanvez, qui m'a beaucoup appris, à tout point de vue. E dico a Beatrice Guasco un grandissimo grazie per l'amicizia e l'aiuta che m'ha apportato tutto il mio tempo in italia.

Je tiens à remercier tous les membres du LECC, pour l'ambiance très agréable qu'ils savent maintenir au laboratoire, même en période de crise. Josette qui retrouve le papier le plus introuvable, Dalila et ses bêtes à plumes grises, Eric par qui l'histoire à réellement débuté (on s'engage dans un stage d'été et on se retrouve à y rester cinq ans...), Michel, dont je garderai toujours en mémoire l'histoire de la "petite pépée", Laurent, toujours prêt à offrir des aliments, Franck et nos séances de cinéma, Alexandre et sa compagne Marion, de charmants compagnons, Ahmed, le roi de l'informatique, Mathieu et son chou rouge, Nicolas, le roi du badminton, Julie et son joyeux rire, Marie avec LA sourire toujours sur LE lèvres, Philippe, toujours prêt, Valériane et sa merveilleuse maison corse, et encore Jocelyn, Lauriane, Syrina, Gisel, Tudor, Magali, Erik, et ceux dont le nom m'échappe aujourd'hui. Merci à Philippe et Colette pour leur sympathie et leurs soins constants aux animaux.

Alle persone del DISAV, dico grazie per la gentilezza. Mi sentivo come a casa mia: Marco, Stefano, Roberta, Camilla, Tiziano, Nadia, Anna, Guido e Erika.

Grazie anche ai altri italiani o incontrati in Italia: Travis (il canadese), Andrea e i siciliani di Torino (che portano la gioia siciliana con loro), Massimo e sua moglie

Manuella, Paolo, il marito di Beatrice e anche le loro famiglie gentilissime, Charbel (quando potrai tornare in Libano?)

Je pense aussi à ma famille qui m'a toujours entouré, avec en particulier mon père, capable de transformer les idées les plus noires grâce à une série de jeux de mots imbattables, ma mère et Jacques, tellement soucieux de m'épargner tout travail en dehors de la rédaction de ma thèse, Anne, ma jeune sœur, qui rédige sa propre thèse (courage !) Arnaud, c'est toi qui m'as entraînée dans la science fiction, merci du voyage, Thibault, avec qui je partage trop de traits de caractère et ma grand-mère, imbattable en français, qui a relu une grande partie de ma thèse.

Etienne, Claire, je ne pense presque pas à vous remercier tellement vous faites partie de mon décor. Mais, pour m'avoir supportée (dans le bon comme le mauvais sens) chacun depuis au moins 15 ans, merci !

La Ludi idf mérite d'être citée ici. Le plaisir et le fun qu'elle m'a procuré n'existent nulle part ailleurs. Il y avait de quoi affronter chaque nouvelle journée de travail : rudesse et connerie ! Je salue tout particulièrement cette entité vague et impalpable, mais pleine d'amour qu'est la ludivine, avec Aboubou, ♪Caro Caro ♪ Caro Caro Caro ♪, Tixou, Sevy, Fayçou, Billard, Sushman, Chouquette, Marine et nounours (et...), Ingrid, Flo (encore un doctorant :-), Elie (gestion) et Fredo.

Merci aussi à Antoine, Amine, Olivier et Julie, Guillaume, la charmante bande de pote de la Défense, dispersée aujourd'hui, mais toujours vivante !

Merci aussi pour les voyages à La Geste des Dragons-Lunes et aux Messagers d'Elendill.

Je souhaite bonne chance aux toutes nouvelles triplettes de Jussieu (Caro, Edwige et moi) et leur metteur en scène Guillaume, qui doivent trouver la célébrité grâce à une salle d'attente.

Et enfin, Kevin... Je ne sais pas trop quoi dire : tu transformes simplement chaque jour un peu plus ma vie en conte de fées.

Résumé

L'étude porte sur l'allocation de ressources aux œufs d'oiseaux selon les caractéristiques du mâle partenaire. Les données étudiées sont la taille de la ponte et les caractéristiques des œufs (masse, volume, masse des constituants, concentration de testostérone). Les caractéristiques du mâle prises en compte sont s'il est choisi ou non par la femelle, son statut social et la qualité de ses émissions sonores.

Trois expériences ont été menées sur le canari domestique (*Serinus canaria*) en laboratoire, au sein du LECC de Paris Ouest Nanterre La Défense. Deux expériences portant sur la perdrix grise (*Perdix perdix*) ont eu lieu en milieu semi-naturel au DISAV de l'Università degli Studi del Piemonte Orientale (Italie).

Chez le canari, nous observons un effet positif de la préférence et du statut social sur la masse du vitellus, ce qui peut permettre aux nouveau-nés de continuer leur développement précoce même en l'absence de nourrissage. Chez la perdrix, l'effet positif porte sur la concentration de testostérone du vitellus. Cette hormone peut rendre les oisillons nidifuges plus compétitifs vis-à-vis des couvées voisines. Les femelles de canari écoutant un chant supra naturel pondent des œufs plus lourds et volumineux, avec plus de vitellus et d'albumen, ce qui permet un meilleur développement embryonnaire. De plus, chez le canari, la concentration de testostérone augmente tout au long de la ponte, améliorant probablement la compétitivité des derniers-nés de la couvée vis-à-vis de leurs aînés.

En conclusion, la femelle n'est pas seule à déterminer les caractéristiques des œufs. Le mâle partenaire a aussi une influence sur leur composition et donc sur le développement des jeunes.

Mots clés : Qualité du partenaire, Qualité de l'œuf, Testostérone, *Perdix perdix*, *Serinus canaria*

Riassunto

Lo studio esamina gli effetti dei tratti caratteristici indicatori della qualità del maschio che influenzano l'allocazione di risorse nell'uovo degli uccelli. I dati dell'investimento materno considerati sono la massa delle uova deposte e le loro caratteristiche (massa di diversi componenti e concentrazione di testosterone nel tuorlo). I tratti caratteristici del maschio osservati sono l'attrattività (preferenza della femmina), lo status sociale e la qualità del canto.

Tre sperimentazioni sono state condotte in laboratorio sul canarino domestico (*Serinus canaria*), nel LECC dell'Università Paris Ouest Nanterre La Défense (Francia). Due sperimentazioni sulla starna (*Perdix perdix*) sono state condotte in condizioni semi-naturali presso il DISAV dell'Università del Piemonte Orientale (Italia).

Nel canarino si è osservato un effetto positivo della preferenza e dello status sociale del maschio sulla massa del tuorlo. Questo effetto potrebbe permettere ai pulli di continuare lo sviluppo durante i primissimi giorni di vita anche in assenza di alimentazione dei parenti. La femmina del canarino ascoltando canti con stimolo super-normale (canto reattogeno) depone delle uova più grandi e pesanti, con masse del tuorlo e dell'albume incrementate, cosa che permette un migliore sviluppo dell'embrione. Inoltre, i livelli di testosterone aumentano con il rango dell'uovo e questa asimmetria potrebbe migliorare la competitività degli ultimi nati della covata nei confronti dei loro fratelli più anziani.

Nella starna, l'effetto positivo è stato osservato sulla concentrazione di testosterone nel tuorlo. Quest'aumento potrebbe rendere i pulcini nidifughi più competitivi.

In conclusione, le caratteristiche delle uova non sono solo invarianti e pre-determinate; la qualità del partner maschile può influenzare le scelte strategiche della femmina sulla composizione delle uova e dunque orientare lo sviluppo dei pulcini.

Parole chiave: Qualità del maschio, Qualità delle uova, Testosterone, *Perdix perdix*, *Serinus canaria*

Abstract

The study concerns female birds' allocation of resources into bird eggs as a function of characteristics of the males. The data collected are the number of eggs and the eggs' characteristics (mass, volume, component mass, yolk testosterone concentration). The manipulated characteristics of the partner are female preference, male social status and song quality.

Three experiments were conducted on the domesticated canary (*Serinus canaria*) in laboratory conditions, with the LECC of the University Paris Ouest Nanterre La Défense (France). Two other experiments were conducted on the grey partridge (*Perdix perdix*) in a semi-natural environment, at the DISAV of the University degli Studi del Piemonte Orientale (Italy).

We found a positive effect of female preference and male social status on yolk mass in the canary. With extra yolk, hatchlings can continue their development even if they are not fed in the first few days after hatching. In the partridge, the positive effect was in yolk testosterone concentration. Increased testosterone level can help precocial chicks compete with neighbouring chicks. Female canaries exposed to artificially enhanced songs laid larger and heavier eggs, with heavier yolks and albumens that enhance embryonic development. Moreover, in canaries, testosterone concentration increased with laying order. Chicks hatched from eggs laid last would be better competitors in the nest to get food from their parents.

To conclude, eggs characteristics depend on the male as well as the female.

Keywords: Partner quality, Egg quality, Testosterone, *Perdix perdix*, *Serinus canaria*

Introduction Générale

In.1. Généralités sur l'étude du comportement

Le comportement animal peut être abordé de différentes manières. Tinbergen (1963), dans un article désormais célèbre "On aims and methods of ethology", a défini un champ exploratoire assez complet en éthologie. Pour expliquer le comportement animal, il faut, selon lui, prendre en compte quatre facettes : les causes, les buts, l'ontogenèse et l'aspect phylogénétique du comportement.

Les causes du comportement, ou ses mécanismes, sont multiples. Un comportement ne peut pas être réduit à une suite de mouvements répondant à des stimuli. Il est contraint par des facteurs plus complexes. Ces facteurs sont endogènes (hormones, signaux du système nerveux...) ou exogènes (température, présence d'un prédateur...). On parle de facteurs proximaux.

Les buts du comportement sont ses fonctions, principalement en termes de survie et de reproduction. Ils sont liés à la valeur sélective du comportement. On considère généralement que les choix comportementaux répondent à une balance entre coûts et bénéfices concernant la survie de l'individu et la perpétuation de son patrimoine génétique. Les buts tels que décrits ici représentent les facteurs ultimes du comportement.

L'ontogenèse du comportement étudie comment, de la même manière que pour les organes, il est nécessaire de comprendre à partir de quelle "structure" et de quelle manière un comportement prend forme chez l'individu. Il faut alors tenir compte de facteurs génétiques et épigénétiques.

Enfin, l'aspect phylogénétique du comportement reprend son évolution à l'intérieur d'une espèce et entre différentes espèces. Il est bien reconnu maintenant que le comportement d'une espèce est un indice tout aussi valable que sa

Introduction Générale

morphologie pour en comprendre la phylogénie. Un comportement observé aujourd'hui est le résultat d'une longue sélection naturelle comme Darwin l'avait décrit en 1859 pour expliquer l'évolution des espèces.

Ainsi, un comportement individuel dépend de la palette de comportements existant dans l'espèce, de l'expérience de l'individu, de son environnement externe et interne et de la balance coûts-bénéfices qui en résulte. Le comportement reproducteur suit ces mêmes lois de manière drastique puisqu'il est indispensable à la survie de l'espèce. Seuls les individus optimisant au maximum leur reproduction auront une descendance viable et perpétueront l'espèce.

Tout au long de ce travail de thèse, nous verrons que certains caractères propres aux espèces étudiées restent immuables quel que soit le stimulus. D'autres caractéristiques sont, au contraire, modulées en fonction du stimulus pour optimiser la balance coût-bénéfice qu'il engendre. Cette balance doit être optimisée pour l'individu, mais aussi pour ses descendants. Ce travail abordera donc tout autant les quatre facettes expliquées par Tinbergen (1963) : les facteurs proximaux, ultimes, génétiques et phylogénétiques.

In.2. Le coût de la reproduction

La durée de vie d'un individu peut être diminuée par l'énergie qu'il dépense pour se reproduire (Williams, 1966). Chez un organisme comme le criquet¹ par exemple, les individus ont une probabilité non-négligeable de mourir à chaque fois qu'ils tentent de se reproduire (Simmons & Kvarnemo, 2006). De plus, la production des gamètes, les différents comportements de la reproduction (couvaion, nourrissage et élevage des jeunes, recherche de partenaire...), le maintien d'attributs sexuels parfois démesurés, etc., demandent des adaptations spécifiques et souvent coûteuses en énergie. Chez les poissons, les parents optimisent l'énergie dépensée dans la reproduction (nombre d'œufs pondus, soins aux jeunes...) selon des facteurs modifiant la valeur des jeunes de la ponte par rapport à ceux des futures pontes : nombre de jeunes, opportunités d'en avoir d'autres plus tard, proximité génétique parents-jeunes (Gross, 2005). Leur dépense énergétique est aussi fonction de leur expérience personnelle, comme l'investissement dans de précédentes couvées ou la possibilité de s'accoupler avec d'autres partenaires (Gross, 2005).

Chez l'oiseau, divers facteurs expliquent le coût reproductif individuel. La production des œufs nécessite une énergie considérable (10 à 30 % du métabolisme de base), qui peut être en partie compensée par une amélioration de l'alimentation de la femelle (Robbins, 1983). Ensuite, la couvaion empêche la femelle de se nourrir aussi régulièrement qu'à son habitude et la chaleur qu'elle transmet à ses œufs est autant d'énergie qu'elle perd pour elle-même (Robbins, 1983). Il en est de même pour le nourrissage des jeunes qui peut coûter à l'oiseau quatre fois l'énergie dépensée pour son métabolisme de base et, enfin, la présence de jeunes adultes entre leur période de nourrissage et leur départ du territoire diminue la disponibilité de la nourriture pour les parents (Clutton-Brock, 1991).

¹ nom latin des espèce en annexe, page 212

Chaque individu peut moduler ces coûts par des adaptations plus ou moins fines. La survie des femelles d'hirondelle de cheminée est influencée par le nombre de couvées de l'année (Bryant, 1979). Les femelles de mésange charbonnière peuvent réduire la durée d'élevage de leurs jeunes lorsqu'elles pondent une seconde couvée (Verhulst & Hut, 1996). Les couvées d'une année peuvent influencer celles des années suivantes, comme chez le goéland brun, chez qui on assiste à une diminution de la production d'œufs en réponse à une augmentation expérimentale de la couvée de l'année précédente (Nager *et al.*, 2003).

Enfin, des caractéristiques intrinsèques modulent le coût reproductif de chaque individu. L'investissement parental d'un individu est fonction, chez le diamant mandarin par exemple, de sa propre attractivité vis-à-vis du sexe opposé. Les mâles les plus attractifs de cette espèce sont ceux qui s'investissent le moins dans l'élevage des jeunes, et qui gardent ainsi leur énergie pour leur propre survie : ce sont eux qui vivent le plus longtemps (Burley, 1988).

Dans la reproduction sexuée, les coûts ne sont pas pareillement répartis entre les sexes. Il existe même un conflit entre les stratégies reproductives des deux sexes (Bateman, 1948, Williams, 1966). Le mâle produit des gamètes à profusion, mais ils apportent à l'œuf à peine plus que le matériel génétique. Le faible coût de chaque spermatozoïde laisse penser que l'intérêt du mâle est d'en distribuer le plus possible. Cela lui permet d'avoir un maximum de descendants et donc de distribuer largement ses gènes. Si quelques-uns des jeunes sont de moindre qualité, la perte d'énergie est assez faible pour le mâle et largement compensée par le nombre de jeunes.

La femelle, en revanche, produit une quantité de gamètes limitée. Les ovocytes sont plus grands que les spermatozoïdes et contiennent les ressources nécessaires à, au moins, une partie du développement embryonnaire. Le coût de production et la quantité limitée de chaque ovocyte rend la production de chaque jeune très

Introduction Générale

coûteuse pour la femelle. Son intérêt est donc de n'être fécondée que par des mâles de bonne qualité génétique. En fait, l'anisogamie, ou le fait que les gamètes soient de taille et de morphologie différentes, est, d'après Andersson (1994) à l'origine de la sélection sexuelle.

In.3. La sélection sexuelle

Les individus qui s'investissent le plus dans la reproduction seront les plus sélectifs vis-à-vis de leurs partenaires potentiels (Andersson, 1994). Les caractéristiques physiques et comportementales entrent en jeu et la sélection sexuelle est considérée comme un des moteurs de l'évolution, poussant au développement d'attributs parfois majestueux. La sélection sexuelle s'effectue à deux niveaux (Darwin, 1876).

Il existe une sélection intra-sexuelle, où les individus développent des caractères en réponse au conflit avec leur propre sexe pour trouver un partenaire. Les mâles, mais parfois aussi les femelles, développent des ornements toujours plus impressionnants qui, éventuellement utilisés comme armes, leur permettent d'écarter les concurrents et de monopoliser leurs partenaires. Selon la théorie du signal honnête, les conflits réels entre individus du même sexe sont rares. La simple démonstration de sa puissance donne souvent la victoire au plus démonstratif des deux, sans qu'un combat coûteux s'engage. Il s'établit entre les individus une hiérarchie sociale qui régit, entre autres, l'accès au sexe opposé. La compétition spermatique fait aussi partie de la compétition entre mâles. Et si deux mâles ont accès à la même femelle, le second peut, dans certaines espèces, faire éjecter le sperme du précédent par la femelle (Pizzari & Birkhead, 2000). De manière moins visible, les spermatozoïdes des deux mâles peuvent entrer en compétition à l'intérieur même des voies génitales de la femelle pour féconder véritablement le ou les ovules (Baker, 1996).

La sélection inter-sexuelle, de son côté, met en jeu des signaux s'adressant au sexe opposé. Les individus développent des attributs spécifiques pour être attractifs aux yeux du partenaire convoité. Ils peuvent exploiter un biais sensoriel de l'autre sexe et ainsi développer des attributs sans autre valeur évolutive que le fait d'être attractif lors de la reproduction (Basolo, 1990, Ryan, 1998). Mais les indices pris

Introduction Générale

en compte ne sont pas toujours uniquement "jolis". Parfois, ils sont encombrants et rendent la survie moins aisée. Fisher (1915) explique l'apparition de ces traits non-adaptatifs par une évolution simultanée des préférences des femelles et des traits attractifs des mâles : un caractère attirant étant plus souvent sélectionné est aussi plus souvent transmis et donc, se développe et se répand toujours plus dans la population, même sans conférer d'avantage sélectif en lui-même. De son côté, la théorie du handicap postule que les attributs préférés par l'autre sexe le sont parce qu'ils reflètent la qualité de l'individu, c'est-à-dire sa capacité à survivre malgré les contraintes apportées par ces caractères (Zahavi, 1975). Les caractères sexuels secondaires des mâles sont des signaux considérés comme "honnêtes", car représentatifs de la condition physique du mâle. La théorie du signal voit certains traits comportementaux ou physiques comme des signaux ayant évolué pour modifier le comportement d'un individu récepteur et ainsi bénéficier à l'individu émetteur (Bradbury & Vehrenkamp, 1998).

La théorie du signal honnête va plus loin : le coût d'un ornement est supérieur pour un individu arborant des attributs trop imposants pour sa condition physique (un individu de "faible qualité") que pour un individu honnête (de "bonne qualité"), rendant du même coup le mensonge non-viable (Lotem, 1993). Ainsi, la taille de la queue du paon peut être considérée comme un signal honnête, car il est plus difficile avec une longue traîne d'échapper à un prédateur, par exemple. Si le mâle survit assez pour tenter de se reproduire, c'est qu'il possède des qualités qui compensent ce désavantage. Ces qualités pourraient être utiles aux femelles ou à leurs jeunes. Elles ont intérêt à le choisir comme partenaire reproductif.

In.4. Le choix du partenaire

Dans la plupart des espèces, ce sont les femelles qui investissent le plus dans la reproduction. Elles ne peuvent se permettre de dilapider les ressources mises en jeu et choisissent donc soigneusement leur partenaire. Les critères utilisés sont divers pour sélectionner un mâle potentiel et obtenir des bénéfices directs ou indirects (Andersson, 1994).

Les bénéfices que la femelle obtient directement concernent sa propre survie. Il est avantageux pour une femelle de choisir un mâle dont la condition physique et le statut social lui permettent d'occuper un bon territoire et d'être ainsi capable de lui procurer de la nourriture en abondance et une protection vis-à-vis des prédateurs. Chez le tisserin baya, par exemple, c'est le nid qui est mis en avant par les mâles lorsqu'ils recherchent une femelle. Cette dernière choisit le mâle en fonction de la localisation du nid, et non de sa structure. Il semble donc que ce soit le territoire occupé par le mâle (la sécurité apportée par le nid et la qualité des ressources avoisinantes) qui prime (Quader, 2005). Chez la perdrix grise, la femelle est attentive au comportement de vigilance du mâle, plus qu'à ses caractéristiques morphologiques (Dahlgren, 1990). Ce comportement bénéficie à la femelle puisqu'il lui permet de fourrager pendant que le mâle monte la garde. Ce dernier comportement du mâle peut aussi être considéré comme l'un des bénéfices indirects que le mâle peut apporter à la femelle, car il est aussi utile aux jeunes. Les bénéfices indirects augmentent la probabilité de survie de la descendance et non directement de la femelle.

Pour choisir son partenaire, une femelle utilise des indices physiques ou comportementaux qui reflètent les bénéfices que le mâle pourrait apporter. Selon l'hypothèse des "bons gènes", un mâle dont le métabolisme et le système immunitaire sont efficaces transmettra ces caractères avantageux aux jeunes, ce qui augmentera leurs chances de survie et de se reproduire à leur tour. Donc, un

Introduction Générale

mâle en bonne condition physique générale représente un bon choix de partenaire pour la femelle. D'un autre côté, l'hypothèse du "fils sexy" postule que ce sont les caractères sexuels secondaires qui priment lors du choix de la femelle (Weatherhead & Robertson, 1979). Un mâle dont les attributs, même inutiles au regard de la sélection naturelle, sont attirants les transmettra à ses fils, qui seront à leur tour attirants. Ceci maximise les chances de reproduction de ses fils et augmente la dispersion des gènes de la femelle. Weatherhead et Robertson vont jusqu'à affirmer que les autres avantages apportés par un mâle à une femelle (territoire, soins aux jeunes...) sont inintéressants en comparaison.

Les femelles évaluent la qualité des mâles en se basant sur les attributs physiques de ces derniers. Par exemple, la traîne du mâle paon bleu, très impressionnante, même aux yeux des humains, a une taille variable selon les individus. Les mâles ayant les plus longues traînes sont ceux que les femelles repoussent le moins lorsqu'ils tentent un accouplement (Yasmin & Yahya, 1996). Les femelles de paon sont sensibles aussi à la densité des ocelles sur la queue des mâles et, lorsqu'elles sont appariées avec des mâles dont la densité d'ornements est élevée, elles pondent des œufs plus gros que la moyenne (Loyau *et al.*, 2007). Les femelles d'hirondelle bicolore, espèce monogame, copulent parfois avec un autre mâle que leur partenaire régulier. Pour ces "infidélités", elles choisissent des mâles dont le plumage est plus brillant que celui de leur partenaire. Ces mâles sont en général plus vieux, ce qui démontre leur capacité de survie (Bitton *et al.*, 2007). Chez le diamant mandarin, la simple présence d'une bague rouge à la patte d'un mâle le rend attractif pour les femelles, alors qu'une verte a l'effet inverse et une bague orange un effet neutre (Burley, 1986). En fait, la bague mime une nuance exagérée de la couleur naturellement orangée de la patte de l'oiseau.

Parfois, les attributs physiques des mâles ne sont pas les seuls indices pris en compte par les femelles. Ainsi, certains comportements des mâles sont jaugés par les femelles, comme le comportement de vigilance du mâle, chez la perdrix grise (Dahlgren, 1990). Les femelles de caille (colin de Gambel et colin écaillé) sont

Introduction Générale

sensibles à la taille des mâles, mais aussi à certains de leurs comportements, comme le comportement de cour (Hagelin & Ligon, 2001). Chez la poule domestique, les mâles qui battent le plus rapidement des ailes attirent aussi plus les femelles (Leonard & Zann, 1998).

Chez les oiseaux chanteurs, le chant est un paramètre important lors du choix de partenaire. Une femelle de diamant mandarin va préférer un mâle qui chante normalement à un mâle dont les capacités vocales sont altérées par une opération chirurgicale l'empêchant de chanter ou altérant son chant (Leadbeater *et al.*, 2005). Chez le canari domestique, certaines parties du chant sont appelées "sexy" car leur écoute entraîne une réponse de sollicitation à l'accouplement presque à coup sûr chez les femelles réceptives (Vallet & Kreutzer, 1995). Mais les vocalisations des mâles n'ont pas d'influence uniquement sur les femelles d'oiseaux chanteurs. La femelle de perdrix grise, par exemple, est sensible à l'intensité et à la durée des cris "grinçants" du mâle (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995).

La femelle peut aussi faire un choix plus cryptique et sélectionner le sperme qui sera fécondant après la copulation. En effet, les copulations forcées ne sont pas rares, comme par exemple chez la poule domestique. Les femelles préfèrent les mâles dominants et sont capables d'éjecter le sperme des mâles subordonnés qui les forceraient à copuler, réduisant ainsi la possibilité d'être fécondée par eux (Pizzari & Birkhead, 2000). De manière encore plus précise, des mécanismes de sélection spermatique peuvent se faire au sein même du sperme d'un mâle : sans qu'une partie du sperme ne soit rejetée par la femelle, les spermatozoïdes fécondants sont ceux dont la différence génétique par rapport à l'ovule est la plus importante (Marshall *et al.*, 2003).

Il a longtemps été question de déterminer les caractéristiques du mâle "idéal". En fait, le choix des femelles n'est pas universel et il semble que les règles du choix de partenaire soient plus complexes que prévu (Kirkpatrick *et al.*, 2006). De

Introduction Générale

nombreux travaux mettent désormais l'accent sur la compatibilité entre les individus (Gowaty, 2003, Tregenza & Wedell, 2000, Zeh & Zeh, 1996, 1997). Cette compatibilité peut se faire au niveau génétique. La "bonne qualité" des gènes des descendants proviendrait, en plus de la valeur intrinsèque des gènes parentaux, d'une bonne compatibilité de ces gènes. En réalité, c'est un niveau élevé de divergences génétiques entre les deux parents qui semble être bénéfique pour les jeunes (Mays et al., 2008).

La compatibilité des parents au niveau comportemental peut aussi jouer sur la survie des jeunes. Chez la perruche callopsitte, la compatibilité des membres d'un couple est déterminée par différents facteurs, comme le temps passé l'un près de l'autre, le nombre d'agressions mutuelles et la coordination des comportements lors de l'incubation des œufs (s'ils alternent leurs voyages à la recherche de nourriture ou abandonnent les œufs sans protection). Les couples les plus compatibles, passant du temps ensemble, s'agressant peu et alternant leurs périodes d'éloignement du nid, sont ceux dont le plus de jeunes arrivent à l'âge adulte (Spoon et al., 2006).

Enfin, la femelle peut choisir un mâle en fonction de ses propres caractéristiques individuelles. Il semble que selon sa condition physique, une femelle puisse être plus ou moins sélective dans son choix de partenaire. Ainsi, les femelles de diamant mandarin dont les plumes des ailes ont été artificiellement coupées, ce qui les empêche de voler normalement, situation qui mime une faible condition physique, passent moins de temps près de mâles attractifs que des femelles aux ailes intactes (Burley & Foster, 2006). Ne pas s'apparier avec un mâle attractif peut permettre à une femelle en faible condition physique d'éviter une dépense énergétique trop importante dans la reproduction. En effet, toujours chez le diamant mandarin, plus un mâle est attractif, moins il s'investit dans la reproduction. La femelle compense alors en augmentant son propre investissement pour maintenir ainsi un taux constant de soins à la couvée (Burley, 1988). Mais ce faisant, elle augmente la quantité d'énergie consacrée à la

Introduction Générale

reproduction et, par contrecoup, diminue son espérance de vie (Trivers, 1972, Williams, 1966).

La sélection du partenaire est donc un des moyens primordiaux d'optimiser l'investissement dans la reproduction. Selon le partenaire obtenu, les individus modifient leur investissement dans les autres étapes de la reproduction. Une de ces étapes est la formation et la ponte des œufs, qui doivent fournir aux futurs individus l'ensemble des ressources nécessaires à leur bon développement.

In.5. L'œuf et le développement embryonnaire

L'embryogenèse est une période critique du développement de l'individu. Elle nécessite beaucoup de ressources. De plus, l'organisme en développement est fragile, ses défenses immunitaires sont faibles. Il a besoin d'importants apports de sa mère pour se développer. En effet, les nutriments, enzymes, ARN et anticorps, sont fournis par le gamète femelle, l'ovocyte, qui a gardé son cytoplasme et a accumulé des réserves pendant la méiose. Chez les mammifères, l'œuf possède assez peu de ressources et doit s'implanter rapidement dans la muqueuse utérine pour bénéficier des apports continus de la mère. Chez les ovipares, au contraire, l'embryogenèse se fait dans un espace clos : l'œuf. Les nutriments nécessaires au développement embryonnaire y sont présents et il n'y a presque pas d'échange avec l'extérieur, à part l'air et l'eau, pouvant filtrer au travers des pores de la coquille. Entouré de sa coquille et se développant en dehors du corps de la femelle, l'embryon doit avoir à disposition l'ensemble des réserves de nutriments.

L'œuf de poule domestique (figure In.5.A) est constitué d'une coquille (10 % du poids total de l'œuf) renfermant l'albumen (60 %) et le vitellus (30 % ; Alais *et al.*, 2003). La coquille est une membrane solide semiperméable dont les nombreux pores laissent passer l'air et l'humidité. Elle est composée principalement de carbonate de calcium. Le calcium est donc un nutriment indispensable lors de la période de reproduction. La surface extérieure de la coquille est recouverte d'une fine couche, la cuticule, qui bloque l'entrée des bactéries et des poussières. Juste sous la coquille se trouvent les membranes coquillières externe puis interne. Elles sont formées de kératine, empêchent l'entrée d'agents infectieux et délimitent la chambre à air.

L'albumen, appelé couramment "blanc d'oeuf", contient plus de 85 % d'eau, des sels minéraux, des vitamines et plus de 40 protéines différentes (dont 50 % sont

Introduction Générale

de l'ovalbumine). C'est dans cette partie de l'œuf que se trouvent les lysozymes, des enzymes protéiques antibactériennes (détails p.42). La chalaze est un lien opaque qui lie le vitellus pour qu'il garde sa position centrale dans le blanc d'œuf. Ce vitellus, aussi nommé "jaune d'œuf", contient les réserves lipidiques, la majorité des vitamines et minéraux de l'œuf, ainsi que des hormones stéroïdes (détails p.45).

La composition de l'œuf varie entre les espèces (Carey *et al.*, 1980, Sotherland & Rahn, 1987), entre les individus et même entre les différents œufs d'un même individu (Roberts, 2004). Une corrélation intéressante existe entre la composition des œufs et le caractère nidicole ou nidifuge des jeunes d'une espèce (Carey *et al.*, 1980). Sotherland & Rahn (1987) ont observé que chez les espèces nidifuges, la proportion d'albumen diminue en faveur de celle du vitellus, ce qui permettrait le stockage dans l'œuf d'une quantité suffisante de nutriments pour l'incubation et le développement plus long des embryons de ces espèces.

Au cours de ce travail de thèse, 367 œufs de canari ont été étudiés, nous donnant les chiffres moyens de 25 % de vitellus, 63 % d'albumen et 12 % de coquille. Chez la perdrix grise, 565 œufs ont été étudiés au total, conduisant aux proportions moyennes suivantes : 35 % de vitellus, 48 % d'albumen et 17 % de coquille (figure In.5.B), ce qui correspond aux données trouvées dans la littérature (Birkon & Jacob, 1988).

L'ovogenèse se fait dans l'ovaire. Elle est régulée par les taux de gonadotrophines (LH, hormone lutéinisante, et FSH, hormone de stimulation du follicule), eux-mêmes contrôlés par l'hormone stimulant la sécrétion des gonadotrophines, la GnRH (Sockman *et al.*, 2001, figure In.5.C).

Introduction Générale

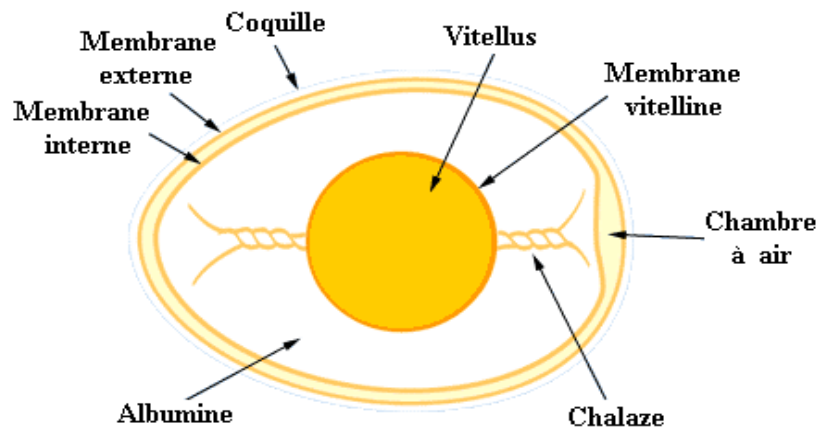


Figure In.5.A : Représentation schématique d'un œuf. Principaux constituants.

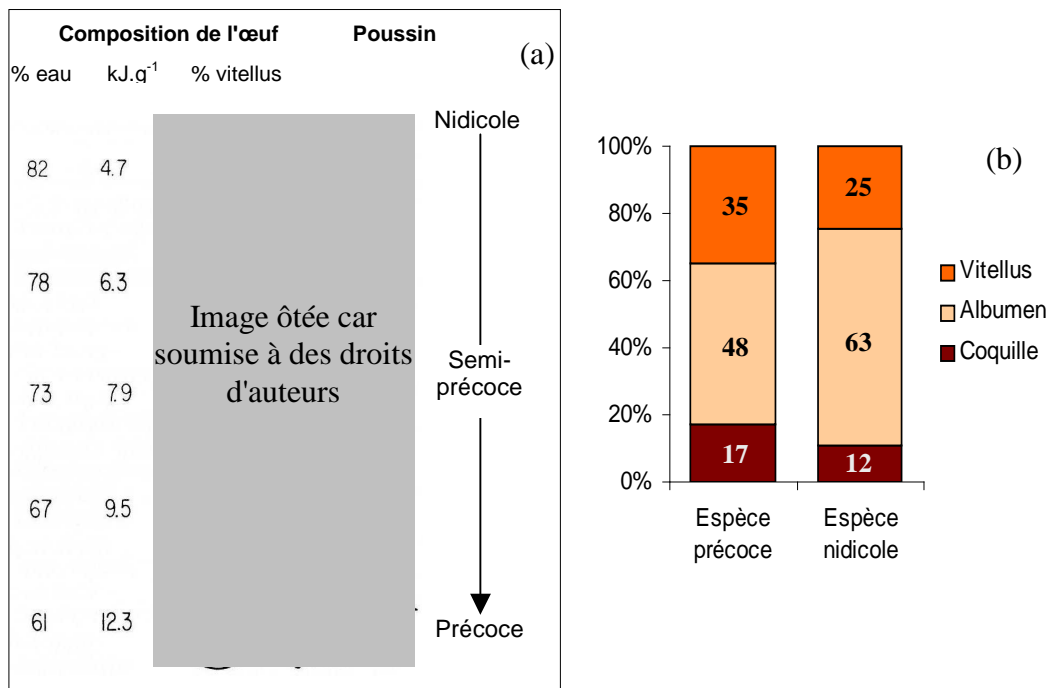


Figure In.5.B : Différence de composition des œufs selon la précocité des espèces

(a) Vue générale, adapté de Sotherland & Rahn (1987)

(b) Comparaison des œufs de canari et de perdrix (données obtenues pendant ce doctorat)

Introduction Générale

La vitellogenèse est l'accumulation du jaune d'œuf à l'intérieur d'un follicule ovarien. Elle commence dès la naissance de la poule pour l'ensemble des ovocytes et s'arrête au bout de quelques mois. Puis, un follicule reprend son développement et accumule du vitellus avant d'être ovulé lorsqu'il atteint la maturité (figure In.5.D). On peut distinguer plusieurs couches de jaune, de composition sensiblement différente les unes des autres, comme cela a été montré chez le junco ardoisé et le carouge à épaulettes (Lipar *et al.*, 1999).

Une fois dans l'infundibulum, la membrane vitelline s'achève. C'est là que la fécondation a lieu. Puis, l'albumen s'accumule pendant deux à trois heures, lors du passage dans le magnum. Le tout est entouré par les membranes coquillières fabriquées dans l'isthme en approximativement une heure. Enfin, l'œuf reste dans l'utérus le temps de doubler la teneur en eau du blanc d'œuf et que la coquille se forme (environ 16 heures, données obtenues chez la poule, figure In.5.D).

La ponte a lieu en général le matin, ce qui permet à la femelle de se délester du poids conséquent de l'œuf. Pendant le trajet dans l'oviducte, la croissance embryonnaire commence, si bien que lorsque l'œuf est déposé, l'embryon en est au stade blastoderme. Il a alors l'aspect d'un disque plat de cellules situé à la surface du jaune. À ce stade, il peut rester quelques jours sans mourir en l'absence d'incubation. Il est donc possible de conserver des œufs quelques jours avant de le mettre à incuber. Une fois l'incubation commencée, le développement dure 26 jours chez la poule (figure In.5.E), 23 pour la perdrix grise et 14 pour le canari.

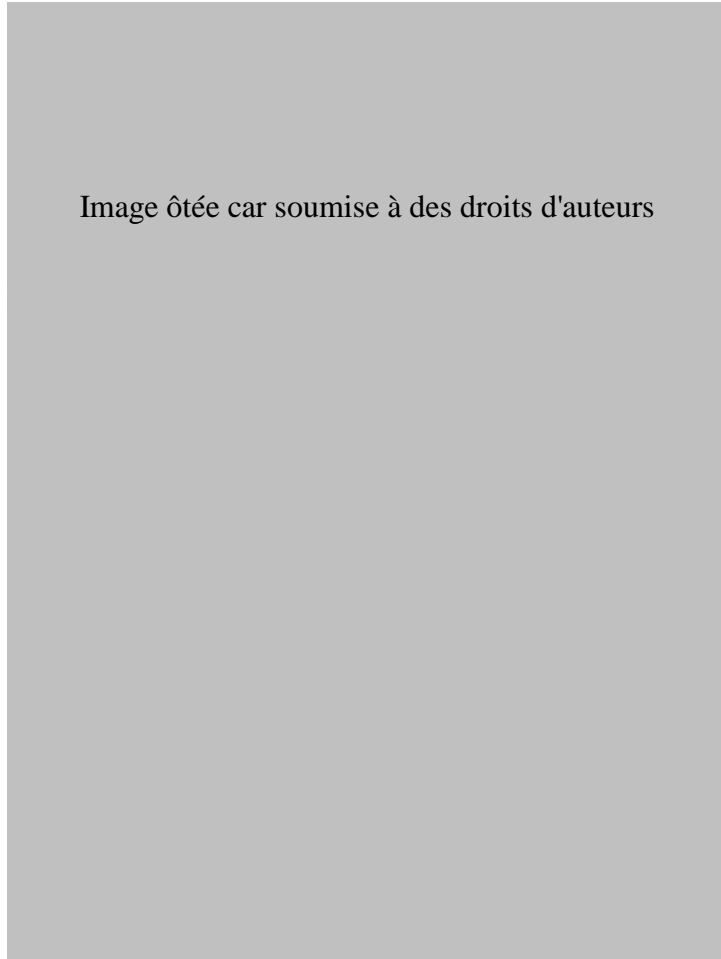


Figure In.5.C : Schéma général de la régulation hormonale en période de reproduction.

Des facteurs internes et externes, régulent la sécrétion de GnRH par l'hypothalamus qui contrôle la production de LH et FSH par l'hypophyse. Ces gonadotrophines ont une action stimulante sur la croissance des follicules de l'ovaire, ainsi que sur sa production hormonale.

adapté de Sisk & Foster, 2004

Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.5.D : Oviducte d'oiseau. Le vitellus se forme dans l'ovaire avec la participation du follicule. Lorsqu'un ovocyte arrive à maturation il est envoyé vers l'oviducte en passant par l'infundibulum. Lors de son passage dans le magnum, il s'entoure de l'albumen puis des membranes coquillères en passant par l'isthme. Finalement, la coquille se forme dans l'utérus, juste avant la sortie de l'œuf par le cloaque.

adapté de The chickscope project
(<http://chickscope.beckman.uiuc.edu/>)

Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.5.E : Développement embryonnaire chez les oiseaux.
Au jour 2 après la ponte, l'embryon, commence à se développer dans l'amnios, une poche filtrante. Au jour 10, l'embryon a presque totalement utilisé les réserves de l'albumine et du vitellus. Au jour 17, on distingue bien l'allantoïde, stockant les déchets rejetés par l'embryon, qui forme une poche continue plaquée contre la coquille. Au jour 26, le poussin est recroquevillé dans un espace devenu trop petit. L'œuf est prêt à éclore.

In.6. L'investissement parental

Selon Trivers (1972), l'investissement dans la reproduction se divise en investissement sexuel et investissement parental. On entend par investissement sexuel, l'énergie consacrée à la recherche et la conquête d'un partenaire ou à l'affrontement de rivaux. L'investissement parental inclut tout ce qui concerne les soins aux jeunes. Il correspond aux actes réalisés par un adulte au bénéfice de sa descendance pour en accroître les chances de survie. L'investissement parental diminue la capacité d'un individu à assurer une descendance ultérieure en affaiblissant ses propres chances de survie par la dépense d'énergie pour ses jeunes. Dans l'idée du conflit parent-jeune (Trivers, 1974), les jeunes cherchent à être soignés au maximum et le plus longtemps possible, alors que les parents tenteraient de minimiser leurs dépenses.

Ainsi, l'investissement parental dépend d'un grand nombre de facteurs, allant de la condition physique des parents à l'interaction avec les jeunes. Il a été montré que les caractères ne se transmettent pas seulement de manière génétique, mais aussi, par des effets épigénétiques avec, par exemple chez le moineau domestique, une importance primordiale des soins parentaux sur le bon développement des caractères sexuels secondaires (Griffith et al., 1999).

On parle d'effets maternels pour tout ce qui concerne une influence non génétique de la mère sur le développement de la future génération (Mousseau & Fox, 1998). Ces effets comprennent tous les aspects de l'influence maternelle sur le phénotype du jeune : la composition des œufs, la date de leur ponte, les soins parentaux, le territoire avec ses prédateurs et son abondance de nourriture... Ce sont aussi les caractéristiques du mâle en tant que partenaire choisi par la femelle (Räsänen & Kruuk, 2007). Mousseau & Fox (1998) les définissent comme permettant une adaptation phénotypique en réponse à l'hétérogénéité de l'environnement. L'expérience maternelle serait de cette manière traduite en des variations chez ses

descendants menant à une adaptation plus rapide aux changements environnementaux que les adaptations génétiques ne le permettent.

Selon le moment auquel interviennent les effets maternels, les effets sur le jeune sont différents. L'exemple du canari est frappant : lorsque l'on fournit des caroténoïdes à une femelle dès avant la ponte des œufs, les futurs jeunes ont une croissance améliorée par rapport aux petits de femelles nourries sans caroténoïdes. Si ces mêmes caroténoïdes ne sont fournis qu'après la ponte, les jeunes qui en auront profité après leur éclosion vont avoir une meilleure immunité cellulaire que ceux nourris sans caroténoïdes, mais sans aucun effet sur leur croissance (Tanvez *et al.*, 2006). En ce qui concerne l'investissement prénatal, la femelle ovipare ne dispose que d'un petit intervalle de temps pour allouer des ressources à ses œufs. Après cela, plus aucun ajustement n'est possible, au contraire des mammifères qui peuvent réguler en permanence les ressources de leurs jeunes pendant l'embryogenèse. Puisqu'il représente l'ensemble des ressources dont l'embryon dispose, l'étude de l'investissement maternel juste avant la ponte est très intéressante. De plus, les œufs d'oiseaux étant relativement volumineux, ils sont faciles à manipuler, que ce soit pour en mesurer les constituants ou pour en modifier le contenu.

Le caractère nidifuge ou nidicole d'une espèce modifie certainement l'investissement dans l'œuf. Les oisillons des espèces nidicoles sont très dépendants de leurs parents pendant les premiers jours de leur vie. Les jeunes naissent sans duvet et aveugles. Ils sont à peine capables de lever la tête pour quémander de la nourriture ou de la chaleur à leurs parents. Les soins parentaux après la naissance sont aussi essentiels que l'investissement prénatal dans ces espèces. Chez les espèces nidifuges, au contraire, les jeunes sont relativement indépendants dès l'éclosion. Ils sortent de l'œuf déjà bien développés, avec un duvet les aidant à réguler leur température corporelle et la capacité de se déplacer et de trouver de la nourriture. Les parents apportent aux jeunes relativement peu de soins après l'éclosion. On peut imaginer que l'investissement dans l'œuf est

Introduction Générale

d'autant plus essentiel chez ce type d'oiseau. Plus l'espèce est précoce, plus la proportion de jaune d'œuf, considéré comme représentatif de la qualité de l'œuf (Williams, 1994), est importante (voir p.29, figure In.5.B). Et chez la poule par exemple, le jaune d'œuf est aussi utile après l'éclosion. Il se retrouve lié à l'intestin du poussin à la naissance et lui assurerait des nutriments jusqu'à ce qu'il puisse se nourrir (Sotherland & Rahn, 1987).

In.7. La qualité de la ponte

L'allocation des ressources dans l'œuf est influencée par l'environnement de la femelle avant et pendant la formation de l'œuf (Schwabl, 1996a). Sheldon (2000) parle d'allocation différentielle lorsque ce sont les caractéristiques du partenaire qui influencent les ressources allouées aux œufs par la femelle. Deux théories s'opposent pour comprendre l'allocation différentielle des ressources aux œufs. L'investissement maternel peut être stimulé par la bonne qualité du mâle partenaire. La valeur sélective des jeunes, déjà favorisés par les "bons gènes" potentiellement transmis par le mâle, est alors maximisée (Burley, 1988, Sheldon, 2000). La théorie inverse avance qu'il existe une compensation possible de la piètre qualité du mâle ou de son manque d'investissement vis-à-vis des jeunes par un plus fort investissement maternel (Bluhm & Gowaty, 2004, Burley, 1988). Ces deux stratégies ont été observées avec l'exemple des antioxydants, essentiels au bon développement embryonnaire et à la survie des jeunes. Leur taux augmente avec l'attractivité du partenaire, chez le diamant mandarin (Williamson et al., 2006), alors que chez le roselin familier, la femelle dépose plus d'antioxydants dans les œufs fécondés par des mâles peu attractifs (Navara et al., 2006a).

Les indices les plus classiquement observés pour déterminer la qualité d'une ponte sont le nombre d'œufs pondus et leur poids.

La taille de la couvée

Selon les espèces, la taille de la ponte est plus ou moins modulable. Certaines espèces, comme la sarcelle à ailes bleues, ont un nombre précis de follicules ovariens se développant en même temps (figure In.5.D). Ce sont des espèces à nombre d'œufs déterminé qui ne peuvent moduler la taille de la ponte (Kennedy, 1991). D'autres espèces, comme la poule domestique, ont des couvées de taille très variable et adaptable, ce sont les espèces à nombre d'œufs indéterminé

(Kennedy, 1991). Différents facteurs peuvent moduler le nombre d'œufs pondus, comme la condition physique de la femelle ou la nourriture disponible (revue de Christians, 2002). Les femelles de canari les plus lourdes sont celles qui pondent le plus grand nombre d'œufs (Müller et al., 2008). Chez le troglodyte familial, les femelles compensent la diminution du nombre d'insectes en fin de saison de reproduction en pondant des œufs moins nombreux, mais plus lourds. Les jeunes, moins nombreux et en meilleure condition physique à l'éclosion, bénéficient ainsi, malgré la faible quantité de nourriture, de chances de survie égales à celles des jeunes nés plus tôt dans la saison (Styrsky et al., 1999).

Les caractéristiques du mâle semblent avoir peu d'influence. Ainsi, la qualité du chant du mâle chez le canari (Tanvez et al., 2004) et le tyran tritri (Murphy et al., 2008) ne change pas la taille de la ponte.

Le poids des œufs

Généralement, le nombre d'œufs pondus ne présage pas de leur poids (Christians, 2002). Ce poids, corrélé à la taille du squelette du poussin et au poids du jeune rapporté à sa taille, est un bon indice de la survie du jeune (goéland brun; Bolton, 1991 et revue de Williams, 1994). Seules certaines espèces, comme le troglodyte familial, pondent des œufs plus massifs lorsque leur nombre diminue (Styrsky et al., 1999). Les caractéristiques du mâle influencent beaucoup plus la taille des œufs que celle de la ponte : la femelle du canard colvert pond de plus gros œufs lorsqu'elle s'accouple avec un mâle attractif qu'avec un mâle imposé (Cunningham & Russel, 2000).

Les différents composants de l'œuf ont des rôles spécifiques dans le développement embryonnaire et le développement du jeune poussin. Une augmentation de la taille de l'œuf, ou de son poids, peut être générale et isométrique, ou peut ne concerner qu'un compartiment de l'œuf, chacun permettant des ajustements différents.

Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure IN.7.A :Œufs de différentes espèces.

- (1) Casoar à casque
- (2) Autruche d'Afrique
- (3) Ibis blanc
- (4) Bec-en-ciseaux noir
- (5) Jacana à longue queue
- (6) Jardinier à nuque rose
- (7) Océanite cul-blanc
- (8) Accenteur mouchet

Site internet : <http://www.newcastle.edu.au/>

© 2006 Government of Alberta and © 1996-2006 Royal Alberta Museum

La masse de la coquille

La coquille de l'œuf contribue à l'embryogenèse de plusieurs façons. Son rôle le plus évident est la protection mécanique de l'œuf. Elle permet aussi les échanges d'air et d'eau et fournit, avec le jaune d'œuf, le calcium nécessaire au bon développement du squelette, des muscles et du cerveau. L'embryogenèse des espèces nidicoles, assez courte en comparaison de celle des espèces nidifuges, nécessite une conformation coquillière permettant un prélèvement rapide du calcium, avec, par exemple une augmentation de la quantité d'aspérités sur la surface interne de la coquille (Karlssona & Lilja, 2008, figure In.7.A). Les jeunes des espèces nidifuges naissent bien plus développés que ceux des espèces nidicoles, avec en particulier un squelette plus solide. Ils ont besoin d'une quantité de calcium plus importante et leur coquille prend généralement une plus grande proportion de l'œuf (figure In.5.B).

La masse du vitellus

La masse du jaune d'œuf et sa composition sont de bons indicateurs de la qualité de l'œuf, car le jaune d'œuf contient les réserves énergétiques de l'embryon (Williams, 1994). La quantité de vitellus ne modifie pas son assimilation dans les tissus de l'embryon, mais augmente le résidu présent dans l'œuf à la fin de l'incubation (Finkler et al., 1998). Le reste de jaune d'œuf est en effet conservé par les poussins comme une annexe du tube digestif jusqu'à la consommation complète des nutriments qui y sont stockés. Ils possèdent ainsi une réserve de nutriments pour leurs tout premiers jours de vie (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986). Et ce résidu fournit au jeune poussin de l'énergie utile lors des premiers jours de sa vie. Chez la poule, le jaune influence la qualité et la survie du jeune poussin (Finkler et al., 1998).



Figure IN.7.B : Image de la surface interne d'une coquille d'œuf, obtenue par microscopie électronique.

Site internet : <http://www.royalalbertamuseum.ca/>
© The University of Newcastle, Australie

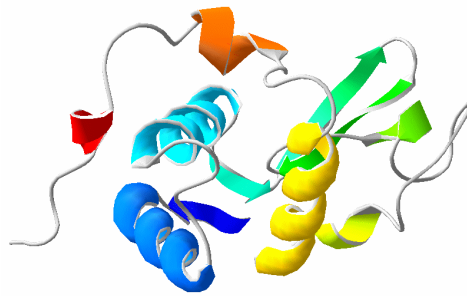


Figure In.7.C : Représentation schématique de la conformation tridimensionnelle d'un lysozyme.

La masse de l'albumen

De son côté, le blanc, composant majoritaire de l'œuf, est le principal facteur régissant la taille de l'œuf. C'est le constituant le plus volumineux, composé majoritairement d'eau. Chez le cormoran à aigrette, c'est la masse du blanc d'œuf qui explique principalement la masse et la taille du jeune (Dzialowskia et al., 2008), qui sont de bons indices de sa survie (Finkler et al., 1998). L'eau contenue dans le blanc d'œuf est déterminante : une déshydratation expérimentale du blanc diminue drastiquement la probabilité de l'éclosion (Davis & Ackerman, 1987), même si elle n'altère pas le développement embryonnaire. Chez l'hirondelle rustique, on peut retarder l'éclosion en retirant un peu de blanc de l'œuf, et ceci diminue la croissance et les chances de survie du poussin (Ferrari et al., 2006).

Le blanc, comme le jaune d'œuf, sont aussi actifs sur le développement embryonnaire par la qualité et la quantité de leurs composants.

Les lysozymes

L'albumen contient des protéines telles que les lysozymes (Cucco et al., 2007), des enzymes sécrétées par les cellules immunitaires (comme les granulocytes, monocytes ou cellules intestinales de Paneth), qui remplissent principalement un rôle antibactérien (Prager & Jollés, 1996, figure In.7.C). Ce sont des hydrolases acides qui se lient aux parois des bactéries et les dégradent en catalysant l'hydrolyse des peptidoglycanes la constituant (Imoto et al., 1972, Sato & Watanabe, 1976). Leur fixation à la paroi bactérienne facilite la phagocytose. Ils sont de ce fait un des composants majeurs de l'immunité antibactérienne d'origine maternelle dans l'œuf et sont importants pour la qualité de l'œuf : chez l'hirondelle rustique, l'activité des lysozymes est positivement corrélée au taux d'éclosion (Saino et al., 2002b).

Les caroténoïdes

Le jaune d'œuf contient des colorants, les caroténoïdes (Blount et al., 2002, Williamson et al., 2006, figure IN.7.D). Ce sont des pigments rouges, oranges et jaunes répandus chez de très nombreux organismes vivants. Il existe environ 560 caroténoïdes différents. Ils protègent l'ensemble des tissus qui en contiennent de l'oxydation et du soleil. Ils possèdent des propriétés immunostimulantes (par exemple, la vitamine A stimule la réponse immunitaire humorale par les anticorps et le β -carotène, la réponse cellulaire par les lymphocytes T4) et jouent un rôle dans la croissance et la multiplication des cellules, permettant ainsi le bon développement et la croissance de l'individu. La concentration du β -carotène dans l'œuf en augmente la qualité et notamment l'immunité des jeunes une fois éclos (chez le goéland brun, Blount et al., 2002). Chez l'hirondelle rustique, la quantité de lutéine du vitellus est corrélée avec le risque d'infections parasitaires de la future progéniture. Dans cette espèce, la longueur des plumes de la queue du mâle, les retrices, est corrélée avec les risques d'infections des jeunes. Les femelles accouplées avec des mâles à retrices courtes produisent des œufs à forte concentration en lutéine. Ce caroténoïde, en améliorant le système immunitaire du jeune, l'aide à combattre les infections (Saino et al., 2002a).

Le jaune d'œuf contient aussi des stéroïdes comme la corticostérone ou la testostérone.

La corticostérone

La corticostérone est sécrétée par les glandes surrénales. Elle est considérée comme l'hormone du stress. Chez le goéland leucophée, une augmentation expérimentale de la corticostérone dans l'œuf diminue la puissance et la fréquence des cris émis par l'embryon bien développé et le jeune poussin (Rubolini et al., 2005), ce qui peut être un avantage quand une telle augmentation est due à la présence d'un prédateur, mais un désavantage car elle affecte le système immunitaire à médiation cellulaire.

Introduction Générale

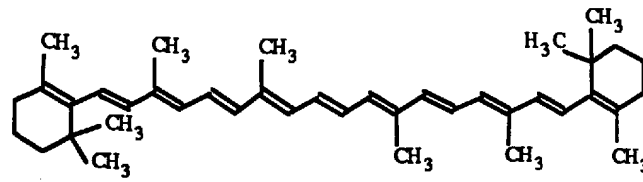


Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.7.D : Le β -carotène.

En haut, formule chimique.

En bas, variabilité de la couleur du jaune d'œuf due aux caroténoïdes.

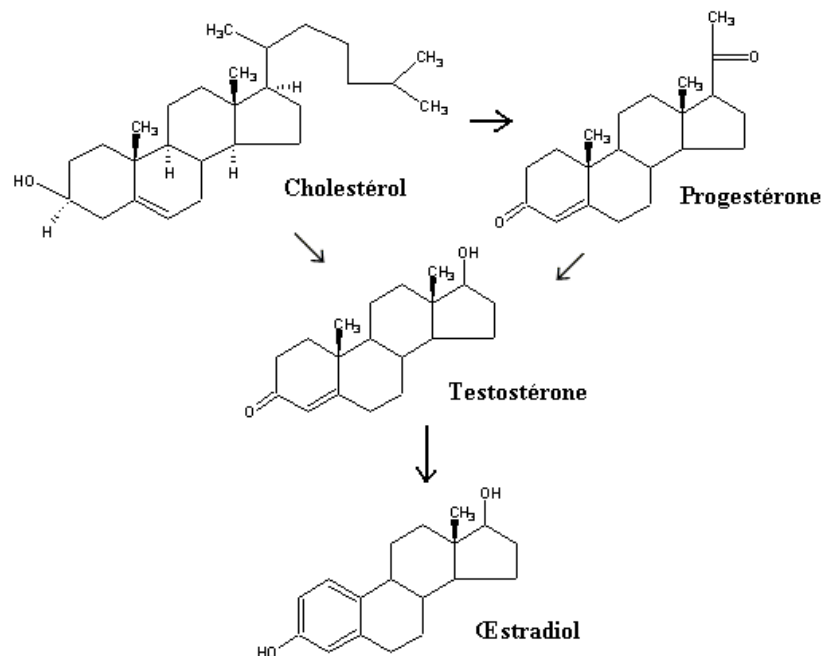


Figure In.7.E : Schéma simplifié du métabolisme de la testostérone

La testostérone

La testostérone appartient au groupe des androgènes. Elle est produite dans les gonades et les glandes surrénales. La testostérone est une hormone stéroïde dérivée du cholestérol (figure In.7.E). C'est aussi le précurseur de l'œstradiol, principale hormone œstrogénique.

La testostérone permet la maturation des organes sexuels mâles et améliore la croissance générale (Estrada et al., 2006). Elle module le succès reproducteur (synthèse sur les vertébrés de Clark & Galef, 1995). Les androgènes sont aussi connus pour leur influence sur l'agressivité : après l'éclosion, un traitement à base de testostérone sur de jeunes poussins de mouette rieuse ou de poule domestique augmente la probabilité de leurs comportements agressifs et, du coup, leur statut social (Groothuis & Meeuwissen, 1992, Ros et al., 2002, Young & Rogers, 1978). Certains effets négatifs de la testostérone ont été rapportés. Ils concernent l'efficacité du système immunitaire. Des implants de testostérone diminuent l'immunité de l'adulte étourneau sansonnet (Duffy et al., 2000) et mériion superbe (Peters, 2000).

En 1993, Schwabl met en évidence la présence d'androgènes d'origine maternelle dans le jaune d'œuf (chez le canari et le diamant mandarin). Depuis lors, de nombreuses études ont tenté de comprendre les effets de ces hormones. Chez les ovipares, la quantité de testostérone de l'œuf peut augmenter le pourcentage de mâles (chez le lézard anolis vert, Lovern & Wade, 2003, mais pas chez le lézard montane, Radder et coll., 2007, ni chez la poule domestique White Leghorn, Eising et al., 2003a). De nombreux chercheurs ont injecté de la testostérone dans des œufs pour en observer les effets sur les jeunes (les résultats positifs, négatifs ou l'absence d'effet à court terme relaté dans de nombreuses études ont été répertoriées dans le tableau IN.7.A). A long terme, l'augmentation artificielle des taux de testostérone de l'œuf influence le développement des caractères sexuels secondaires (chez le moineau domestique ; Strasser & Schwabl, 2004). Une telle augmentation peut même améliorer la capacité de canaris femelles à pondre de plus larges couvées (Müller et al., 2008).

Introduction Générale

Les effets ne sont pas toujours positifs : l'injection de testostérone dans des œufs de canaris entraîne une croissance moins rapide des mâles et retarde l'apprentissage du chant, même si ses particularités ne sont pas altérées à l'âge adulte pas (Müller et al., 2008).

Le partenaire peut influencer la quantité d'androgènes déposée naturellement dans l'œuf. Par exemple, les femelles de diamant mandarin appariées avec des mâles attractifs déposent plus d'androgènes dans leurs œufs que des femelles appariées avec des mâles moins attractifs (Gil et al., 1999).

Introduction Générale

Effet	-/0/+	Comparaison entre œufs injectés d'androgènes et contrôles	Espèce	Réf.
Éclosion	+	Éclosion avancée.	Mouette rieuse	(1) (2)
	+	Le muscle du cou nécessaire à l'éclosion, le "complexus", est plus gros.	Carouge à épauettes	(3)
	0	Durée d'incubation équivalente. Succès d'éclosion équivalent.	Goéland leucophée	(4)
	-	Éclosion retardée.	Crécerelle d'Amérique	(5)
Développement	+	A l'éclosion, masse et taille supérieures.	Mouette rieuse	(1)
	+	Pendant les 22 premières heures, croissance accrue.	Canari domestique	(6)
	+	A la fin de la période au nid, masse supérieure.	Mésange charbonnière	(7)
	+/0	A 10 jours, masse supérieure A 21 jours, masse équivalente	Perdrix grise	(8)
	+/0	A 2 et 3 jours, jeunes plus lourds. A 18 jours, masse équivalente.	Étourneau sansonnet	(9) (10)
	+/0	A 2 jours, taille supérieure. A 8 jours, taille équivalente.	Roselin familial	(11)
	0	A 14-15 jours, masse équivalente.	Diamant mandarin	(12)
	0/-	A 9 jours, masse inférieure et taille équivalente.	Goéland leucophée	(4)
	-	A 15 et 20 jours, masse inférieure.	Crécerelle d'Amérique	(5)
Quémante alimentaire	+	Le "complexus", muscle du cou qui aide à maintenir la tête lors de la quémante, est plus gros.	Carouge à épauettes	(3)
	+	Pendant la première heure, quémantent plus souvent.	Canari domestique	(6)
	+	Quémante plus rapide et plus fréquente. Sont plus nourris.	Mouette rieuse	(2)
	+/0/-	A l'éclosion, quémantent moins. A 5 jours, quémantent autant. De la naissance au jour 18, les jeunes ont des becs plus larges et des taux sanguins d'androgènes plus élevé.	Étourneau sansonnet	(9) (10)
	0	A l'éclosion, ne bèquent pas plus un bec parental factice.	Goéland leucophée	(13)

Introduction Générale

Survie	+/-0	A 30 jours, survie équivalente. Mortalité précoce retardée de 2 jours (jour 6 et non 4)	Mouette rieuse	(2)
	+/-0	A 2 et 3 jours, mortalité diminuée. A 18 jours, mortalité équivalente.	Étourneau sansonnet	(9) (10)
	0	A 9 jours, mortalité équivalente.	Goéland leucophée	(4)
	-	A 25 jours, mortalité augmentée.	Crécerelle d'Amérique	(5)
Immunité	+	A 15 jours, immunité cellulaire supérieure.	Roselin familial	(11)
	+/-0	A 10 et 21 jours, immunité cellulaire supérieure. A 90 jours, immunité cellulaire équivalente.	Perdrix grise	(8)
	0	A 17 jours, immunité cellulaire équivalente.	Mésange charbonnière	(7)
	0	A 7 jours, immunité cellulaire équivalente.	Goéland leucophée	(4)
	0	A 10 jours, immunité cellulaire équivalente.	Caille peinte	(14)
	-	Entre 1 et 4 jours, immunité cellulaire diminuée. A 7 jours, immunité humorale diminuée.	Mouette rieuse	(15) (16)
Taux métabolique	0	De 3 jours avant l'éclosion au départ du nid (jour 30), métabolisme basal équivalent.	Mouette rieuse	(17)
	-	A 14-15 jours, métabolisme basal supérieur.	Diamant mandarin	(12)

Tableau IN.7.A : Effets à court terme (jusqu'à la sortie du nid) d'une injection de testostérone dans le vitellus chez l'oiseau.

Références : (1) Eising et al., 2001, (2) Eising & Groothuis, 2003, (3) Lipar & Ketterson, 2000, (4) Rubolini et al., 2006, (5) Sockman & Schwabl, 2000, (6) Schwabl, 1996b, (7) Tschirren et al., 2005, (8) Cucco et al., 2008, (9) Pilz et al., 2004, (10) Müller et al., 2007, (11) Navara et al., 2006b, (12) Tobler et al., 2007, (13) Boncoraglio et al., 2006, (14) Andersson et al., 2004, (15) Müller et al., 2005, (16) Groothuis et al., 2005, (17) Eising et al., 2003b

In.8. La Perdrix Grise, *Perdix perdix*



La perdrix grise appartient à la famille des Phasianidés de l'ordre des Galliformes. Cet animal peut vivre sept années quand il survit à autant de saisons de chasse. Son élevage est répandu dans le but de fournir du gibier aux chasseurs. Son écologie et sa conservation sont donc très étudiées. Il existe des livres entiers portant sur cette espèce (Birkon & Jacob, 1988, Potts, 1986) et de nombreuses recherches scientifiques l'utilisent comme modèle d'étude.

La perdrix grise vit dans l'hémisphère nord, en Europe, Asie et Amérique (figure In.8.A). Elle est sédentaire et vit principalement dans les plaines découvertes ou les champs de céréales. En zone montagneuse, la perdrix grise descend passer l'hiver dans les plaines, mais n'effectue pas de réelle migration. Elle se nourrit de végétaux (graines, herbes, baies, bourgeons...) et de matières animales (larves, insectes, vers de terre...). Elle fourrage surtout à l'aube et au crépuscule et pratique de fréquents bains de soleil et de poussière.

Les perdrix mesurent une trentaine de centimètres de haut et environ 45 cm d'envergure. Leur poids varie entre 300 et 450 g. Le dos est gris-roux et le ventre plus gris. Les plumes scapulaires et les susalaires présentent un trait longitudinal blanc. Chez la femelle, ces plumes portent aussi des barres transversales blanches (figure In.8.C). Un dimorphisme sexuel est présent au niveau des joues : brun-rouge chez le mâle et gris-brun chez la femelle (figure In.8.C). Autour des yeux du mâle, de la peau érectile est plus ou moins cachée par les plumes. Au moment de la parade nuptiale, cette peau se dresse, laissant flamboyer sa couleur rouge vive (figure In.8.C). Le mâle, mais parfois aussi la femelle, possèdent des plumes rousses formant une marque en forme de fer à cheval plus ou moins accentué et ressortant sur le fond clair du ventre (figure In.8.B).

Introduction Générale



Figure In.8.A : Zone de présence de la perdrix grise

■ Présence naturelle ■ Introduction



Figure In.8.B : Marque ventrale d'une perdrix grise

Introduction Générale

La perdrix vit en couples monogames pendant la période de reproduction et en groupes de quelques individus le reste de l'année. Les couples se forment entre janvier et mars. Les mâles se battent entre eux pour la conquête des femelles. Puis les femelles empêchent les autres femelles d'approcher leur partenaire. Les combats peuvent être violents et il arrive qu'un animal meure sous les coups de bec.

La parade nuptiale voit le mâle se dresser et exposer ainsi sa marque ventrale et les rayures de ses flancs. Il déploie la queue et laisse tomber les ailes jusqu'au sol en émettant un léger bruit de gorge. La femelle répond en faisant des allers et retours devant le mâle. Elle abaisse et remonte sa tête en se penchant au niveau de la marque ventrale du mâle. Malgré ces comportements, les caractéristiques physiques ou colorimétriques du mâle ne semblent pas influencer le choix de la femelle (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995). La taille de la tache ventrale ne change pas le succès du mâle auprès des femelles. Seule sa présence est utile à la reconnaissance sexuelle (les mâles sans zone ventrale marron se font courtiser par les autres mâles). Finalement, c'est le comportement de vigilance du mâle (Dahlgren, 1990), ainsi que la durée et l'intensité de son cri (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995) qui influenceraient la femelle. Elles choisissent les mâles qui poussent les cris les plus longs et ceux dont les formants sont de basse fréquence (figure In.8.D), ces deux caractéristiques étant corrélées entre elles et influencées par la testostérone (Beani *et al.*, 1995 ; Fusani *et al.*, 1997).

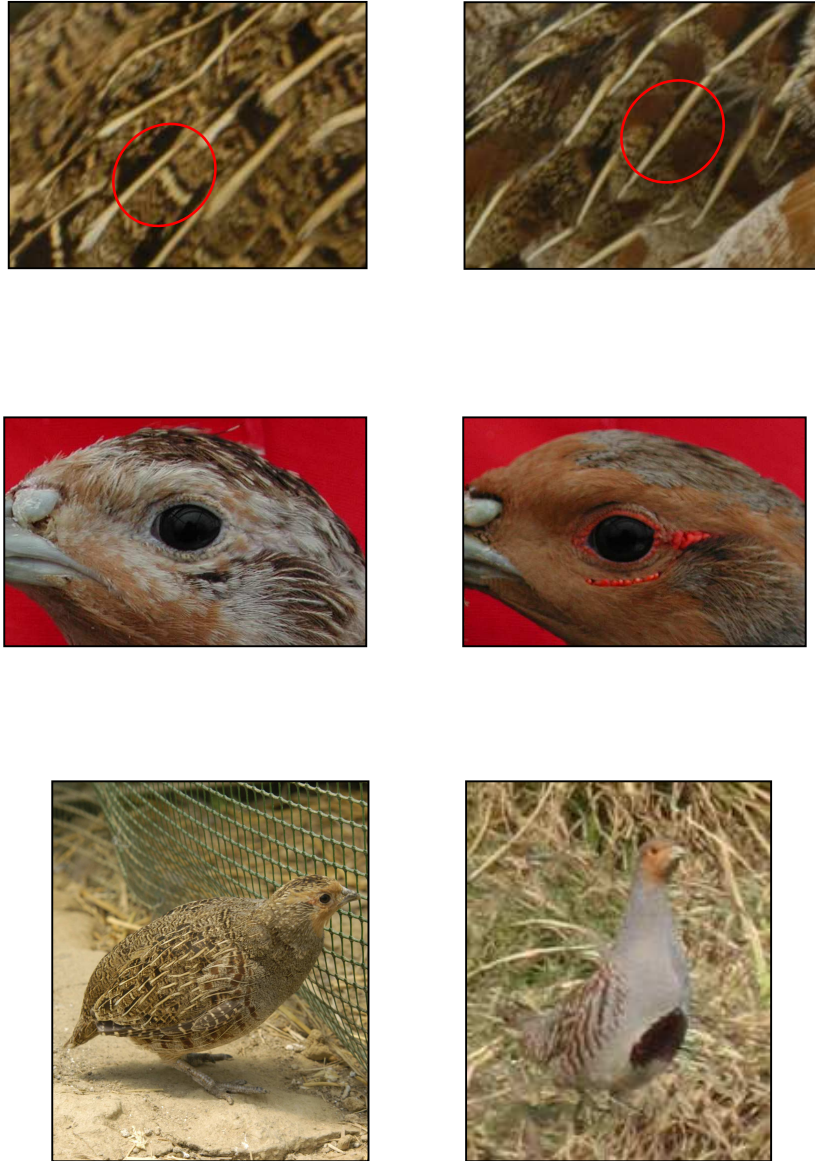


Figure In.8.C : Dimorphisme sexuel chez la perdrix grise.
En haut, individu femelle, à gauche, et mâle, à droite. Au milieu, les plumes alaires de la femelle, à gauche, présentent la croix blanche complète. A droite, celles du mâle ne présentent que la barre transversale blanche. En bas, le contour de l'œil de la femelle, à gauche, ne présente pas la couleur rouge visible chez le mâle, à droite.

Introduction Générale

Le couple, une fois formé, adopte un territoire déterminé. En avril, environ un mois après la parade, la poule établit son nid, avec un peu de paille, de l'herbe et des plumes dans une dépression du sol (figure In.8.E). De son côté, le mâle connaît un pic androgénique et produit des spermatozoïdes en quantité importante (Fraissinet *et al.*, 1987). Dans la nature, la femelle dépose 10 à 20 œufs olivâtres (figure In.8.E), à intervalles de 24 à 48 heures. L'incubation dure 26 jours, assurée par la femelle seule. Le mâle se borne à monter la garde près du nid. En général, il n'y a qu'une ponte par an. Toutefois, lorsqu'un nid est détruit, il peut y avoir une couvée de remplacement, plus petite.

Dans cette espèce, les caractéristiques de l'œuf semblent dépendre principalement de la femelle et peu du mâle ou des variations de l'environnement : alors qu'un ajout de caroténoïdes dans l'alimentation ne change pas la composition de l'œuf (Cucco *et al.*, 2007) et que la masse du père n'est pas corrélée à celle des œufs pondus par sa partenaire (Cucco *et al.*, 2006), la composition et le poids des œufs varient selon les caractéristiques des femelles. Il existe une forte corrélation entre le poids de la femelle et la masse de ses œufs, ainsi que celle de ses poussins (Cucco *et al.*, 2006). De plus, le taux de lysozymes des œufs est corrélé à la qualité du système immunitaire de la mère (Cucco *et al.*, 2007), même si l'immunité cellulaire n'est pas héréditaire (Cucco *et al.*, 2006). La quantité de lysozymes est liée au taux d'éclosion des œufs (Cucco *et al.*, 2007) et la taille de l'œuf est déterminante pour l'éclosion. Il a été montré chez la perdrix rouge que les œufs infertiles sont plus petits que les autres (Cabezas-Diaz & Virgòs, 2007). La perdrix est une espèce nidifuge et les jeunes, précoces, éclosent bien développés (figure In.8.E). Ils possèdent déjà un duvet à l'éclosion et sont capables de se déplacer. Ils ne sont toutefois pas totalement indépendants avant l'âge de 15-20 jours où ils volent parfaitement. L'investissement parental est donc plutôt réduit après l'éclosion et se concentre lors de la formation de l'œuf (Blomqvist *et al.*, 1997). De ce fait, la perdrix grise est un modèle animal tout à fait adapté à l'étude de l'investissement maternel prénatal et très intéressant à comparer avec une espèce nidicole, comme le canari.

Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.8.D : Sonagrammes (a) et oscillogrammes (b) des appels type "porte-rouillée" de mâles de perdrix grise, choisis ou non par les femelles.
1 : attaque du cri ; 2 : corps du cri. (Beani & Dessi-Fulgheri, 1995)

Introduction Générale



Figure In.8.E : La reproduction chez la perdrix grise.
En haut, un nid de perdrix grise avec 5 œufs.
En bas, un poussin de 2 jours.

In.9. Le canari domestique commun, *Serinus canaria*



Le canari appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des Fringillidés. Ce petit passereau vit rarement plus de deux ans dans la nature (souche sauvage), mais peut vivre une douzaine d'années dans de bonnes conditions de captivité (souche domestique). Il ne montre pas de dimorphisme sexuel et les individus des deux sexes mesurent environ 15 cm de haut, 25 cm d'envergure et pèsent entre 18 et 28 g. La souche sauvage possède un plumage dont la couleur dominante est le vert. Le canari domestique, sélectionné par l'humain à partir de la souche sauvage, a développé en captivité une grande variété de couleurs de plumage, allant du vert foncé au blanc, en passant par le fameux jaune canari, ainsi que des couleurs plus vives, acquises avec une alimentation particulière (figure In.9.A).

Originnaire des îles Canaries, situées au large du Maroc, l'espèce en a tiré son nom. Le canari est granivore et varie son alimentation avec des légumes et des fruits. C'est une espèce sociale, monogame, dont le couple dure au moins une saison de reproduction. La femelle construit le nid et couve deux à six œufs (figure In.9.B), seule, pendant 14 jours (Pomarède, 1992). Elle est parfois nourrie par le mâle pendant la couvaison. Il n'est pas rare de voir le couple réaliser trois cycles reproductifs au cours d'une même saison de reproduction (Voigt & Leitner, 1998). Les jeunes de canari, espèce nidicole, naissent aveugles et sans thermorégulation efficace (figure In.9.B). Ils dépendent entièrement des parents qui les couvent et les nourrissent jusqu'à leur départ du nid au bout de 10 à 15 jours, une fois les plumes poussées. Après cela, ils reviennent souvent se faire nourrir au nid pendant encore une semaine.

Introduction Générale



Figure In.9.A : Le canari domestique commun, des phénotypes variés.
A droite, le vert à ailes foncées est le plus proche du phénotype sauvage.



Figure In.9.B : Œufs et jeunes canaris domestiques communs. De gauche à droite, nid avec 5 œufs; poussin de 24 heures ; poussin de 4 jours ; jeunes de 10 jours ; jeunes de 15 jours.

Introduction Générale

Il est possible de simuler l'arrivée du printemps, saison propice à la reproduction, en allongeant simplement la durée de luminosité quotidienne (Hinde, 1958, Leboucher *et al.*, 1994). La méthode invasive, que représentaient des injections d'œstrogènes entraînant le comportement reproducteur, a donc été délaissée dans ce travail de thèse au profit de manipulations de la photopériode.

L'allongement de la photopériode entraîne le développement des gonades (Nicholls & Storey, 1977, Pohl, 1994, Storey & Nicholls, 1976), la construction du nid (Hinde, 1958, Hinde & Steel, 1975, Steel *et al.*, 1975) et la prise de postures de sollicitation à l'accouplement (Leboucher *et al.*, 1994, Nagle *et al.*, 1993) par la femelle, mais aussi la réorganisation d'une partie de l'architecture cérébrale permettant la production du chant chez le mâle (Follett *et al.*, 1973, figure In.9.C). Chez cette espèce d'oiseau chanteur, le chant tient en effet une place importante dans la vie sociale, notamment dans le comportement de cour (Bentley *et al.*, 2000, Leboucher *et al.*, 1998, Warren & Hinde, 1961).

L'organe phonatoire s'appelle la syrinx (figure IN.9.D). Cet organe est situé au fond de la trachée des oiseaux, contrairement à celui des mammifères, le larynx, situé au-dessus de la trachée. La syrinx est entourée des sacs aériens claviculaires (bronche), au niveau de la 2^e ou 3^e vertèbre thoracique et de la bifurcation de la trachée.

Le son est produit lors de l'expiration, par la vibration des membranes tympaniformes. La tonalité varie selon la tension des membranes régulée en premier lieu par les muscles sternotrachéaux, puis par les bronchotrachéaux (situés juste à l'extérieur de la syrinx). Les dilatations de la trachée permettent de moduler la voix. Les oiseaux peuvent commander les vibrations des parties droite et gauche de la syrinx indépendamment, ce qui permet à certaines espèces de produire deux notes simultanément.

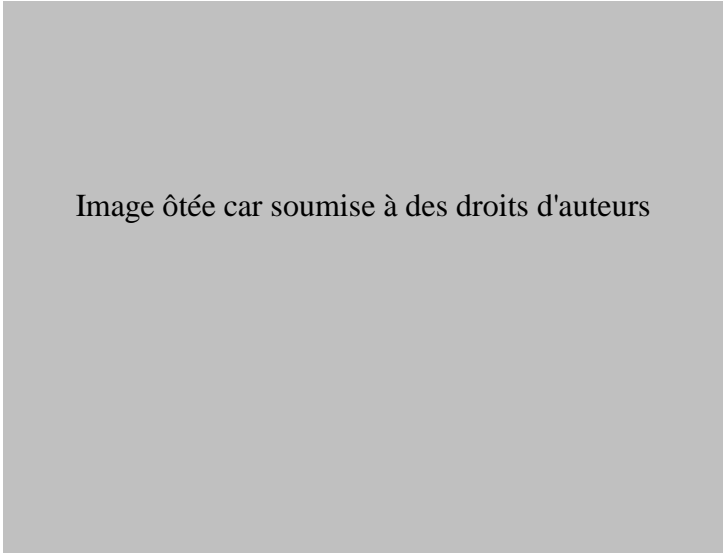


Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.9.C : Les noyaux du chant chez l'oiseau.

- Voie motrice, de production du chant, en rouge : le HVC (haut centre vocal) envoie des projections vers le RA (noyau robuste de l'archéostriatum) qui, lui-même, projette vers le nXIIIts (noyau de la 12^{ème} paire de nerfs crâniens) et le DM (noyau intercolliculaire dorso médian). Le 12^{ème} nerf envoie des ordres moteurs à la syrinx (organe de production du chant chez l'oiseau), alors que le DM contrôle les muscles respiratoires.

- Voie frontale antérieure, en vert : le HVC projette aussi vers l'aire X. Cette voie forme une boucle passant par le DLM (noyau médian du thalamus dorsolatéral) et le lMAN (noyau latéral magnocellulaire du nidopallium antérieur), avant de rejoindre la voie motrice par le RA.

Les influx auditifs arrivent au niveau du HVC et du Nif (le noyau interfacial) qui transmet les informations reçues au HVC.

Introduction Générale

Le chant est constitué de phrases, elles-mêmes constituées de syllabes formées d'une ou de plusieurs notes (figure In.9.E). Le chant donne des informations sur son producteur : une séquence de plus de trois syllabes issues du chant d'un mâle permet d'individualiser ce mâle (Lehongre *et al.*, 2008). Les femelles de canari domestique sont capables de reconnaissance spécifique à partir du chant -elles préfèrent les chants des canaris domestiques plutôt que ceux d'autres espèces (Kreutzer *et al.*, 1992)- et aussi de reconnaissance individuelle -elles préfèrent le chant de leur partenaire plutôt que celui d'un autre mâle (Béguin *et al.*, 1998).

De manière générale, les femelles préfèrent les chants contenant des phrases de basse fréquence, chantés à une forte intensité et ayant une longue durée (Pasteau, 2007). La complexité des syllabes influence aussi leurs préférences (Pasteau *et al.*, 2004). Une certaine qualité de phrase entraîne un grand nombre de réponses de la part des femelles. Ce type de phrase est composé de syllabes à deux notes, couvrant une large bande de fréquence et produite à un taux de répétition rapide (Vallet *et al.*, 1998, Vallet & Kreutzer, 1995). Elle s'appelle la "phrase A" ou phrase "sexy" (figure In.9.F). Une étude a montré un effet encore plus marqué d'une phrase impossible à produire naturellement pour un mâle canari. Cette phrase a les caractéristiques de la phrase A, mais couvre une bande de fréquence plus large, c'est la "phrase G" (Draganoiu *et al.*, 2002).

Image ôtée car soumise à des droits d'auteurs

Figure In.9.D : Schéma de l'organe phonatoire des oiseaux, la syrinx.

- | | |
|--|---|
| A- Membrane tympanique interne | G- 2 ^{ème} anneau cartilagineux bronchique |
| B- Membrane tympanique externe | H- Pessulus (membrane) |
| C- Anneau cartilagineux trachéen | I- Membrane tympaniforme externe |
| D- Muscles sternotrachéaux | J- 3 ^{ème} anneau cartilagineux bronchique |
| E- 1 ^{er} anneau cartilagineux bronchique | K- Membrane tympaniforme interne |
| F- Membrane semilunaire | L- Sac aérien interclaviculaire |

Adapté de Pettingall, 1956

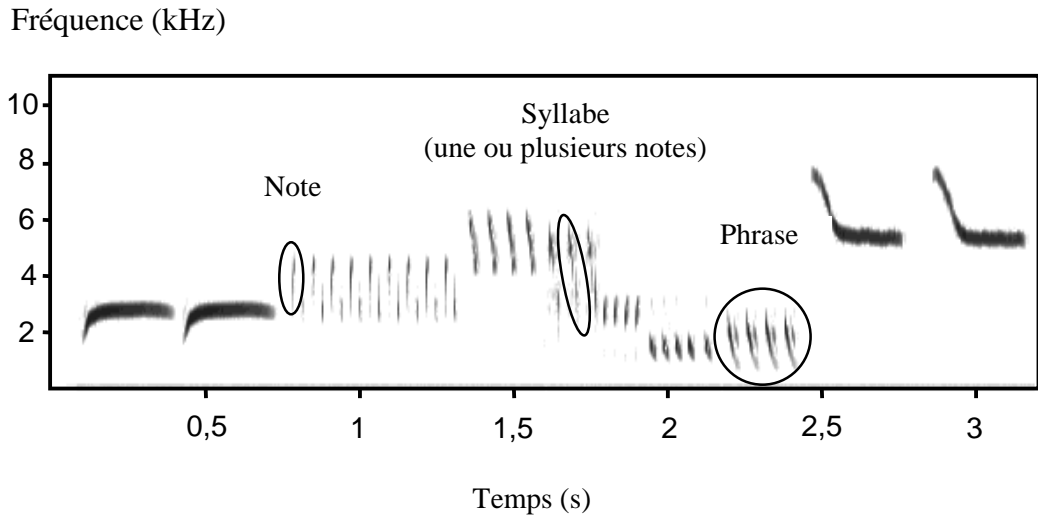


Figure In.9.E : Sonagramme d'un chant de canari domestique mâle. L'unité de base est la note. Une syllabe peut-être simple, composée d'une note, ou complexe, composée de deux notes. Une phrase est la répétition d'une même syllabe.

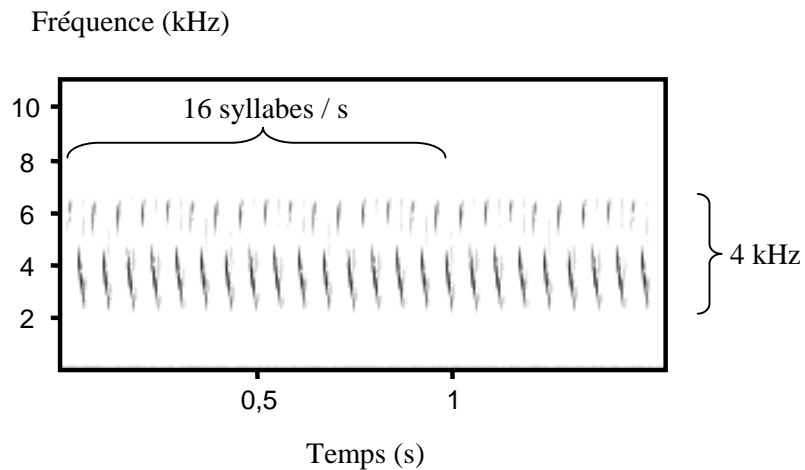


Figure In.9.F : Sonagramme d'une phrase A ou phrase sexy. Formée d'une suite de syllabes complexes, elle a pour caractéristiques un empan fréquentiel de 4 kHz et une fréquence de 16 syllabes par seconde.

In 10. Plan des chapitres

L'allocation différentielle, ses mécanismes, ses raisons physiologiques ou environnementales et sa valeur adaptative sont encore très peu connus. C'est l'une des raisons qui m'ont amenée à étudier l'investissement maternel des oiseaux. Les expériences sont focalisées sur l'investissement dans l'œuf, qui est déterminé par les conditions au moment de la ponte et n'évolue pas une fois l'œuf pondu, ce qui permet une étude particulièrement précise. J'ai donc étudié différentes caractéristiques des œufs : leur nombre, leur poids, leur volume, le poids de leurs constituants (vitellus, albumen et coquille), ainsi que la concentration de testostérone dans le jaune d'œuf. Dans une des expériences, j'ai aussi eu accès à la concentration de lysozymes de l'albumen. Les mesures ont été récoltées dans trois types de situations.

Dans le premier chapitre, sont mis en évidence les effets de la préférence : les femelles expérimentales avaient la possibilité de choisir entre deux mâles. Puis, une partie d'entre elles était appariée avec le mâle pour lequel elles avaient montré une préférence et l'autre partie des femelles, avec le mâle non choisi.

Le deuxième chapitre traite de l'effet du statut social du mâle partenaire. Dans les expériences, les femelles avaient accès à des informations sur ce statut, montrant soit la dominance, soit la subordination de leur partenaire vis-à-vis d'un autre mâle.

Ces deux premiers chapitres relatent des expériences menées sur deux espèces d'oiseau, une espèce nidifuge, la perdrix grise où l'investissement prénatal est primordial, et une espèce nidicole, le canari domestique, où l'investissement maternel prénatal reste important, mais est complété par des soins parentaux indispensables dans les premiers jours de vie des oisillons.

Le troisième chapitre porte sur l'effet d'un signal sexuel secondaire exacerbé, connu pour attirer la préférence des femelles, sur l'investissement maternel. Cette expérience a été menée uniquement chez le canari, dont les caractéristiques du chant peuvent être manipulées par ordinateur.

Introduction Générale

Un quatrième et dernier chapitre fait la synthèse de l'évolution de l'investissement maternel au fur et à mesure de la ponte. Les données traitées sont celles obtenues dans l'ensemble des expériences relatées dans les trois premiers chapitres.

Enfin, une discussion générale met en relation les conclusions de chaque chapitre, en tire des tendances générales et donne des indications sur des travaux intéressants pour aller plus avant dans l'étude des effets maternels.

Matériels et Méthodes
Généraux

Afin de ne pas alourdir ce texte par les descriptions techniques des expériences, et pour éviter les répétitions, cette partie regroupe toutes les méthodes employées de façon répétitive dans les différentes expériences. Au moment opportun, pour chaque expérience, les matériels et méthodes spécifiques seront décrits. Je vous recommande à ce moment-là de vous reporter à la partie "matériels et méthodes généraux" pour les détails manquant dans chaque chapitre.

L'idée générale de mes expériences est de mettre les femelles dans des situations spécifiques d'appariement et d'en observer les conséquences sur leur ponte.

MM.1. La perdrix grise, *Perdix perdix*

Les expériences sur la perdrix grise sont toutes deux menées au Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e della Vita (DISAV) de l'Università degli Studi del Piemonte Orientale -Amedeo Avogadro- (UNIPMN) à Alessandria, en Italie. Les oiseaux vivent leur première saison de reproduction lors de la première expérience (chapitre I).

L'élevage est situé dans le nord-ouest de l'Italie, à proximité de la ville d'Alessandria. Les volières où sont maintenus les oiseaux sont en extérieur et soumises aux conditions naturelles de lumière et de température.

La nourriture fournie est un mélange en poudre compacte, utilisée communément par les éleveurs. Elle fournit les nutriments nécessaires à la ponte et à l'élevage des jeunes. L'eau et la nourriture sont en libre service. De l'herbe et des insectes sont naturellement présents sur le terrain.

Avant le début de la saison de reproduction, les oiseaux sont séparés en petits groupes de 2 à 4 individus de même sexe. Chaque groupe est logé dans une demi-volière (une volière complète mesure 6 x 3 x 2 m). Les contacts physiques sont alors impossibles entre individus de sexes différents.

MM.2. Le canari domestique, *Serinus canaria*

Les canaris provenaient de l'élevage du Laboratoire d'Éthologie et Cognition Comparées (LECC) de l'Université de Paris Ouest - Nanterre La Défense (UPO), à Nanterre, en France. Les oiseaux expérimentaux ont déjà vécu au moins une saison de reproduction avant l'étude. Ils sont âgés de 2 à 6 ans.

Avant le début de chaque expérience, les oiseaux sont maintenus en batteries (118 x 45,5 x 48 cm) et soumis à une photopériode de "jours courts" (JC : 8h de lumière pour 16h d'obscurité) qui simule la saison hivernale.

Les batteries peuvent compter jusqu'à sept individus, du même sexe. Les mâles et les femelles sont élevés dans des batteries séparées.

Au début d'une expérience, tous les oiseaux nécessaires sont déplacés vers une même salle où la photopériode est programmée en "jours longs" (JL : 16 heures de lumière pour 8 heures d'obscurité), ce qui stimule le comportement reproducteur (Follett *et al.*, 1973). Les femelles sont placées en cages individuelles (120 x 47 x 47 cm), tandis que les mâles restent en batteries de 7 individus maximum.

Les oiseaux sont nourris *ad libitum* avec de la pâtée (marque Cédé®, type Cédé aux œufs pour canaris et oiseaux exotiques ou indigènes, composition : farine de froment, œuf, miel, chanvre, graines de niger, avoine décortiqué-concassé, pavot bleu, vitamines, minéraux, acides aminés : Lysine, Méthionine, levure) et un mélange de graines particulier en JC (marque Beyers®, type Diet pour canari, composition : alpiste 85%, gruaux 6%, navette 5%, niger 2% et chanvre 2%) ou un mélange enrichi en chanvre en JL (marque Beyers®, même mélange qu'en JC, mais avec 5% de chanvre). L'eau est renouvelée chaque jour. Les femelles ont à disposition, en période de reproduction, des os de seiche qui fournissent le calcium nécessaire à la confection de la coquille d'œuf, de la charpie (coton, Sharpie Benelux®) et un nid de plastique comme support pour le leur.

MM.3. Les précautions expérimentales

Les dosages réalisés au cours de ma thèse de doctorat ont été faits en aveugle vis-à-vis des groupes expérimentaux. Le manipulateur n'avait pas connaissance de la provenance des échantillons analysés.

Pour les canaris, l'âge des oiseaux est variable entre 2 et 6 ans. Les femelles avaient déjà eu au moins une expérience de reproduction (ponte, couvaision).

Tous les oiseaux étant issus d'un même élevage, il est arrivé que certains d'entre eux soient fortement apparentés. Dans ce cas, leur affectation aux différents groupes de test a été soigneusement réfléchi et j'ai, par exemple, réparti les paires de sœurs dans des groupes différents.

Lors de la première campagne d'observation, en 2006, les perdrix entamaient toutes leur première saison de reproduction. Lors de la seconde campagne d'observation, en 2007, une partie était dans le même cas tandis que les autres en étaient à leur 2^{ème} saison de reproduction. Les individus des deux âges ont été répartis équitablement entre les groupes expérimentaux.

MM.4. L'isolation acoustique des femelles canaris

Chez les oiseaux chanteurs, un des principaux facteurs de choix de partenaire est auditif. Il est donc indispensable de pouvoir contrôler l'environnement sonore des sujets. Les caissons d'isolation acoustique (90 x 50 x 80 cm à l'intérieur) permettent d'isoler jusqu'à deux cages (Figure MM.1). Il est ainsi possible de diffuser aux oiseaux pensionnaires de chaque caisson des enregistrements sonores choisis.

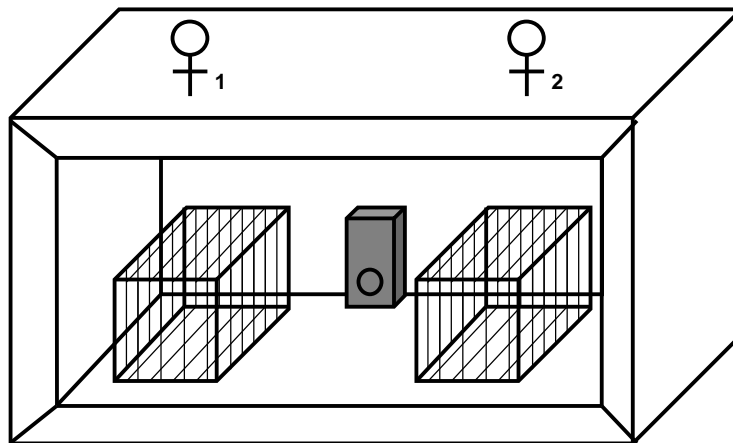


Figure MM 1 : Représentation schématique des caissons d'isolation acoustique.

MM.5. L'immunité cellulaire

La PHA-P (Phytohemagglutinine ou lectine de haricot rouge) est un antigène fourni par la société Sigma®. Cette substance permet de mesurer l'immunité à médiation cellulaire, assurée par les lymphocytes T. La procédure consiste à diluer 0,2 mg de PHA-P dans 0,04 mL de tampon PBS (Phosphate Buffered Saline, composé de [NaCl]=120 mmol/L, [KCl]=2,7 mmol/L, [PBS]=10 mmol/L, pH 7,4 à 25 °C, fourni par Sigma®).

Le test en lui-même est réalisé sur 2 jours. Le premier jour, l'épaisseur de la membrane de chacune des ailes (patagium) des oiseaux est mesurée à un point précis (repéré grâce à un stylo indélébile) grâce à un comparateur d'épaisseur (Mitutoyo®, précision de 0,01 mm). Ensuite, on injecte 0,04 mL de solution de PHA-P / PBS dans la membrane alaire droite (seringue BD Plastipak® 1 mL, aiguille BD microlance 3, type 30 GA ½ 0,3x13) et le même volume de PBS dans l'aile gauche. 24 heures plus tard, les épaisseurs des deux ailes sont mesurées à nouveau. La variation d'épaisseur de l'aile droite entre les deux jours permet de connaître l'effet de l'injection elle-même. Elle est comparée à la variation d'épaisseur obtenue avec l'aile gauche, celle soumise à l'action de l'antigène et produisant la réaction immunitaire proprement dite. Ce principe est celui du calcul du « Wing Web Index » (index de l'épaisseur de l'aile, WWI). Il est calculé selon cette formule (Lusianti, 2001) :

$$WWI = (Ep D_{J+1} - Ep D_J) - (Ep G_{J+1} - Ep G_J)$$

- Avec :
- $Ep D_{J+1}$: Epaisseur de l'aile droite le lendemain de l'injection du tampon PBS.
 - $Ep D_J$: Epaisseur de l'aile droite avant l'injection du tampon PBS.
 - $Ep G_{J+1}$: Epaisseur de l'aile gauche le lendemain de l'inoculation du PHA-P.
 - $Ep G_J$: Epaisseur de l'aile gauche avant l'inoculation du PHA-P.

MM6. Les caractéristiques de la ponte

Chez la perdrix, la latence, en jours, a été calculée entre la mise en couple et la ponte du premier œuf. Chez le canari, la latence correspond au nombre de jours entre le passage en JL et la ponte du premier œuf.

Dans les deux espèces, le nombre d'œufs a été compté. Chez le canari, dont les femelles peuvent pondre plusieurs couvées en une saison de reproduction, un seul cycle de ponte a été pris en compte.

La durée de la ponte n'a pas été comparée chez les femelles canari car les œufs sont pondus au rythme d'un par jour. La durée de la ponte est donc une mesure redondante avec le nombre d'œufs pondus.

Chez la perdrix, au contraire, il peut y avoir des pauses d'un à trois jours entre la ponte de deux œufs, ce qui rend la mesure de la durée totale de la ponte plus intéressante, bien qu'évidemment toujours corrélée avec le nombre d'œufs pondus

MM.7. Les caractéristiques des œufs

Les œufs sont récupérés chaque matin dès le premier jour de ponte. Afin de simuler des conditions naturelles, nous les remplaçons par des œufs en plastique, chez le canari, ou de vrais œufs provenant d'un éleveur, chez la perdrix.

Chaque œuf est marqué, pesé à l'aide d'une balance électronique (précision de 0,01 g pour les œufs de canaris et de 0,1 g pour la perdrix). Leurs mesures ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse (précision de 0,1 mm), afin de calculer leur volume selon la formule $V = K_v \times LD^2$ (V : Volume ; L : Longueur ; D : Diamètre ; K_v : coefficient volumique, estimé à 0,52 pour le canari et 0,50 pour la perdrix ; Hoyt, 1979).

La totalité des œufs de canari a été envoyée au laboratoire pour en mesurer ou doser certains des constituants. Chez la perdrix, une partie des œufs a été envoyée au laboratoire (correspondant aux œufs 1, 2, 5, 8, 11, 14, 17 et 20 de chaque ponte) pour étude et le reste (les œufs 3, 4, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 18 et 19) a été mis à incuber pour permettre leur éclosion.

Le blanc et le jaune d'œuf des œuf envoyés au laboratoire sont séparés et pesés, ainsi que la coquille (précision de 0,01 g). Le jaune est homogénéisé avant d'être congelé sous la forme d'échantillons analysables : environ 100 mg (la mesure précise est notée à la précision de 0,002 g) sont dilués dans 1 ml d'eau distillée. Ces échantillons et les blancs d'œuf sont congelés à -80 °C pour le canari, -20 °C pour la perdrix, en vu de dosages ultérieurs.

MM.8. La testostérone

La concentration de testostérone dans le jaune d'œuf est estimée par des dosages radio-immunologiques au CEBC (Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS-UPR1934, Villiers-en-Bois, France). Ces dosages sont réalisés en deux phases. Tout d'abord, la testostérone du jaune d'œuf est purifiée, puis sa concentration est mesurée par compétition à l'aide d'anticorps spécifiques et de testostérone marquée par radioactivité.

Les échantillons préalablement préparés sont tout d'abord décongelés. Ils sont de même type pour les deux espèces d'oiseaux (voir paragraphe précédent). Pourtant, comme des études préalables ont montré que la concentration en testostérone dans l'œuf de perdrix est plus faible que chez le canari, certaines adaptations concernant les quantités sont indispensables. 100 µl pour les échantillons de canari, et 140 µl pour la perdrix, sont dilués dans 400 µl de tampon PBS (0,01 mol/l de tampon salin phosphate, pH 7,4), puis 3 ml d'éther éthylique sont ajoutés. Pour homogénéiser le mélange, les tubes sont passés au vortex pendant 2 fois 1 minute. Une centrifugation de 5 min à 2000 tr/min à 4 °C permet de séparer 2 phases : la phase organique, dans laquelle se dilue la testostérone, remonte en surface du tube, laissant la phase aqueuse au fond. Les tubes sont alors placés dans un bain-marie d'alcool à -40 °C pour geler uniquement la phase aqueuse. Il est alors possible de récupérer la phase organique contenant l'hormone en versant simplement le liquide dans un nouveau tube.

Ce tube est placé au bain-marie chaud sous une hotte pour faire évaporer l'éther. Le tube semble alors vide, mais le fond du tube est en fait recouvert de stéroïdes. Ils sont récupérés dans 300 µl de PBS en passant au vortex 2 fois 1 minute. À 100 µl, pour le canari, et 140 µl, pour la perdrix, de ce nouveau mélange, sont ajoutés 100 µl d'une solution d'antisérum (anticorps polyclonal de lapin spécifique de la T) et 100 µl d'une solution de testostérone

radioactive, T*, [1,2,6,7,³H]-Testosterone (Amersham, France). L'incubation dure 12 heures à 4 °C, pendant laquelle la T* sera en compétition avec la testostérone de l'échantillon pour lier les anticorps. On obtient ainsi une fraction liée à l'anticorps (B) et une fraction non-liée (F), que l'on sépare avec la méthode du charbon dextran : on travaille à 0 °C. Chaque tube reçoit 500 µl de charbon dextran et est mélangé à l'aide d'un vortex pendant 10 min. Une centrifugation de 10 min à 3500 tr / min à 4 °C permet de séparer le charbon qui tombe au fond du tube entraînant la fraction F, de la phase aqueuse contenant la fraction B, celle que nous dosons. 500 µl de surnageant sont soigneusement récupérés et déposés dans des tubes de polypropylène. On y ajoute 1 ml de liquide scintillant avant de les boucher et de bien mélanger les 2 phases. Chaque tube est enfin lu par un scintillateur (Packard-1600) qui en mesure la radioactivité, c'est-à-dire la proportion d'anticorps lié à la T* et non à celle de l'échantillon.

Une courbe-étalon est réalisée en parallèle avec des concentrations allant de 1000 µg/100 µl à 7,8 µg/100 µl, afin de pouvoir grâce à un graphique semi-logarithmique transformer les données du scintillateur en concentration (pg d'hormone/mg de jaune d'œuf).

MM.9. Les lysozymes

L'activité des lysozymes est mesurée avec la méthode d'Osserman M.D. & Lawlor (1966) : une culture sur gel d'agar de *Micrococcus lysodeikticus* (M-3770; Sigma®), particulièrement sensible à l'action des lysozymes, est traitée avec 25 µl d'albumen à doser. La courbe-étalon est obtenue avec des dilutions standards de lysozymes d'albumen purifié de poule (L-6876, Sigma®) (25, 100, 500 et 1000 µg/ml). Les boîtes de Pétri sont incubées à 25 °C pendant 18 h, durant lesquelles la croissance bactérienne est inhibée en présence de lysozymes. Le diamètre de la zone non colonisée dépend ainsi de la concentration en lysozymes de l'albumen. Cette zone est mesurée et la distance relevée est convertie, grâce à un graphique semi-logarithmique, en équivalents lysozymes d'albumen de poule (équivalents HEL, exprimés en mg/ml).

MM.10. Les analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel Systat 12®. Les quantités d'œufs pondus, les latences entre la mise en couple (pour la perdrix) ou le passage en JL (pour le canari) et la ponte du premier œuf, ainsi que la durée totale de la ponte ont été comparées à l'aide de tests de Student pour comparer deux groupes expérimentaux, d'une ANOVA dans le cas de trois groupes ou d'une ANOVA à deux facteurs si cela était nécessaire.

Pour les deux espèces étudiées, l'effet du traitement sur la masse des œufs, leur volume, la masse du jaune, du blanc et de la coquille, ainsi que la concentration et la quantité de testostérone du vitellus et enfin l'activité lysosomale dans l'albumen, a été évalué avec des analyses de variances imbriquées, en utilisant le modèle linéaire général mixte avec intersection randomisée (GLMM ; Zar, 1999, Schielzeth & Forstmeier, 2009, Wilkinson, 2007). En fait, chaque femelle appartenait à un groupe particulier, en conséquence ses œufs, qui n'étaient pas indépendants les uns des autres, faisaient partie du même groupe. Afin de ne pas négliger cet effet de la couvée, nous l'avons intégré au modèle en tant qu'effet aléatoire, en l'imbriquant à l'intérieur du traitement et il sera désigné à partir de maintenant sous le terme : couvée(traitement). Le rang de l'œuf a été aussi intégré au modèle en tant que facteur fixe, car nous avons récupéré des données sur une partie représentative et même souvent sur l'ensemble de la couvée. L'effet du traitement a, chaque fois, été testé en regard du terme d'erreur du facteur couvée(traitement). L'âge de la femelle perdrix a été pris en compte en tant que facteur fixe dans la seconde expérience, afin de mettre en évidence d'éventuelles différences entre la première saison de reproduction et les suivantes. Toutes les femelles de canari ayant déjà eu au moins une expérience de reproduction préalable, cette distinction n'a pas été faite. Les interactions entre les facteurs ont été ôtées du modèle lorsqu'elles n'étaient pas significatives. Ensuite, pour comparer les groupes deux à deux, nous avons utilisé le test *post-hoc* de comparaison de Bonferroni.

Tout au long de ce document, les moyennes sont présentées pour chaque groupe accompagnées de leur erreur-standard.

Chapitre I

*La préférence de la femelle
pour son partenaire
influence-t-elle
l'allocation des ressources
dans les œufs ?*

Capitolo I - Riassunto

Questo capitolo si concentra sugli **effetti della preferenza femminile** per il partner sull'allocazione di risorse nell'uovo.

La preferenza delle femmine per un maschio può modificare l'investimento materno, poiché un maschio attrattivo può fare aumentare l'investimento delle femmine (Burley 1988, Gil *et al.* 1999, Cunningham & Russell, 2000). Ad esempio, nella pernice rossa, la quantità delle uova deposte aumenta quando la femmine può scegliere il partner (Bottoni *et al.*, 1993). Nel canarino, l'attrattività del canto maschile cambia la composizione delle uova aumentando la concentrazione di testosterone nel tuorlo (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004, ma si veda Marshall *et al.*, 2005).

L'esperimento da me condotto è stato eseguito con 18 maschi e 18 femmine di starna e 26 femmine e 17 maschi di canarino domestico. La prima parte è consistita nel determinare la preferenza delle femmine per il loro futuro partner, valutata da un classico test di scelta. Le femmine accoppiate con un maschio preferito sono state definite gruppo P e le altre femmine gruppo NP. Nel canarino, un terzo gruppo, il gruppo S, era composto da femmine senza maschio. Le uova deposte da ogni femmina sono state raccolte il giorno di deposizione; si sono misurati peso, volume, peso del tuorlo, dell'albume e del guscio, e in più per la starna, concentrazione e quantità di testosterone nel tuorlo.

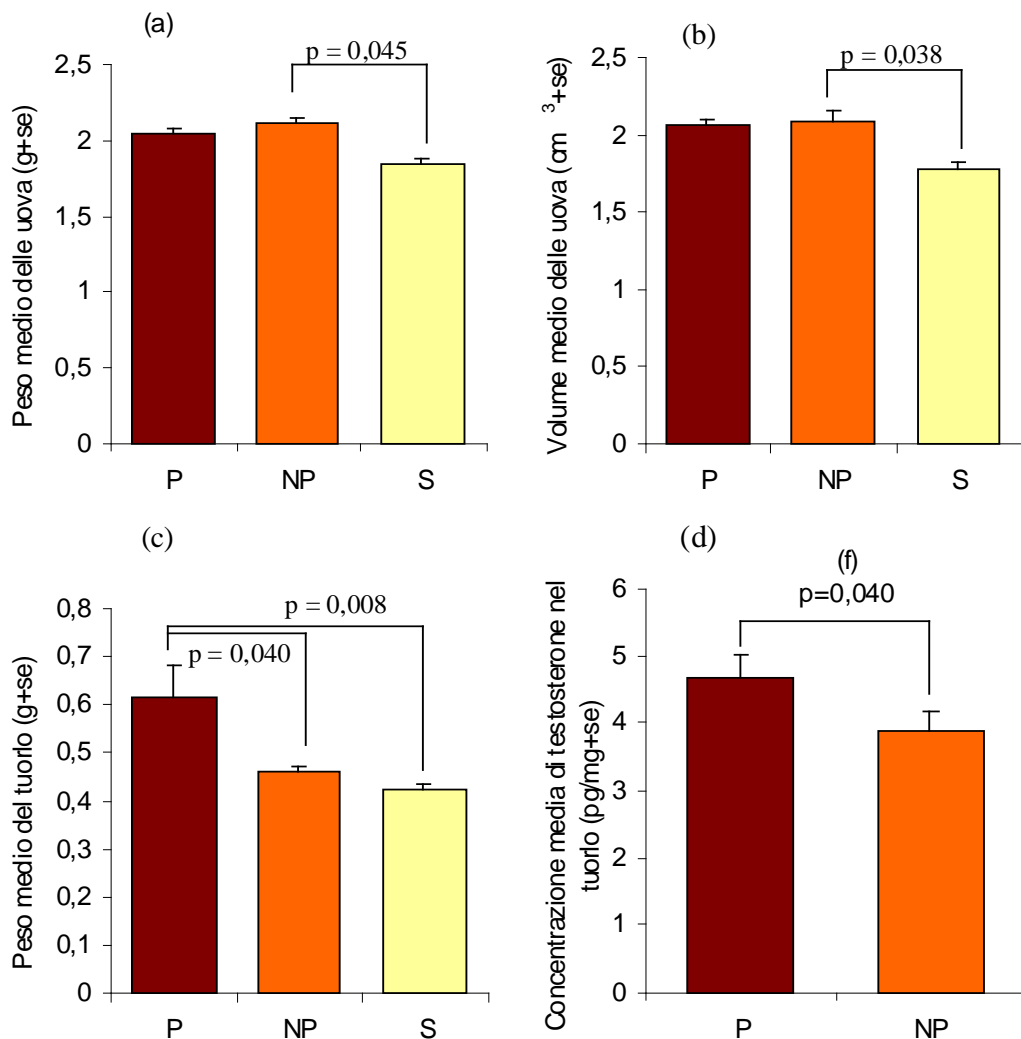
La nostra ipotesi è che le femmine accoppiate con i loro maschi preferiti allochino maggiori risorse nelle uova rispetto alle femmine di controllo.

Nella starna, la preferenza per il partner ha avuto un effetto positivo sulla concentrazione di testosterone nel tuorlo (figura). L'aumento di testosterone nell'uovo è noto per migliorare la crescita dell'embrione e la competitività dei giovani per l'accesso al cibo (in tesi vedi tabella che riassume gli effetti della testosterone: IN.8.A, pp.47-48).

Per il canarino, la massa e il volume delle uova aumentano quando le femmine sono in presenza di un maschio (figura). Questo risultato suggerisce che la femmina di canarino, quando è costretta a deporre le uova senza partner, alloca il

minimo di risorse possibile mentre aumenta la massa di tuorlo d'uovo quando è in coppia con il maschio preferito (figura). Il massimo investimento nel tuorlo per l'embriogenesi è una fondamentale riserva di energia per i primi giorni di vita dei giovani (Kearney, 1965, Peach & Thomas, 1986).

In conclusione, la preferenza della femmine per il maschio modifica l'allocazione di risorse nell'uovo e probabilmente lo sviluppo e la sopravvivenza dei pulcini.



Medie (a) del peso delle uova di canarino, (b) del volume delle uova di canarino, (c) del peso delle uova di canarino e (d) della concentrazione di testosterone nel tuorlo delle uova della starna in funzione dei gruppi sperimentali: uova depositi per delle femmine accoppiate con un maschio preferito (P), non-prefzerito (NP) o senza maschio (S).

~

Introduction

~

Selon la théorie du signal honnête, seuls les mâles de bonne qualité peuvent supporter le surcoût lié à l'exhibition de caractères sexuels secondaires exagérés. Les femelles sélectionnent leur partenaire sur la base de ces signaux qui révèlent de manière honnête la qualité du mâle, et donnent ainsi une idée de la qualité des futurs jeunes. La taille, la masse, la coloration du plumage, mais aussi le comportement de cour ou encore les vocalisations du mâle peuvent indiquer sa qualité et influencer le choix de la femelle (Andersson, 1994). Le choix de partenaire se fait selon plusieurs types de critères : territoriaux, visuels, comportementaux, acoustiques...

L'exemple du tisserin Baya, où le mâle attire les femelles grâce à son territoire (Quader, 2005), a déjà été cité en introduction générale. Les femelles choisissent un nid, plus que le mâle qui l'occupe, selon la sécurité offerte par le territoire où est construit le nid (Quader, 2005). Mais dans de nombreux cas, ce sont les caractéristiques des mâles eux-mêmes qui influencent le choix de partenaire des femelles.

La modulation expérimentale de l'attractivité du mâle, obtenue chez le diamant mandarin par le simple ajout d'une bague colorée à la patte (Burley, 1986), montre l'importance de l'apparence dans le choix de partenaire. Les contrastes de couleurs jouent un rôle dans le choix des femelles tisserin gendarme, où l'assombrissement expérimental des traits jaunes du plumage de l'aile, réduisant le contraste naturel avec le fond plus sombre, diminue leur attractivité (Collias *et al.*, 1979). Les dimensions des marques colorées peuvent aussi être déterminantes dans le choix de partenaire. Par exemple, la taille d'une marque pectorale de couleur noire chez le moineau domestique mâle influence le choix des femelles. Plus la marque est grande, plus les femelles sont attirées (Møller, 1988).

Introduction

Mais ce type de relation n'est pas observé dans toutes les espèces. Et chez la perdrix grise, aucune correspondance entre la taille de la marque pectorale brune du mâle et le choix des femelles n'a été mise en évidence (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995). D'ailleurs, dans cette espèce, aucun autre caractère morphologique étudié n'explique la préférence des femelles (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995 ; Dahlgren, 1990). Les femelles se fient au comportement de vigilance du mâle (Dahlgren, 1990) et aux "cris grinçants" des mâles (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995). La vigilance du mâle peut être considérée comme un signal honnête car le temps passé à guetter est perdu pour d'autres activités vitales comme la recherche de nourriture. Le cri grinçant ressemble au grincement d'une porte rouillée. Sa fréquence, sa puissance et sa durée sont déterminantes pour le succès des mâles auprès des femelles (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995). Les vocalisations sont donc, comme chez les oiseaux chanteurs, d'une grande importance dans le choix du partenaire chez la perdrix grise.

Chez les oscines, le chant du mâle semble être un bon indicateur de la qualité du mâle. L'intensité des productions sonores, la quantité totale de chants produits, la taille du répertoire ou même le type de vocalisations produites fournissent des informations sur la bonne condition physique du mâle. Par exemple, chez le bruant des marais, les femelles répondent plus aux chants produits avec une large bande de fréquence et un tempo élevé, qui se rapprochent de la limite de performance vocale de l'espèce (Ballentine *et al.*, 2004). Chez le canari domestique, les femelles préfèrent les phrases A, dont la bande de fréquence et le tempo sont proches de la limite des capacités de production de l'espèce (Vallet & Kreutzer, 1995).

Les préférences des femelles sont très souvent mesurées à l'aide de la posture de sollicitation à l'accouplement, PSA (Searcy, 1992), mais aussi directement avec le nombre de copulations. La préférence des femelles vis-à-vis de leur partenaire a parfois des conséquences non-négligeables sur l'investissement maternel. Ainsi, les femelles appariées à des mâles attractifs ont tendance à investir plus dans leur

Introduction

couvée que celle appariées à des mâles moins attractifs. Cela a été montré chez le diamant mandarin, où une bague de couleur rouge augmente l'attractivité des individus. Les femelles appariées à des mâles bagués investissent plus dans leur couvée que les autres femelles (Burley, 1988; Gil *et al.*, 1999). Chez la perdrix rouge, les femelles ayant eu l'occasion de sélectionner leur partenaire surveillent leurs nids et y pondent plus d'œufs que les femelles appariées arbitrairement (Bottoni *et al.*, 1993). Chez le canard colvert, les femelles pondent de plus gros œufs si elles ont copulé avec des mâles attractifs que si elles ont copulé avec des mâles moins attractifs. L'attractivité de ces mâles était déterminée par la réaction d'autres femelles envers eux (Cunningham & Russel, 2000). Chez le canari, le nombre d'œufs pondus par femelle peut être augmenté par la diffusion de larges répertoires de chants de mâle (Kroodsma, 1976), et la taille des œufs, par la diffusion de chants attractifs (Leitner *et al.*, 2006, mais voir aussi Gil *et al.*, 2004, Tanvez *et al.*, 2004). La composition de l'œuf peut aussi être influencée par le partenaire. Chez le canari toujours, la concentration de testostérone dans le vitellus est supérieure lorsque les femelles entendent des phrases attractives que lorsqu'elles n'entendent que des chants non-attractifs ou pas de chant du tout (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004, mais voir Marshall *et al.*, 2005).

Afin d'observer l'influence du choix du partenaire sur l'investissement prénatal des femelles, nous avons étudié cet investissement maternel chez la perdrix grise et le canari domestique. Tout d'abord, nous avons permis à chaque femelle expérimentale de choisir entre deux mâles. Puis, nous avons apparié une partie des femelles avec le mâle qu'elles avaient préféré (groupe P) et l'autre partie avec l'autre mâle (groupe NP). Nous avons ensuite récolté les œufs pondus chaque jour, afin de les comptabiliser et d'en mesurer les différentes caractéristiques, comme le poids et le volume de l'œuf, le poids de chaque composant de l'œuf, la concentration en testostérone dans le vitellus et l'activité des lysozymes dans l'albumen (pour les œufs de perdrix).

Introduction

Nous avons émis l'hypothèse que les femelles appariées à leur mâle préféré allaient investir plus de ressources dans leurs œufs que les femelles du groupe NP et donc que les œufs récoltés dans le groupe P seraient plus nombreux, plus lourds ou plus volumineux que les œufs du groupe NP. Nous pensions aussi observer une masse supérieure de vitellus pour le groupe P, avec de plus fortes concentrations de testostérone dans le vitellus des œufs de ce groupe par rapport à ceux du groupe NP.

De plus, comme l'investissement maternel des espèces précoces est principalement prénatal, il est fort possible que les effets observés dans l'œuf soient plus importants chez la perdrix que chez le canari, cette dernière espèce répartissant son investissement entre les périodes pré- et post-natales.

Introduction

~

Matériel et Méthode

~

L'expérience porte sur 18 femelles et 18 mâles de perdrix grise avec le DISAV (UNIPMN, Italie), ainsi que sur 26 femelles et 17 mâles de canari domestique du LECC (UPOND, France). La partie matériels et méthodes généraux (pp.69-70) donne les détails concernant les conditions d'élevage des oiseaux.

Tests de choix de partenaire chez la perdrix

Pour les perdrix, en Italie, les tests de choix ont commencé le 14 février 2006 et se sont poursuivis jusqu'au 22 mars, avant la période de mise en couple observée dans la nature. Les oiseaux, gardés en volières extérieures, étaient en effet soumis à la photopériode naturelle. Nous avons utilisé un protocole basé sur celui de Leonard & Zanette (1998), dans lequel chaque femelle peut choisir entre deux mâles dans une volière de test (figure I.A). Cette volière a les mêmes dimensions que les volières où vivent les perdrix et est aussi divisée en deux par un grillage. Lors des tests de choix, la demi-volière avant est occupée par la femelle, tandis que les deux mâles, entre lesquels elle doit choisir, sont disposés à l'arrière. Cette zone arrière est séparée en son milieu par une bâche opaque et chaque mâle est placé d'un côté de la bâche. Ils n'ont ainsi aucun contact visuel ou physique entre eux pendant les tests. Les observateurs humains sont au nombre de deux et se placent à un mètre de distance, de chaque côté de la volière : le premier observe la femelle, et le second, les deux mâles. Nous évitons ainsi qu'un éventuel animal extérieur ne s'approche de la volière expérimentale pendant la durée du test. La volière est vide de toute nourriture ou boisson, mis à part des touffes d'herbe et sûrement des insectes présents naturellement.

L'installation des animaux lors des tests de choix se fait dans un ordre bien précis : d'abord, chaque mâle est placé dans sa partie pendant cinq minutes. Ils peuvent alors se familiariser au dispositif et reprendre une activité normale de déplacement et de recherche de nourriture, ce qui a lieu très rapidement. La femelle testée est ensuite placée dans une petite cage au milieu de son compartiment. Les mâles adoptent alors un comportement de cour classique. La femelle reste enfermée dans

la cage pendant cinq minutes, durant lesquelles elle peut observer et entendre chacun des deux mâles. Ceci évite qu'elle ne se rapproche dès le début d'un des mâles, sans avoir vu le second. Finalement, le test réel débute par la libération de la femelle. Elle peut alors, pendant 15 minutes, se mouvoir librement dans son compartiment et s'approcher des mâles. Les observateurs notent le temps que la femelle passe devant chaque mâle, ainsi que des détails comportementaux. Ces derniers permettent d'ajuster le résultat du test s'il est peu explicite. Si, par exemple, une femelle passe sept minutes en face d'un mâle en mangeant de l'herbe et huit minutes devant le second mâle en essayant de l'approcher, l'ambiguïté qui résulterait de la seule prise en compte du temps est levée par les observations comportementales. Les tests de choix sont répétés trois fois par femelle. Les tests non concluants, où la femelle est restée aux aguets dans un coin de son compartiment ou bien fourrageait la majeure partie du temps, sont renouvelés. Chaque femelle ne subit pas plus de deux tests par jour, ce qui est possible avec la perdrix, car les temps d'adaptation de cette espèce au système expérimental sont très courts.

Tests de choix de partenaire chez le canari

Avec le canari, l'expérience a été réalisée sur trois périodes. En effet, ces oiseaux étant élevés en conditions contrôlées, dans un laboratoire clos, il était facile de manipuler la photopériode et donc de mener les expériences tout au long de l'année. Par contre, la contrainte d'espace nous a obligé à réduire le nombre d'oiseau de chaque session expérimentale. La première partie des oiseaux a été testée entre le 3 octobre 2006 et le 22 février 2007, la deuxième partie, entre le 8 juin et le 5 août 2007 et la dernière partie, entre le 3 octobre et le 24 novembre 2007.

Les trois sessions se déroulent de façon strictement identique. Les femelles sont placées dans une salle de stock et passent d'une photopériode de JC à une photopériode de JL. Chaque femelle est dans une cage individuelle telle que décrite dans le matériel et méthode généraux (p.70). Les mâles sont dans des

batteries (cf p.70). Les cages sont disposées en cercle pour permettre aux oiseaux de se voir et de s'entendre pendant toute la durée de l'expérience.

Les tests de choix ont lieu dans une salle attenante. Les tests d'une femelle commencent dès qu'elle a préparé un nid (environ deux semaines après le passage en JL). Elle est alors considérée comme réceptive et sélective vis-à-vis des mâles (Leboucher *et al.*, 1994). Le dispositif expérimental consiste en deux grandes cages (70 x 48 x 33 cm, figure I.B), à 30 cm l'une de l'autre. La première cage, qui sera occupée par les deux mâles, est matériellement séparée en deux compartiments par une cloison opaque. Chaque partie est pourvue en graines et en eau, et tout est parfaitement symétrique. Chaque mâle sera placé dans un des deux compartiments. Ils sont séparés physiquement et ne peuvent se voir. La seconde cage, où se déplacera la femelle, n'est pas réellement séparée en deux compartiments. Un début de cloison délimite les deux moitiés de la cage, mais le passage entre les deux parties reste tout à fait possible. Un perchoir, un abreuvoir et une mangeoire sont placés symétriquement dans les deux parties. Un perchoir est aussi présent à la limite des parties.

Les mâles sont placés en premier dans leurs compartiments. Une heure après, la femelle testée est placée dans la grande cage. Elle peut alors voir les deux mâles quel que soit l'endroit de la cage où elle se tient. Lorsque les animaux semblent tous familiarisés avec le dispositif expérimental, une autre cloison opaque est placée entre les deux cages, empêchant la femelle de voir le mâle de droite lorsqu'elle est à gauche et vice versa (figure I.B). Dans le même temps, ses mangeoires à graines sont ôtées pour focaliser son attention sur les mâles. Le comportement de la femelle, en particulier le temps passé dans chaque compartiment est noté, comme pour les perdrix, pendant 15 minutes.

Comme pour la perdrix, les tests sont répétés trois fois par femelle. Par contre, chez le canari espèce, le temps de familiarisation au dispositif est très variable selon les individus. Nous avons donc attendu que les animaux montrent un comportement normal (ils se déplacent, mangent, les mâles chantent...), pour débiter chaque test. Et les femelles ne sont que rarement testées deux fois dans la même journée.

Matériel et Méthode

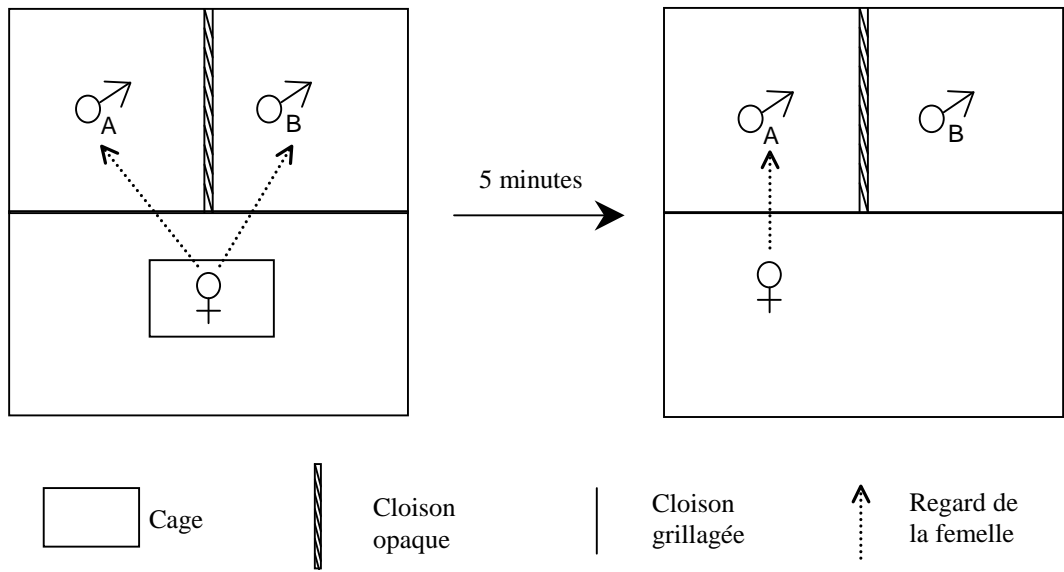


Figure I.A : Représentation schématique des tests de choix de partenaire chez la perdrix

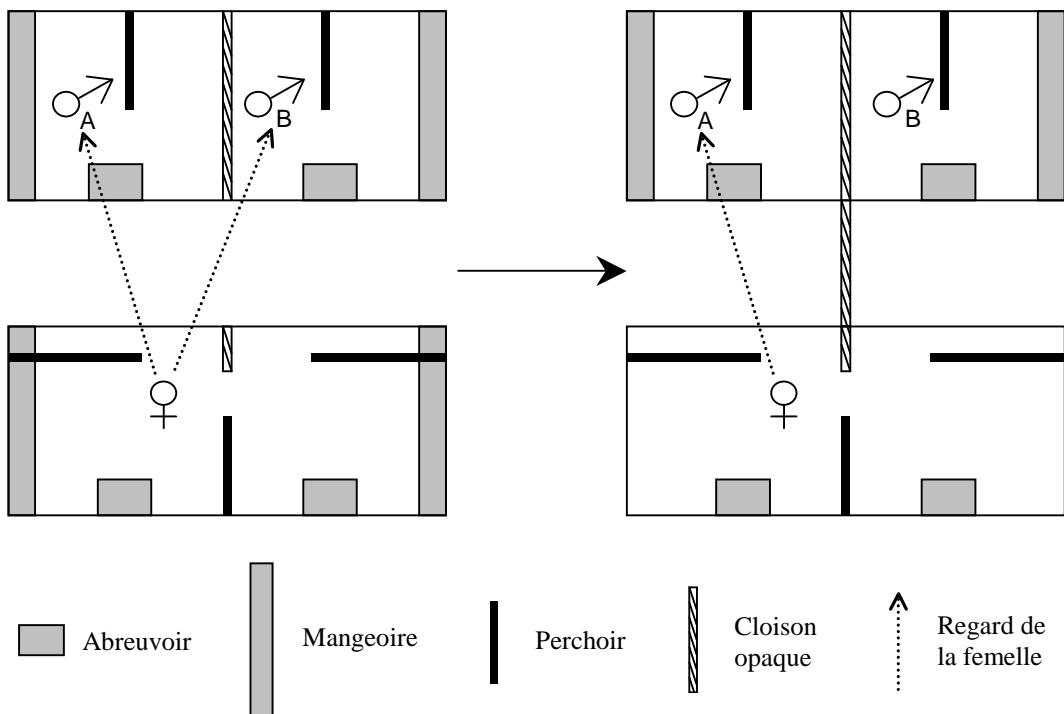


Figure I.B : Représentation schématique des tests de choix de partenaire chez le canari

Détermination de la préférence des femelles des deux espèces

Dans les deux espèces, deux femelles doivent choisir entre les deux même mâles. Si elles choisissent le même mâle de la paire, l'une sera appariée avec le mâle préféré, tandis que l'autre sera appariée avec le second mâle, le non-préfééré. Si elles choisissent chacune un mâle, elles seront appariées soit toutes les deux avec le mâle préféré, soit avec le non-préfééré. Les mâles prennent part six fois aux tests. Ils changent de position à chaque test et occupent donc chaque position trois fois. Nous n'avons pas trouvé de biais significatif dû à la position des mâles (test de Student sur le temps passé devant le mâle préféré selon sa position ; perdrix : $t_{51} = -0,821$, $p = 0,416$; canari : $t_{68} = -1,656$, $p = 0,102$).

Lors des tests de choix, on considère que le mâle préféré est celui devant lequel la femelle passe le plus de temps. Une fois les préférences des femelles déterminées, chacune est assignée à un groupe de préférence. Le premier groupe, groupe P, est composé des femelles appariées avec le mâle qu'elles ont préféré lors des tests ($N_{\text{Perdrix}} = 9$, $N_{\text{Canari}} = 8$). Le second groupe, groupe NP, contient les femelles appariées avec le mâle qu'elles n'ont pas choisi durant les tests ($N_{\text{Perdrix}} = 9$, $N_{\text{Canari}} = 8$). Les couples de perdrix ont été formés le 29 mars, une semaine après la fin des tests, et placés chacun dans une demi-volière. Chez le canari, les couples ont été formés dès la fin des tests et le mâle désigné a été placé dans la cage de la femelle correspondante. Un troisième groupe a été formé pour le canari, constitué de femelles sans mâle, le groupe S ($N_{\text{Canari}} = 10$). Ce groupe est possible chez cette espèce car la femelle pond des œufs même en l'absence de mâle. Nous n'avons pas pu le former chez la perdrix car c'est une espèce dans laquelle la copulation est nécessaire à la ponte.

Collecte des données durant la période de ponte

Lorsque la ponte commence, les œufs sont récupérés chaque jour, remplacés et leurs caractéristiques physiques ont été mesurées (cf. matériels et méthodes généraux p.74). Le total des œufs s'élevait à 287 chez la perdrix et à 87 chez le canari.

Tous les œufs de canaris et une partie des œufs de perdrix (N = 119, car deux femelles ont arrêté de pondre avant le 8^{ème} œuf, trois autres, avant le 11^{ème} œuf et une dernière, avant le 14^{ème} œuf) sont séparés, comme expliqué dans les matériels et méthodes généraux (p.74) pour en étudier les caractéristiques internes (cf. matériels et méthodes généraux pp.74-75).

Jeunes perdrix

Le reste des œufs de perdrix (N = 168, correspondant aux numéros 3, 4, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 18, 19 et 21) est mis à incuber dans une incubatrice commerciale à 37,5 °C et 60 % d'humidité pendant 21 jours. Leur position dans cette première incubatrice était randomisée. Ensuite, les œufs ont été placés dans une seconde incubatrice, à 37,3 °C et 75 % d'humidité, pendant les derniers jours d'incubation, l'éclosion, puis le séchage des jeunes (entre 3 et 5 jours). Dans cette seconde incubatrice, les œufs étaient chacun dans un compartiment bien spécifique et numéroté. Ainsi, il nous a été possible de repérer chaque poussin individuellement. 43 œufs ont éclos, 32 du groupe P et 11 du groupe NP, ce qui correspond à un pourcentage d'éclosion de 26 %, assez faible par rapport aux taux observés en nature (entre 68 et 97 %, Birkon & Jacob, 1988). Mais plusieurs études montrent qu'en captivité, le taux d'éclosion diminue et se rapproche de 60 % (Bagliacca *et al.*, 1999). Il diminue encore plus drastiquement chez la perdrix rouge, où une étude portant spécifiquement sur ce sujet montre un pourcentage d'éclosion de 48 % en captivité (Cabezas-Diaz & Virgòs, 2007). Certains dysfonctionnements de l'incubatrice peuvent peut-être expliquer la différence encore observée entre le taux d'éclosion obtenu et ceux de la littérature. Notamment, la première série d'œufs incubés a été totalement perdue suite à un

arrêt inexpliqué de l'appareil. 19 œufs incubés à ce moment-là n'ont pas eu la possibilité d'éclore. Comme la moitié de ces œufs appartenait au groupe P (N=9) et l'autre moitié au groupe NP (N=10), cela n'affecte pas l'équilibre des données. Le jour de l'éclosion, les poussins sont identifiés par un anneau numéroté sur une patte. Ils sont nourris avec un mélange céréalier standard pour les jeunes perdrix. Tous les poussins sont élevés ensemble en intérieur dans une cage chauffée. Leur croissance et leur immunité cellulaire sont mesurées deux fois, à 10 jours et à 21 jours. La masse corporelle est mesurée à 0,1 g près et l'immunité grâce à la technique de la PHA (voir les détails dans les matériels et méthodes généraux).

Statistiques

Les traitements testés sont la préférence (P) ou l'absence de préférence (NP) pour le mâle partenaire dans les deux espèces, avec en plus chez le canari, l'absence totale de partenaire (S).

Les caractéristiques de la ponte sont comparées entre les traitements par un test de Student chez la perdrix et par une ANOVA chez le canari, afin de pouvoir comparer les trois groupes expérimentaux.

Les GLMM comparant les caractéristiques des œufs (détails du test statistique dans les matériels et méthodes généraux, p.77) ont pour facteurs fixes le traitement et le rang de l'œuf. Le seul facteur aléatoire de l'étude statistique est la couvée(traitement).

Les caractéristiques des jeunes issus des œufs mis en couveuse sont comparées à l'aide de tests de student, lorsque la distribution était normale, ou de test de Mann-Whitney, dans le cas contraire.

~

Résultats et Discussion

~

Effets du choix de partenaire sur la ponte des œufs

Nos résultats ne montrent pas d'influence de la préférence sur le nombre d'œufs pondus ou la durée de la ponte. La latence entre la mise en couple (ou le passage en JL pour les femelles canari) et la ponte du premier œuf ne diffère pas non plus entre les groupes expérimentaux, que ce soit chez la perdrix grise ou chez le canari (Table I.A).

Dans la littérature, l'effet du mâle sur la taille de la couvée est peu probant. Des études sur le diamant mandarin, la caille peinte, le moineau domestique, utilisant différents moyens de mesurer ou d'augmenter l'attractivité du mâle partenaire ne trouvent pas de différence dans la taille de la ponte dues à ce paramètre (Rutstein *et al.*, 2004, Mazuc *et al.*, 2003, Uller *et al.*, 2005). Seules les femelles de paon, accouplées aux mâles possédant les traînes les plus ornementés, pondent un nombre plus important d'œufs que si elle étaient accouplées avec des mâles moins ornementés (Petrie & Williams, 1993).

La perdrix grise pond des couvées composées d'un nombre d'œufs très variable, allant de 10 à parfois 30 œufs (en captivité, Cucco *et al.*, 2007). Dans notre étude, par exemple, sept des huit femelles du groupe P ont pondu plus de 19 œufs alors que six des huit femelles du groupe NP en ont pondu moins de 10. De plus, les femelles pondent leurs œufs de manière plus aléatoire : il peut s'écouler jusqu'à 72 h entre la ponte de deux œufs. Pourtant, les résultats statistiques ne montrent pas d'influence de la préférence de la femelle vis-à-vis de son partenaire sur ces deux paramètres.

Le canari fait partie des espèces où les femelles pondent un nombre d'œufs déterminé (Kennedy, 1991). Les nids sont majoritairement composés de trois ou quatre œufs, que ce soit en captivité (nos résultats donnent une moyenne de 3,36 œufs par nid) ou en nature (Voigt & Leitner, 1998, donnent une moyenne de 3,95). D'autres espèces pondent une quantité d'œufs assez fixe. Le goéland brun par exemple a des couvées classiquement formées de trois œufs et seules quelques femelles sont capables de pondre un œuf ou deux de plus. Ceci arrive en cas de destruction de la première couvée (Houston *et al.*, 1983). Le canari pond de

Résultats et Discussion

manière très régulière au rythme d'un œuf par jour, la durée de la ponte est donc reliée de façon linéaire au nombre d'œufs.

	Perdrix		Canari		
	P	NP	P	NP	S
Nombre d'œufs	18,22 ± 1,66 <i>test t ; t₁₆ = 1,78 ; p = 0,09</i>	13,67 ± 1,95	3,37 ± 0,42 <i>ANOVA ; F_{2,22} = 0,35 ; p = 0,71</i>	3,50 ± 0,38	3,20 ± 0,44
Latence (jours)	30,44 ± 3,63 <i>test t ; t₁₆ = 0,12 ; p = 0,90</i>	29,89 ± 2,78	16,86 ± 2,18 <i>ANOVA ; F_{2,23} = 0,22 ; p = 0,81</i>	19,87 ± 3,33	17,50 ± 2,14
Durée (jours)	30,00 ± 3,93 <i>test t ; t₁₆ = 0,40 ; p = 0,69</i>	27,78 ± 3,85	Durée égale au nombre d'œufs pondus		

Table I.A : Comparaison des caractéristiques de la ponte chez la perdrix grise et le canari domestique selon le degré de préférence pour le partenaire, ainsi que, dans le cas du canari, l'absence de partenaire. Les caractéristiques comparées sont le nombre d'œufs pondus, la latence entre la mise en couple pour la perdrix ou le passage en JL pour le canari et la ponte du premier œuf, et la durée totale de la ponte chez la perdrix.

Résultats et Discussion

	Perdrix		Canari		
	P	NP	P	NP	S
Masse œuf (g)	13,29 ± 0,08 <i>GLMM ; F_{1,264} = 0,08 ; p = 0,78</i>	13,22 ± 0,09	2,08 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{2,23} = 3,64 ; p = 0,04</i>	2,15 ± 0,08	1,87 ± 0,08
Volume œuf (cm ³)	6,09 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{1,268} = 0,01 ; p = 0,93</i>	6,05 ± 0,04	2,04 ± 0,05 <i>GLMM ; F_{2,23} = 3,04 ; p = 0,03</i>	2,11 ± 0,11	1,78 ± 0,08
Masse vitellus (g)	4,72 ± 0,08 <i>GLMM ; F_{1,97} = 0,02 ; p = 0,98</i>	4,60 ± 0,08	0,52 ± 0,03 <i>GLMM ; F_{2,22} = 5,92 ; p = 0,01</i>	0,45 ± 0,01	0,42 ± 0,01
Masse albumen (g)	6,30 ± 0,11 <i>GLMM ; F_{1,97} = 0,07 ; p = 0,82</i>	6,27 ± 0,07	1,17 ± 0,11 <i>GLMM ; F_{2,22} = 2,69 ; p = 0,51</i>	1,28 ± 0,07	1,12 ± 0,06
Masse coquille (g)	2,49 ± 0,10 <i>GLMM ; F_{1,97} = 0,01 ; p = 0,94</i>	2,46 ± 0,10	0,19 ± 0,00 <i>GLMM ; F_{2,22} = 2,26 ; p = 0,13</i>	0,19 ± 0,01	0,17 ± 0,01
Concentration lysozymes (µg/ml)	3,52 ± 0,03 <i>GLMM ; F_{1,86} = 0,47 ; p = 0,50</i>	3,58 ± 0,09		—	
Concentration testostérone (pg/mg)	4,67 ± 0,34 <i>GLMM ; F_{1,97} = 4,34 ; p = 0,04</i>	3,89 ± 0,31	26,50 ± 4,68 <i>GLMM ; F_{2,22} = 1,22 ; p = 0,31</i>	39,21 ± 8,68	29,04 ± 2,18
Quantité testostérone (ng)	21,85 ± 1,61 <i>GLMM ; F_{1,97} = 3,41 ; p = 0,08</i>	17,62 ± 1,45	15,40 ± 2,80 <i>GLMM ; F_{2,22} = 0,82 ; p = 0,45</i>	17,40 ± 3,3	12,35 ± 1,18

Table I.B : Comparaison des caractéristiques des œufs chez la perdrix grise et le canari domestique selon le degré de préférence pour le partenaire, ainsi que, dans le cas du canari, l'absence de partenaire. Les caractéristiques comparées sont la masse des œufs, leur volume, la masse du vitellus, celle de l'albumen, celle de la coquille, la concentration de lysozymes dans l'albumen (chez la perdrix uniquement), la concentration et la quantité de testostérone dans le jaune d'œuf.

Effets du choix de partenaire sur les caractéristiques des œufs

Chez la perdrix, les analyses de variance ne montrent pas d'effet significatif de la préférence de la femelle perdrix grise vis-à-vis de son partenaire sur la masse de l'œuf ou sur son volume. Les masses du vitellus, de l'albumen et de la coquille, ainsi que la concentration de lysozymes dans l'albumen ne diffèrent pas significativement entre les deux groupes, contrairement à la concentration de testostérone dans le vitellus. Cette concentration est statistiquement supérieure pour les œufs du groupe P à ceux du groupe NP (table I.B, figure I.C).

Dans cette espèce, la masse de l'œuf et ses dimensions, ainsi que la quantité de lysozymes qu'il renferme, sont des données très stables et donc difficilement modulables (Cucco *et al.*, 2006).

Chez le canari, la masse et le volume des œufs varient significativement selon le groupe de préférence de la femelle. Un test *post-hoc* précise que les œufs sont plus massifs et plus volumineux dans le groupe NP que dans le groupe S (Bonferroni, Masse : P vs NP, $t = 0,58$, $p = 0,83$; P vs S, $t = 1,93$, $p = 0,15$; NP vs S, $t = 2,56$, $p = 0,04$; Volume : P vs NP, $t = 0,45$, $p = 0,89$; P vs S, $t = 2,15$, $p = 0,10$; NP vs S, $t = 2,63$, $p = 0,04$; table I.B, figure I.D).

Les masses de l'albumen et de la coquille ne diffèrent pas significativement entre les groupes. Mais nous observons une augmentation significative de la masse du vitellus des œufs pondus par les femelles du groupe P par rapport à ceux pondus par les femelles des autres groupes (table I.B, figure I.D).

Nos résultats statistiques montrent aussi une chute de la masse de l'albumen dans les œufs pondus en troisième position, puis cette masse remonte (GLMM, $F_{4,44} = 2,65$, $p < 0,046$, figure I.E). Le test statistique montre une interaction significative entre le groupe de la femelle et le rang de l'œuf (GLMM, $F_{8,44} = 2,32$, $p < 0,05$, figure I.E), sans que le test *post-hoc* n'indique de différence spécifique.

Les femelles de canari non-appariées pondent des œufs moins gros et moins lourds que celles appariées à des mâles non-préférés lors des tests de choix. Bien

que les œufs pondus par des femelles appariées aux mâles préférés ne diffèrent pas significativement, en terme de volume et de poids, des œufs pondus par les femelles non appariées, une même tendance est observée. De plus, aucune différence significative n'a été trouvée entre les œufs des femelles de groupes P et NP. En cela, nos résultats diffèrent de ceux trouvés chez d'autres espèces. Chez la caille peinte, par exemple, ce sont les femelles appariées avec des mâles fortement ornementés qui pondent des œufs plus lourds que celles appariées aux mâles dont les ornements sont plus petits (Uller *et al.*, 2005). Chez l'autruche d'Afrique, la masse de l'œuf augmente avec la qualité du mâle, visible par différentes caractéristiques de la couleur du mâle (Bonato *et al.*, 2009). Et chez le diamant mandarin, l'attractivité du mâle influence aussi positivement la masse des œufs, même si c'est d'une manière plus subtile : les femelles appariées à des mâles attractifs pondent des œufs plus lourds et dont la masse est corrélée à leur propre poids, alors que la masse des œufs pondus par des femelles appariées à des mâles non-attractifs est plus faible et non corrélée avec la masse de la femelle (Rutstein *et al.*, 2004).

La masse du vitellus augmentent dans les œufs pondus par les femelles du groupe P (table I.B, figure I.D). Le volume de l'œuf et la masse du vitellus ne sont pas toujours corrélés (étourneau sansonnet, Ricklefs, 1984). L'investissement de la femelle dans les œufs peut donc se faire indépendamment au niveau de la masse du vitellus et de la masse générale de l'œuf. La présence d'un mâle entraîne l'augmentation de la masse générale de l'œuf, tandis que la préférence de la femelle pour son partenaire influence la masse du vitellus.

Chez le canari, la présence d'un mâle partenaire, permettant aux œufs d'être fécondés, modifie l'allocation des ressources aux œufs, et par surcroît, le niveau de préférence de la femelle pour ce dernier modifie l'investissement prénatal de la femelle.

La chute de la masse d'albumen dans le troisième œuf pondu par les femelles canari est intrigante. De telles variations de la quantité d'albumen n'ont pas été mentionnées dans des études précédentes, mais il est vrai que les données

concernant l'albumen sont beaucoup moins nombreuses que celles concernant le vitellus. L'analyse de variance révèle, dans notre étude, un effet croisé du traitement et du rang de l'œuf. Malgré cela, les trois groupes expérimentaux n'ont pas de profils très marqués (figure I.E). L'évolution de la masse de l'albumen dans le groupe NP semble être la cause du profil général, car la chute observée dans l'ensemble des groupes n'est visible que sur la courbe de ce groupe (figure I.E). Le plus surprenant est la reprise d'une masse normale d'albumen pour les deux derniers œufs. L'albumen est composé à 90 % d'eau (Sotheland & Rahn, 1987), donc un amincissement de sa masse peut être dû à un manque d'hydratation. Mais comme les femelles expérimentales ont effectué leurs cycles à différentes périodes, l'hypothèse d'un manque d'apport d'eau au moment de la fabrication du troisième œuf est à écarter. Une autre possibilité est que les femelles subissent une fatigue particulière lorsqu'elles fabriquent le troisième œuf. La moyenne des femelles de cette expérience ont pondu 3,35 œufs et le mode est de 4 œufs, ce qui signifie que pour la majorité des femelles, le troisième œuf est l'avant-dernier œuf de la couvée. Pourtant, aucune différence au niveau du rythme de ponte n'est visible : il reste d'un œuf par jour.

Résultats et Discussion

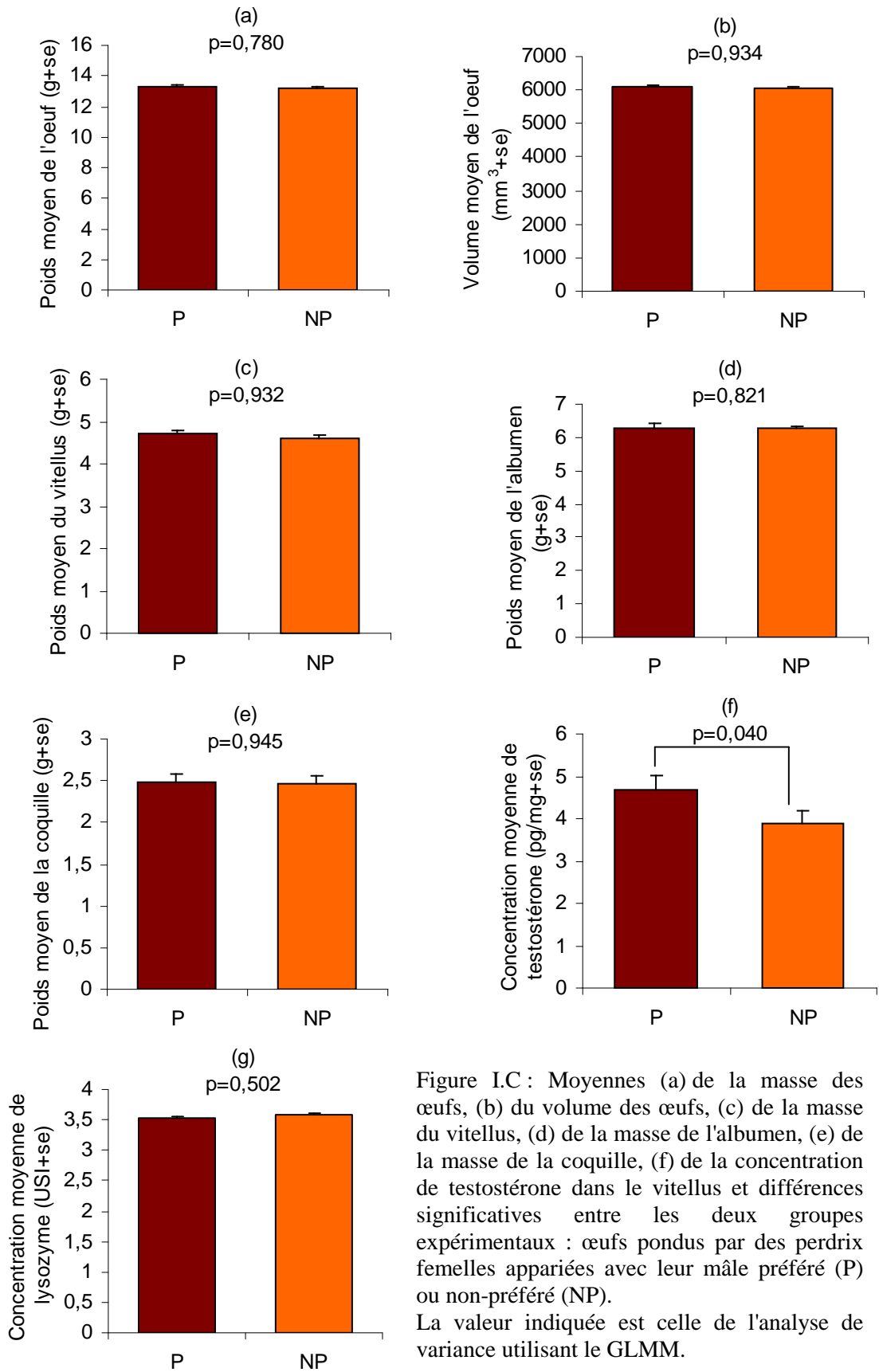


Figure I.C : Moyennes (a) de la masse des œufs, (b) du volume des œufs, (c) de la masse du vitellus, (d) de la masse de l'albumen, (e) de la masse de la coquille, (f) de la concentration de testostérone dans le vitellus et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux : œufs pondus par des perdrix femelles appariées avec leur mâle préféré (P) ou non-préfééré (NP).

La valeur indiquée est celle de l'analyse de variance utilisant le GLMM.

Résultats et Discussion

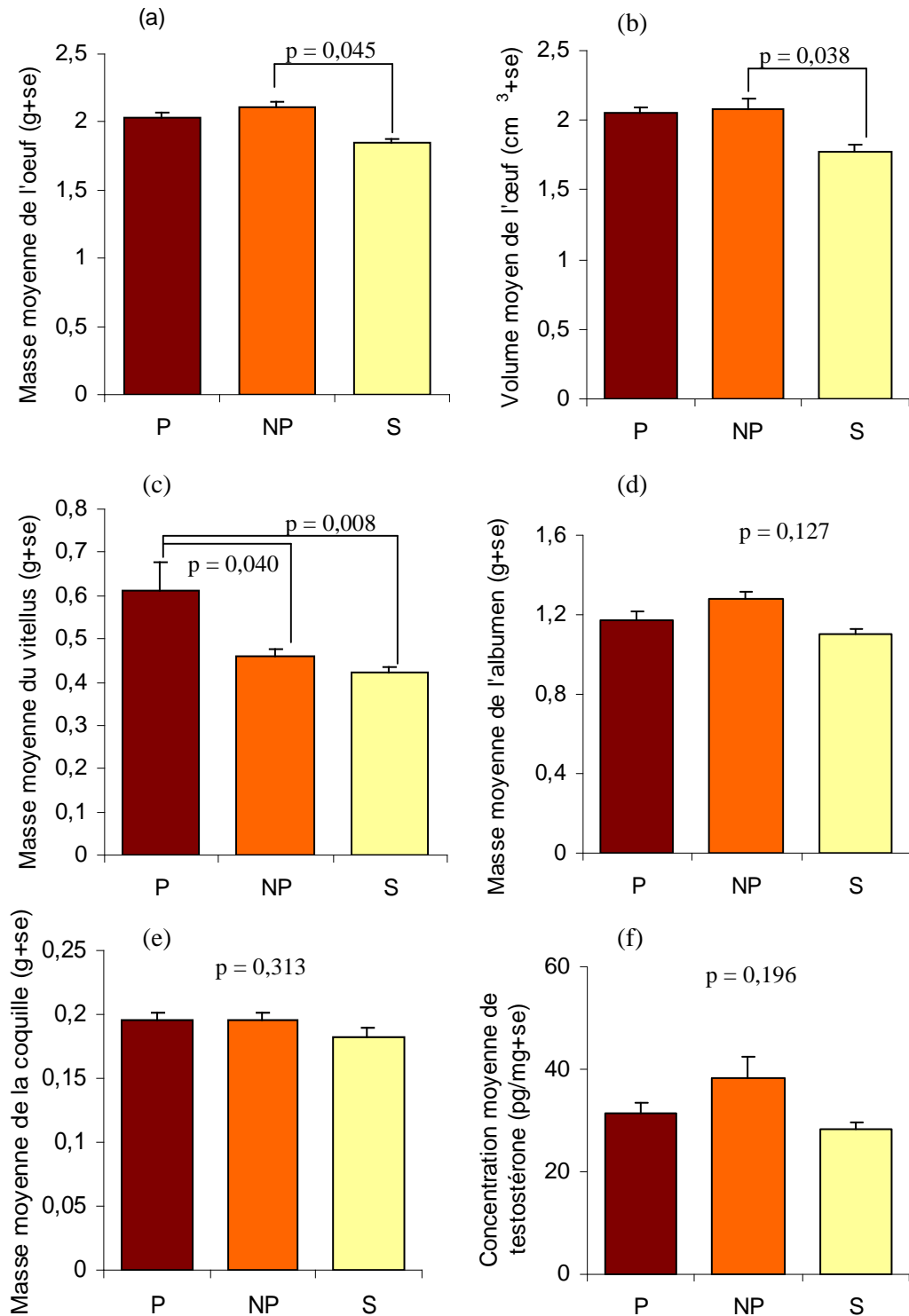


Figure I.D : Moyennes (a) de la masse des œufs, (b) de la masse de l'albumen, (c) de la masse de la coquille, (d) de la concentration de testostérone dans le vitellus et différences significatives entre les trois groupes expérimentaux : œufs pondus par des canaris femelles appariées avec leur mâle préféré (P), non-préférentiel (NP) ou non-appariées (S).

La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni lorsqu'une différence significative a été trouvée entre deux groupes et celle de l'analyse imbriquée de variance utilisant le GLMM dans le cas contraire.

Résultats et Discussion

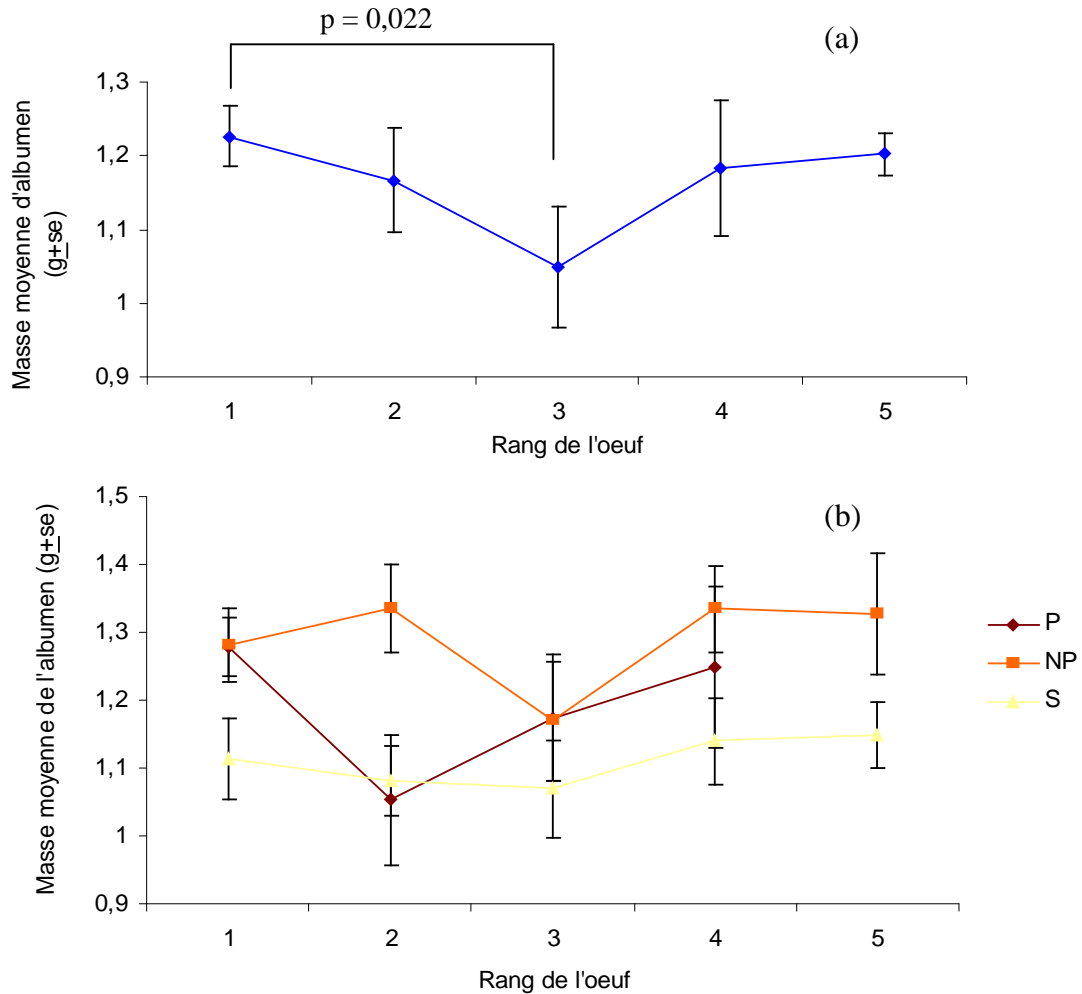


Figure I.E : Masse de l'albumen selon le rang de ponte d'œufs de canari domestique.
 (a) Courbe d'évolution générale des trois groupes expérimentaux
 (b) Courbes d'évolution pour chaque groupe expérimental
 (c) Nombre d'œufs de chaque rang pondus par les différents groupes expérimentaux.
 La valeur indiquée est donnée par le test *post-hoc* de comparaison de Bonferroni.

Effets du choix de partenaire sur les jeunes

Certains œufs de perdrix grise ont été incubés afin d'observer l'effet de la préférence sur les jeunes. Le taux d'éclosion est significativement plus élevé dans le groupe P que dans le NP (table I.D, figure I.F). La masse des poussins à l'éclosion n'est pas significativement différente entre les deux groupes à l'éclosion, ni à 10 ou 21 jours de vie. Il en est de même pour l'immunité cellulaire des poussins à 10 et 21 jours de vie. La survie des jeunes à 21 jours est significativement supérieure pour le groupe P au groupe NP (N = 42 poussins, figure I.F).

La préférence des femelles pour leur partenaire semble donc influencer positivement l'éclosion et la survie des jeunes. Ce résultat est à prendre avec précaution, car le nombre de jeunes éclos durant l'expérience est plutôt faible. Deux hypothèses peuvent expliquer un meilleur développement et une meilleure survie des jeunes issus d'œufs pondus par les femelles du groupe P : un effet maternel induit par la qualité du mâle partenaire ou bien la qualité génétique du père qui serait transmise aux jeunes. Parmi les nombreuses caractéristiques mesurées sur les œufs, seule la concentration de testostérone du vitellus change entre les deux groupes. De plus, entre 10 et 21 jours, seuls deux poussins n'ont pas survécus, tous deux appartenant au groupe NP, mais de parents différents. L'un des poussins a d'ailleurs deux frères ou sœurs qui ont vécu plus de 21 jours. Ces deux jeunes décédés avaient un WWI (estimation de l'immunité à médiation cellulaire, voir détails p.73) à 10 jours (0 et 0,16 mm) en dessous de la moyenne de l'ensemble des jeunes à 10 jours de vie ($WWI = 0,18 \pm 0,02$ mm). La testostérone ayant des effets variables sur l'immunité selon les espèces (table pp.47-48), il est possible que, chez le jeune de perdrix, l'effet soit positif et que cette hormone aide au développement embryonnaire et permette une meilleure survie des jeunes. Pourtant, aucune corrélation n'a été mise en évidence entre la concentration moyenne de testostérone dans les vitellus d'une couvée et les taux d'éclosion des œufs incubés de la même couvée, d'une part, et de survie des jeunes correspondants à 21 jours, d'autre part (Pearson ; Eclosion, $r = 0,19$; Survie, $r = -0,18$).

Résultats et Discussion

	P	NP
Taux d'éclosion (%)	37,2 ± 6,4	11,3 ± 4,9
	<i>Mann-Whitney ; $U_1 = 11 ; p < 0,01$</i>	
Masse éclosion (g)	8,06 ± 0,14	8,25 ± 0,23
	<i>test t ; $t_{39} = 0,69 ; p = 0,49$</i>	
Masse 10 jours (g)	19,64 ± 0,93	18,70 ± 1,45
	<i>test t ; $t_{25} = -0,45 ; p = 0,66$</i>	
Masse 21 jours (g)	36,74 ± 2,81	38,67 ± 5,92
	<i>test t ; $t_{20} = 0,26 ; p = 0,80$</i>	
Réponse immunitaire 10 jours (mm)	0,18 ± 0,02	0,17 ± 0,06
	<i>test t ; $t_{25} = -0,16 ; p = 0,87$</i>	
Réponse immunitaire 21 jours (mm)	0,14 ± 0,02	0,08 ± 0,05
	<i>test t ; $t_{23} = -1,25 ; p = 0,22$</i>	
Survie à 21 jours (%)	73,0 ± 10,5	14,6 ± 5,7
	<i>Mann-Whitney ; $U_1 = 3 ; p = 0,02$</i>	

Table I.D : Comparaison des caractéristiques des jeunes de perdrix grise selon le degré de préférence de leur mère pour son partenaire. Les caractéristiques comparées sont le taux d'éclosion, la masse des poussins à l'éclosion, à 10 jours et à 21 jours, et leur réponse immunitaire cellulaire à 10 jours et à 21 jours.

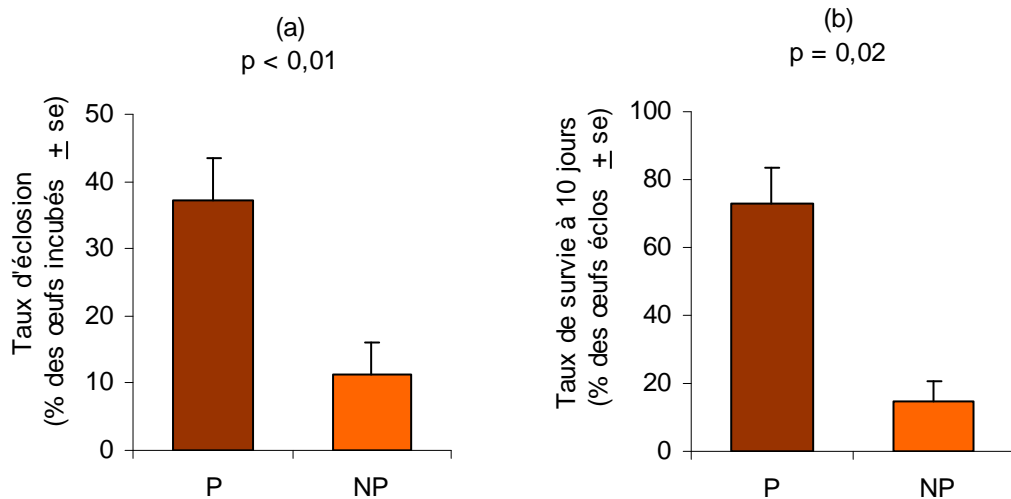


Figure I.F : Taux (a) d'éclosion des œufs incubés et (b) de survie des jeunes à 21 jours. Les œufs sont pondus par des femelles de perdrix grises appariées avec leur mâle préféré (P) ou non-préfér  (NP). Le test de Mann-Whitney montre une diff rence significative entre les deux groupes.

~

Conclusion

~

Conclusion

Les résultats ne montrent aucune différence dans les manières de pondre les œufs selon que les femelles (perdrix ou canari) se sont accouplées avec des mâles préférés ou non. Une influence du partenaire sur la date de la ponte ou la quantité d'œufs pondus n'a pas encore été mise en évidence (canari, Tanvez *et al.*, 2004 et tyran tritri, Murphy *et al.*, 2008). Ces deux paramètres ne semblent influencés que par des caractéristiques environnementales comme la nourriture disponible : les femelles canari les mieux nourries pondent le plus d'œufs (Müller *et al.*, 2008), le troglodyte familial pond moins d'œufs en fin de saison, lorsque la nourriture se fait plus rare (Styrsky *et al.*, 1999).

La préférence pour le partenaire ne semble pas influencer non plus la masse ou le volume des œufs dans les deux espèces étudiées. Il s'agit pourtant d'un résultat déjà observé chez le canard colvert, dont les femelles, ayant copulé avec les mâles préférés de l'ensemble des femelles, pondent de plus gros œufs que celles ayant copulé avec les mâles les moins appréciés (Cunningham & Russel, 2000). Chez la perdrix, il est possible d'expliquer l'absence d'influence du mâle par la très faible variabilité individuelle de la masse et du volume des œufs (Cucco *et al.*, 2006). Par contre, chez le canari, même si la préférence pour le partenaire n'influence pas le volume et la masse des œufs, nous observons un effet positif d'un autre facteur sur ces caractéristiques : la présence d'un mâle partenaire. Cet effet ne peut pas être observé dans une espèce comme la perdrix, qui ne pond des œufs qu'après un accouplement. Le mâle est obligatoirement présent pour que la femelle pond. Chez le canari, au contraire, les femelles, stimulées par l'allongement de la photopériode, pondent leurs œufs, même en l'absence de partenaire. Mais, d'après nos résultats, elles pondent des œufs moins lourds en l'absence de partenaire que lorsqu'elles sont appariées. La présence d'un mâle permet à la femelle de pondre des œufs fécondés et la ponte devient alors plus qu'une obligation physiologique. La femelle, dont l'allocation de ressources aux œufs était réduite au minimum en l'absence de fécondation, va avoir un investissement prénatal augmenté en présence d'un partenaire. Un accroissement de la masse de l'œuf permet un meilleur développement embryonnaire : la masse de l'œuf est souvent corrélée à celle de l'oisillon, un facteur prépondérant de sa survie, comme chez le merle noir (Magrath, 1992) et le troglodyte familial (Styrsky *et al.*, 1999) par exemple.

Nous trouvons aussi un effet de la préférence pour le partenaire sur les caractéristiques des œufs. Chez le canari, les femelles appariées à leurs mâles préférés investissent de l'énergie dans le dépôt de vitellus. Le jaune d'œuf qui n'a pas été utilisé pour l'embryogenèse forme une poche reliée à l'estomac de l'oisillon et lui sert de réserve énergétique pour ses premiers jours de vie (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986). Chez le canari, les jeunes, nidicoles, dépendent

totallement de leurs parents pour le nourrissage. Le premier jeune à sortir de sa coquille doit souvent attendre l'éclosion d'un ou deux autres œufs pour commencer à être nourri par les adultes. Par conséquent, il est intéressant de posséder une réserve de nutriments lui permettant de continuer son développement en attendant les premiers ravitaillements par les adultes. De leur côté, les oisillons arrivés après le début du nourrissage profitent aussi de cette réserve qui compense l'accès moins fréquent aux becquées à cause de la concurrence des autres oisillons plus gros car plus âgés.

L'intérêt du jaune d'œuf après l'éclosion est beaucoup plus relatif chez la perdrix. Les oisillons, nidifuges, éclosent presque tous en même temps et se nourrissent d'eux-mêmes. Une augmentation de la masse du vitellus ne semble pas devoir favoriser les oisillons nidifuges, même si une réserve peut leur permettre d'avoir l'énergie d'atteindre le site de nourrissage et n'est donc pas à négliger. Dans les espèces nidifuges, le ratio vitellus sur albumen est très élevé (voir figure IN.5.B, p.29), il doit donc être extrêmement coûteux de l'augmenter encore. Par contre, les jeunes nidifuges rencontrent très rapidement les jeunes des couvées avoisinantes. L'accès à la nourriture des poussins de perdrix grise peut être très rapidement lié à leur statut social. Dans ce cas, les fortes concentrations de testostérone observées dans le vitellus des œufs pondus par les femelles appariées à leurs mâles préférés (figure I.C) peuvent augmenter la compétitivité des jeunes de ces couvées par rapport aux autres couvées. Des études sur la mouette rieuse et la poule domestique montrent une augmentation de la probabilité des comportements agressifs chez des jeunes traités par injection de testostérone (Groothuis & Meeuwissen, 1992, Ros et al., 2002, Young & Rogers, 1978). Une augmentation du taux directement dans l'œuf pourrait avoir le même effet. Parfois, la qualité du partenaire influence le taux de testostérone du vitellus, comme chez le paon, où les femelles appariées aux mâles les plus ornementés pondent des œufs dont la concentration de testostérone du jaune est élevée (Loyau et al., 2007) ou chez le diamant mandarin où les œufs contiennent plus de testostérone quand ils sont pondus par des femelles appariées aux mâles les plus attractifs (Gil et al., 1999).

Chapitre II

*Le rang social,
réel ou supposé,
du partenaire
influence-t-il
l'allocation des ressources
dans les œufs ?*

Capitolo II - Riassunto

Questo capitolo si concentra sugli **effetti dello status sociale**, reale o presunto, del maschio sull'allocazione di risorse nell'uovo da parte della femmina.

Il concetto di status sociale si riferisce ad una gerarchia relativa che si instaura tra gli individui. Il rango sociale può influenzare l'accesso alle risorse o ai partner sessuali. I maschi dominanti sono quelli che si accoppiano di più (es. nel gallo, Johnsen *et al.*, 2001) e hanno un migliore successo riproduttivo (es. nei canarini, Parisot, 2004) rispetto ai maschi subordinati. In generale, lo status di un individuo è legato all'aggressività. Tra gli uccelli canori, può anche essere correlato alla qualità del canto (Parisot, 2004).

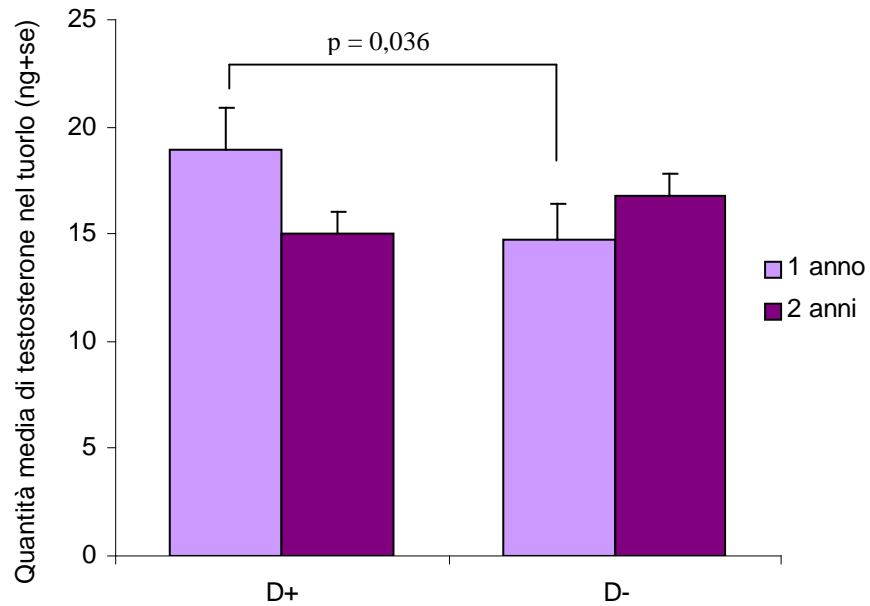
Gli individui dei due sessi possono essere "indiscreti" e cioè ottenere informazioni dalle interazioni tra altri individui della stessa specie (McGregor & Dabelsteen, 1996). Durante le interazioni di canto, il canto che si sovrappone, coprendo l'altro, è percepito come più aggressivo e dominante rispetto al canto coperto (Dabelsteen *et al.*, 1997, Naguib, 1999, 2005) e questo può riflettere il relativo status gerarchico dei due maschi.

In questo capitolo, si è misurato l'effetto dello status del maschio o del suo canto sull'allocazione di risorse nelle uova da parte della femmina. Gli esperimenti sono stati condotti su 18 femmine e 18 maschi di starna e 20 femmine di canarino. Nel canarino, le femmine hanno sentito interazioni di canto determinante dello status del canto stimolatore, che può coprire l'altro (R +) o esserne coperto (R -). Il canto stimolatore è stato diffuso durante la deposizione delle uova. Nella starna, le femmine hanno osservato interazioni tra il loro futuro partner ed un altro maschio mostrando il loro maschio come dominante (D +) o subordinato (D -). Le uova sono state raccolte dal giorno della deposizione per essere misurate (peso, volume, peso del tuorlo, dell'albume e del guscio, concentrazione e quantità di testosterone nel tuorlo).

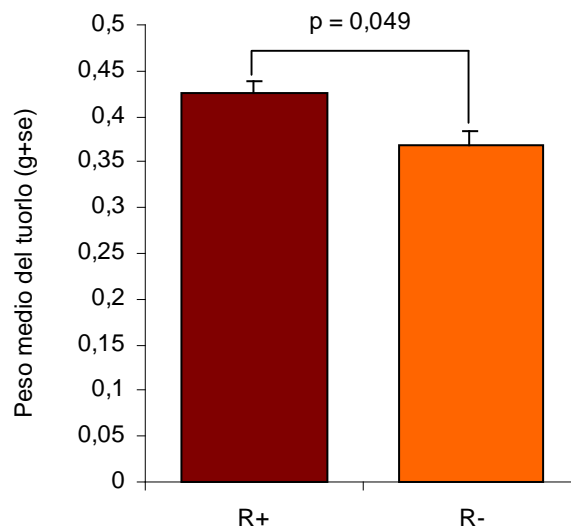
La nostra ipotesi è che le femmine di starna, accoppiate ad un maschio dominante, e quelle di canarino, sentendo un canto percepito come dominante, allochino più di risorse nelle uova delle femmine di controllo.

I risultati della starna sono diversi in funzione dell'età della femmine: nelle femmine che si riproducono per la prima volta, la dominanza del partner aumenta la quantità di testosterone deposta nel tuorlo (figura), mentre nelle femmine di due anni non si osserva nessun effetto (figura).

Nel canarino, troviamo un effetto positivo del canto "R +" sul peso del tuorlo (figura), che fornisce una riserva di energia per i primi giorni di vita dei neonati (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986).



Quantità media di testosterone nel tuorlo in funzione dell'età delle femmine (1 anno o 2 anni) e del accoppiamento con un maschio dominante (D+) o subordinato (D-).



Peso medio del tuorlo in funzione del canto sentito, coprente (R+) o coperto (R-).

~

Introduction

~

La notion du statut social fait référence à un classement relatif des individus les uns par rapport aux autres. Il rend compte principalement de l'accès aux ressources ou aux partenaires sexuels. Généralement, le statut d'un individu est lié à son agressivité : plus un individu est agressif, plus il est dominant. Le statut social de l'individu joue un rôle important dans son accès à la reproduction, tant par ses comportements agressifs, éloignant les concurrents potentiels, que par l'attraction que son statut social crée vis-à-vis de l'autre sexe. Chez le coq doré -espèce à l'origine de nos poules domestiques- par exemple, les mâles dominants sont ceux qui copulent le plus de manière générale (Johnsen *et al.*, 2001). Parfois pourtant, lorsque le statut social ne reflète pas la "qualité" du mâle -et dans cette espèce c'est lorsque le statut du mâle ne correspond pas à la taille de sa crête- les femelles préfèrent copuler avec les mâles portant une plus grande crête même s'ils sont subordonnés (Johnsen *et al.*, 2001).

Chez la perdrix, la dominance a été peu étudiée. Les caractéristiques exactes qui permettent à un mâle de dominer un autre ne sont pas déterminées. Il est pourtant fort probable que la masse, la condition physique, ainsi que l'âge des individus jouent un rôle important dans la détermination du rang social.

La dominance chez le canari n'est pas liée au poids, à la morphométrie ou à la concentration en testostérone dans le plasma sanguin, que ce soit pendant ou en dehors de la saison de reproduction (Parisot *et al.*, 2004, Parisot *et al.*, 2005, Parisot, 2004). Les mâles dominants ont un meilleur succès reproducteur et chantent plus de phrases A que les mâles subordonnés (Parisot, 2004).

Introduction

Des études récentes montrent que, lorsque les mâles ne chantent pas de phrase A, les individus des deux sexes sont sensibles aux interactions de chants entre les mâles. Les individus sont capables de retirer des informations d'interactions entre deux autres individus. On dit qu'ils sont "indiscrètes" : ils obtiennent de l'information à partir des interactions des autres individus de la même espèce (McGregor & Dabelsteen, 1996).

Ces interactions de chant reflètent des différences de qualité, de motivation et même de statut social entre les individus (Naguib, 2005). Le recouvrement du chant d'un individu par son congénère amène les femelles à montrer une préférence pour le chant "recouvrant" (e.g. Amy *et al.*, 2008, Leboucher & Pallot, 2004) ou à être infidèles à leur partenaire habituel (e.g. Mennill *et al.*, 2002, Otter *et al.*, 1999). Chez le canari domestique, les femelles préfèrent un chant recouvrant un chant concurrent et ce, principalement pendant leur phase de fertilité (Amy *et al.*, 2008). En effet, un chant qui recouvre un signal concurrent est perçu comme une volonté d'attiser la confrontation vocale (Dabelsteen *et al.*, 1997, Naguib, 1999). Il reflète donc l'agressivité du mâle et peut renseigner sur son statut social.

De nombreux stimuli environnementaux peuvent influencer l'allocation des ressources dans les œufs par les femelles. Le mâle influence de manière importante la qualité de la ponte de la femelle. Par exemple, une femelle de perdrix rouge ayant choisi son partenaire pond plus d'œufs (Bottoni *et al.*, 1993), l'attractivité du partenaire influence positivement la masse des œufs chez le canard colvert (Cunningham & Russel, 2000). Nous avons aussi montré dans le chapitre I que la préférence de la femelle pour son partenaire influençait la masse du vitellus des œufs pondus, chez le canari, et la concentration de testostérone dans le vitellus, chez la perdrix. Le statut social des parents aussi peut influencer l'investissement maternel : chez le canari, une expérience montre que le rang social des femelles est déterminant pour la composition de l'œuf. Les femelles dominantes pondent des œufs contenant plus de testostérone (Tanvez *et al.*, 2008).

Introduction

Dans ce chapitre, nous posons la question de l'influence du statut social du mâle sur l'investissement des ressources par la femelle dans les œufs. L'étude porte sur l'allocation des ressources aux œufs par des femelles de deux espèces, le canari et la perdrix. Chez le canari, les femelles sont soumises à un chant spécifique pendant leur période de ponte. Un statut a été donné aléatoirement à ce chant par des interactions par recouvrement lors de compétitions fictives (montages de deux chants). Avant la période de ponte, les femelles entendent le chant soit recouvrant un autre chant (groupe R+), soit recouvert par un autre chant (groupe R-). Chez la perdrix, les femelles sont appariées avec des mâles dominants (groupe D+) ou dominés (groupe D-). Le but est de comprendre si le statut du partenaire (ou du chant entendu pour les canaris) influence l'allocation des ressources dans les œufs.

Notre hypothèse est que, puisque les femelles canari préfèrent les chants recouvrants pour choisir leur partenaire, elles investiront plus de ressources dans leurs œufs si elles entendent un chant recouvrant plutôt qu'un chant recouvert. Nous posons aussi l'hypothèse que les femelles perdrix qui investiront plus dans leurs œufs seront celles appariées avec un mâle dominant. Nous pensons que le statut dominant du chant entendu pendant la ponte pour les canaris ou du partenaire pour les perdrix entraîne la ponte d'œufs plus lourds et volumineux. Nous avons mesuré la masse des différents constituants de l'œuf (vitellus, albumen et coquille) pour comprendre avec plus de précision quelle partie de l'œuf se trouvait affectée par la situation. Et nous avons mesuré la concentration en testostérone dans le vitellus pour voir si l'écoute de chants recouvrants peut entraîner une augmentation de concentration, comme cela a été observé quand les femelles canari sont soumises à des chants attractifs (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004 ; mais voir Marshall *et al.*, 2005) ou quand les femelles perdrix sont appariées avec un mâle préféré (chapitre I).

~

Matériel et Méthode

~

Les expériences ont été menées sur 18 femelles et 18 mâles de perdrix grise, ainsi que sur 20 femelles de canari domestique commun.

Détermination de la dominance des perdrix mâles

Les perdrix, soumises à la photopériode naturelle, ont été étudiées du 22 janvier au 08 juin 2007. Jusqu'au 28 février, la hiérarchie entre les mâles a été évaluée à l'aide de tests simples d'accès aux femelles. Une femelle, qui ne sera plus confrontée aux mêmes mâles pendant l'expérience, est placée dans une cage en face d'un compartiment ($\frac{1}{4}$ de volière) où sont placés deux mâles pendant cinq minutes (figure II.A). On attribue un score de 0 point au mâle dominé et de 2 points au mâle dominant. Le mâle dominant est celui qui a l'accès exclusif à la femelle, l'autre mâle lui laissant visiblement la place, ou celui poursuivant l'autre pour lui donner des coups de bec. Lorsque les deux mâles ne s'agressent pas et s'approchent ensemble de la femelle, un score de 1 point est attribué à chacun d'eux. Le mâle ayant le score le plus élevé obtient le rang 1, tandis que le mâle dont le score est le plus faible obtient le rang 18.

Appariement des perdrix

Une fois la hiérarchie entre mâles déterminée, nous avons montré le statut de son futur partenaire à chaque femelle par une confrontation avec un autre mâle. Si une femelle a permis de déterminer la hiérarchie entre deux mâles, ce sont d'autres mâles qui lui sont présentés lors de la confrontation, afin d'éviter un effet de reconnaissance. Le futur partenaire est confronté avec un mâle de rang suffisamment éloigné pour que la différence soit bien visible (table II.A). Par exemple, la femelle que nous voulions appairer au mâle A a vu la confrontation entre ce mâle, de rang 1, et le mâle J, de rang 10. Elle a donc observé son partenaire dominer l'autre mâle, elle fait partie du groupe D+. La femelle appariée au mâle J a vu la même interaction, mais a été appariée au mâle dominé de la

confrontation. Elle fait partie du groupe D-. Les femelles ont été témoins des interactions entre mâles dans le même dispositif expérimental que celui utilisé pour déterminer le rang des mâles. Les couples sont formés le 29 février et placés chacun dans une demi-volière. Étant donné que les femelles sont dans leur première (N=6) ou deuxième (N=12) saison de reproduction, nous avons pris soin de répartir équitablement les femelles d'un ou deux ans entre les deux groupes expérimentaux.

Dispositif expérimental appliqué aux expériences sur les canaris

Les femelles canari ont été testées en trois fois, du 25 octobre au 21 décembre 2005, du 29 octobre 2007 au 20 janvier 2008 et du 5 février au 6 mai 2008. Elles sont placées dans des cages individuelles, elles-mêmes placées par paires dans des caissons d'isolation acoustique. Ainsi, les femelles, sans être isolées socialement car partageant un caisson avec une autre femelle expérimentale, n'entendent pas d'autre chant de mâle que ceux diffusés pour l'expérience. La photopériode est passée en JL une semaine avant le début des diffusions et chaque cage reçoit dès ce moment le matériel nécessaire à la fabrication du nid.

Construction des chants de canari

Les chants expérimentaux sont fabriqués à l'aide du logiciel Avisoft-SasLab®, v.3.74, avec des notes tirées de la banque de données du LECC, enregistrées à l'aide d'un lecteur/enregistreur Marantz® PMD 201. A partir de répertoires de mâles jamais appariés avec les femelles expérimentales, des notes introductives, des notes conclusives et des syllabes complexes ont été sélectionnées pour construire des chants expérimentaux. Plusieurs chants différents ont été construits pour éviter les problèmes de pseudoréplication (Kroodsma *et al.*, 2001).

Un chant est constitué de plusieurs phrases : une phrase introductive, constituée de 3 notes (0,75 s), suivie d'une phrase attractive, constituée de 24 syllabes complexes à deux notes, couvrant une bande de fréquence de 2 kHz et répétées à un tempo de 16 syllabes par seconde (1,5 s) et enfin une phrase de conclusion,

constituée de 9 notes (3,75 s). Le tout forme un chant d'une durée de 6 secondes (figure II.B).

Protocole expérimental pour le canari

Après une semaine en photopériode de JL, des interactions de chant sont diffusées individuellement aux femelles. La cage de l'une des deux femelles du caisson est ôtée pendant le temps de la diffusion de l'interaction à l'autre femelle. Chaque femelle d'un caisson entend l'interaction exactement opposée à celle entendue par l'autre femelle du caisson. Si la première femelle a entendu le chant A recouvrant le chant B, la seconde femelle, entend le chant B recouvrant le chant A. Ces diffusions ont lieu deux fois par jour pendant cinq jours.

Lors des interactions de chants, un premier chant est diffusé par un haut-parleur, puis au bout de 1,5 s, un second chant est émis par un second haut-parleur, donnant l'impression que le deuxième chant "coupe la parole" au premier. Les interactions ont lieu six fois de suite (figure II.B). Les deux chants sont donc diffusés dans leur totalité et la femelle peut écouter l'un ou l'autre, tout en sachant lequel recouvre l'autre.

Le lendemain de la dernière diffusion commençaient les diffusions du chant testé. L'un des deux chants des interactions était émis aux deux femelles du même caisson d'isolation deux fois deux heures par jour jusqu'à la fin de la ponte. Ces diffusions sont faites d'une alternance de séquences de chant (au total 30 minutes) et de silences. L'une des deux femelles a entendu le chant diffusé comme recouvrant l'autre chant et appartenait ainsi au groupe D+, tandis que l'autre femelle a entendu ce même chant comme étant recouvert par l'autre chant et appartient donc au groupe D-.

Collecte des données

Lorsque la ponte commence, les œufs sont récupérés chaque jour, remplacés et leurs caractéristiques physiques sont mesurées (cf. matériels et méthodes généraux p.74). Le total des œufs s'élève à 281 chez la perdrix et à 78 chez le canari.

Tous les œufs de canaris et une partie des œufs de perdrix (N = 115, car une femelle s'est arrêté de pondre avant le 20^{ème} œuf, trois autres, avant le 17^{ème}, une, avant le 14^{ème}, une, avant le 8^{ème} et deux au 1^{er} œuf) sont séparés, comme expliqué dans les matériels et méthodes généraux (p.74) pour en étudier les caractéristiques internes (cf. matériels et méthodes généraux pp.74-75).

Statistiques

Chez la perdrix, le traitement testé est le statut du mâle partenaire : dominant (D+) ou subordonné (D-). Chez le canari, le traitement correspond au statut du chant diffusé pendant la ponte, recouvrant (R+) ou recouvert (R-).

Les caractéristiques de la ponte sont comparées entre les traitements par un test de Student chez le canari, et par une ANOVA à deux facteurs chez la perdrix, les deux facteurs étant le traitement et l'âge des femelles.

Concernant les GLMM comparant les caractéristiques des œufs (détails du test statistique dans les matériels et méthodes généraux, p.77), les facteurs fixes sont le traitement et le rang de l'œuf, avec en plus l'âge de la femelle chez la perdrix. Le seul facteur aléatoire de l'étude statistique est la couvée(traitement).

Matériel et Méthode

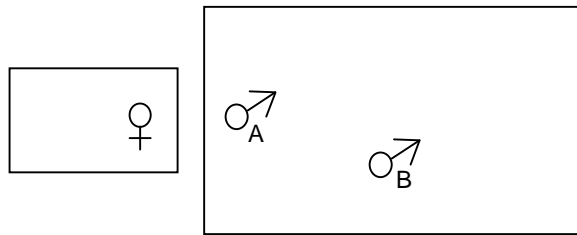


Figure II.A : Représentation schématique des tests de dominance chez la perdrix

Deux mâles sont placés dans le même compartiment d'une volière, face à une femelle enfermée dans une cage. Le test dure jusqu'à ce que la dominance soit évidente : l'un des mâles se place devant la femelle tandis que l'autre reste derrière ou l'un des mâles attaque l'autre.

Mâle	Rang	Confronté à :
A	1	J
B	2	K
C	3	L
D	4	M
E	5	N
F	6	O
G	7	P
H	8	R
I	9	S
J	10	A
K	11	B
L	12	C

Table II.A : Rang des mâles de perdrix grise et interactions face aux femelles.

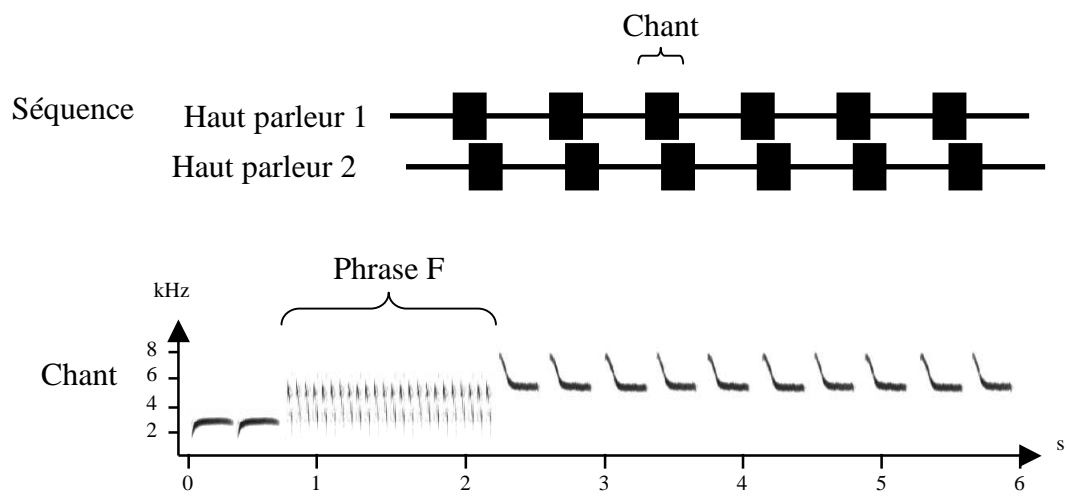


Figure II.B : Composition d'une interaction de chants en recouvrement.

Deux haut-parleurs diffusent chacun une séquence de type "F". Une séquence dure deux minutes et est composée de six répétitions d'un chant de six secondes, avec 12 s d'intervalle entre deux répétitions.

Un chant est constitué de 3 notes introductives, 1,5 s de syllabes F (empan fréquentiel de 2 kHz et tempo de 16 syllabes/s) et 9 notes de conclusion.

~

Résultats et Discussion

~

Effets du statut du partenaire sur la ponte des oeufs

La perdrix grise pond des couvées composées d'un nombre d'œufs très variable avec une latence qui peut aller jusqu'à trois jours entre la ponte de deux œufs (Cucco et al., 2007). Pourtant, le statut social du mâle partenaire n'influence pas statistiquement le nombre d'œufs pondus (table II.B).

La latence entre la ponte du premier œuf et la mise en couple ainsi que la durée de la ponte des femelles perdrix ne diffèrent pas non plus statistiquement entre les groupes (table II.B).

Cinq des femelles canari de l'expérience (3 du groupe D- et 2 du groupe D+) n'ont pas pondu d'œuf et ont été retirées de l'expérience. Les proportions de femelles ayant pondu sont les mêmes dans les deux groupes (Chi-deux, $\chi^2(1) = 0,02$, $p = 0,88$, 80 % pour D- contre 95 % pour D+). La table II.B montre aussi que les femelles canari des deux groupes ont la même latence entre le changement de photopériode et la ponte de leur premier œuf. Ce résultat était attendu puisque les femelles, jusqu'à quelques jours avant le début de la ponte, étaient soumises au même type de stimulus : une interaction de chants par recouvrement. Le statut du chant diffusé aux femelles canari pendant la ponte n'influence pas significativement la taille de la ponte (table II.B). Il semble que le nombre d'œufs pondus par les canaris soit très difficile à moduler. Une étude précédente, portant sur le statut social de la femelle, n'avait pas mis non plus en évidence une relation entre le statut social des parents et le nombre d'œufs pondus (Tanvez *et al.*, 2008).

Résultats et Discussion

	Perdrix		Canari	
	Dominant	Dominé	Recouvrant	Recouvert
Nombre d'œufs	16,11 ± 2,09 <i>test t, t₁₆ = -0,31, p = 0,76</i>	15,11 ± 2,42	4,37 ± 1,19 <i>test t, t₁₃ = 0,49, p = 0,63</i>	4,00 ± 1,63
Latence (jours)	46,44 ± 3,24 <i>test t ; t₁₆ = 0,94 ; p = 0,94</i>	46,78 ± 3,22	30,40 ± 4,55 <i>t-test ; t₈ = 0,54 ; p = 0,61</i>	27,40 ± 3,27
Durée (jours)	33,22 ± 5,09 <i>test t ; t₁₆ = 1,27 ; p = 0,22</i>	24,78 ± 4,30	Durée égale au nombre d'œufs pondus	

Table II.B : Comparaison des caractéristiques de la ponte selon le statut social du partenaire chez la perdrix grise ou le statut du chant diffusé chez le canari domestique. Les caractéristiques comparées sont le nombre d'œufs pondus, la latence entre la mise en couple pour la perdrix ou le passage en JL pour le canari et la ponte du premier œuf, et la durée totale de la ponte chez la perdrix.

Effets du statut du partenaire sur les caractéristiques des oeufs

Chez la perdrix, les analyses de variance utilisant la méthode du GLMM n'ont montré aucune différence significative entre les œufs des deux groupes concernant les différentes caractéristiques mesurées (poids, volume, masse du vitellus, de l'albumen ou de la coquille et concentration ou quantité de testostérone du jaune d'œuf, table II.C, figure II.C). Le statut du mâle partenaire ne semble pas plus influencer la masse de l'œuf et ses dimensions que la préférence de la femelle pour son mâle ne le faisait dans le chapitre I (pp.98-99). Nous confirmons encore une fois la stabilité de ces deux caractéristiques de l'œuf de perdrix (Cucco *et al.*, 2006).

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence une augmentation de la concentration de testostérone du vitellus lorsque les femelles étaient appariées à leur mâle préféré. La présente expérience ne met pas en évidence le même effet du statut social du mâle partenaire chez toutes les femelles. Le test statistique montre une interaction entre le statut du mâle et l'âge de la femelle concernant la quantité de testostérone contenue dans le vitellus (GLMM, Traitement : voir table II.C ; Age de la femelle : $F_{1,76} = 0,588$, $p = 0,445$; Interaction : $F_{1,76} = 4,262$, $p = 0,042$, figure II.E). Les femelles se reproduisant pour la première fois pondent des œufs contenant plus de testostérone lorsqu'elles sont appariées à des mâles dominants que lorsqu'elles sont appariées à des mâles subordonnés. Le statut du mâle semble donc influencer la quantité de testostérone déposée dans le vitellus chez les femelles se reproduisant pour la première fois, mais pas chez les femelles plus âgées.

La testostérone est une hormone dont les effets sont multiples sur les jeunes. Elle peut diminuer la période d'incubation, accélérer le développement embryonnaire ou augmenter la masse corporelle du jeune. Par contre, elle peut diminuer l'efficacité de leur système immunitaire (voir effet de la testostérone maternelle, table IN.8.A, pp.47-48). Le coût d'un dépôt élevé de testostérone dans ses œufs est plutôt méconnu chez la femelle. Les mécanismes en œuvre lors du dépôt de testostérone dans les œufs ne sont pas encore déterminés. Deux origines

physiologiques sont possibles : la testostérone déposée dans les œufs peut être produite directement par le follicule ou peut provenir des glandes surrénales via la circulation sanguine. D'un côté, la concentration de testostérone dans le follicule augmente lentement chez la poule domestique commençant à produire des œufs (Bahr *et al.*, 1983), ce qui laisse penser que le follicule ne produit pas directement la testostérone et qu'il faut à l'hormone du temps pour arriver au follicule par voie sanguine. D'un autre côté, une stimulation augmentant le taux circulant de testostérone chez le canari n'altère pas le taux de testostérone du vitellus (Marshall *et al.*, 2005), ce qui tend à démentir une influence de la testostérone circulante sur celle déposée dans les œufs. Il est par conséquent difficile de savoir si la femelle doit s'exposer ou non à un fort taux sanguin de testostérone pour pouvoir accumuler cette hormone dans l'œuf de manière importante. Le maintien d'un taux sanguin élevé s'avérerait assez coûteux, car la femelle risquerait de diminuer son système immunitaire (Duffy *et al.*, 2000 et Peters, 2000) et peut-être même sa fertilité future en s'exposant à une hormone masculinisante (Clark & Galef, 1995).

Chez le canari, la qualité du chant diffusé pendant la période de ponte ne semble pas influencer la masse ou le volume de l'œuf, non plus que la masse de l'albumen et de la coquille ou la concentration et la quantité de testostérone (table II.C et figure II.D). Il a été montré que le statut de la femelle influençait la concentration de testostérone dans ses œufs : plus le statut social de la femelle est élevé, plus la concentration de testostérone de ses œufs est forte (Tanvez *et al.*, 2008). Dans notre expérience, portant sur le statut du mâle partenaire, nous ne retrouvons pas ce résultat. Par contre, nous trouvons un effet significatif du chant diffusé sur la masse du vitellus. Les femelles du groupe R+ pondent des œufs contenant plus de vitellus que celles du groupe R-. La différence est encore plus marquée si l'on compare les quantités relatives de la masse du jaune et de la masse totale de l'œuf entre les deux groupes (ratio vitellus/œuf = 0.37 ± 0.01 pour le groupe R- contre 0.43 ± 0.01 pour le groupe R+ ; GLMM, Traitement : $F_{1,13} = 5,523$, $p = 0,035$). Il semble donc que le statut de la femelle influence le

dépôt de la testostérone dans les œufs, alors que celui du mâle influence la masse du vitellus de l'œuf.

Une question émerge de ce constat : les interactions de chant par recouvrement rendent-elles réellement compte du statut social relatif des mâles émetteurs ? Nous allons tenter d'y répondre.

Il est vrai qu'aucune étude ne fait le lien direct entre le recouvrement d'un chant par un autre et les rangs hiérarchiques respectifs des mâles émetteurs. Pourtant, l'écoute d'interactions de chants permet d'évaluer des mâles (McGregor, 1993). Par exemple, chez le rossignol philomèle, un mâle répond de façon plus agressive à un haut-parleur ayant diffusé un chant recouvrant un autre chant dans une interaction préalable (Naguib & Todt, 1997), comme s'il devait se défendre avant tout du mâle au chant recouvrant. Chez la mésange à tête noire, les mâles de haut statut social répondent de façon plus agressive au rival dont le chant recouvrait celui d'un autre mâle. Seule la moitié des mâles de faible statut social répond de la même façon (Mennill & Ratcliffe, 2004). Les mâles de faible statut semblent éviter la confrontation avec un mâle dont le chant a recouvert celui d'un rival, comme si leur confrontation était perdue d'avance. Il semble qu'un certain lien existe entre le rang hiérarchique et le recouvrement de chant, mais ce lien est peut-être trop ténu pour avoir été mis en évidence clairement dans une étude...

Dans l'hypothèse où notre protocole reflète bien le statut social du mâle, pourquoi ne retrouverions-nous pas les résultats de Tanvez et al. (2008) ? Chez l'humain, le statut social d'un membre d'un couple rejaiilli sur l'autre membre. Dans notre société, l'argent est un bon indice du statut social et le mariage avec un partenaire fortuné est un moyen couramment utilisé pour s'élever dans la société humaine. Dans la mesure où le canari est une espèce monogame, la question de savoir si le statut d'un membre du couple profite à l'autre peut se poser. Au vu de nos résultats, la réponse serait plutôt négative, car si la femelle profitait du haut statut de son partenaire, ses œufs contiendraient plus de testostérone. D'un autre côté, il est aussi possible qu'un investissement

avantageux ne corresponde pas à la même chose pour les deux membres du couple, même s'ils partagent un statut social commun. On parle de conflit entre les stratégies reproductives des deux sexes (Bateman, 1948, Williams, 1966).

La femelle produit relativement peu de jeunes puisque ses gamètes sont fabriqués en nombre limité. Pour maximiser la distribution de ses gènes, il faut que ses oisillons se reproduisent efficacement à l'âge adulte. La testostérone rend les jeunes plus agressifs et augmente ainsi leur statut social, lié à la probabilité d'accouplement (Pizzari & Birkhead, 2000). De plus, la testostérone augmente le développement des caractères sexuels secondaires (Strasser & Schwabl, 2004), permettant un plus grand accès au sexe opposé.

Le mâle, de son côté, produit une quantité énorme de gamètes et le nombre de ses descendants peut donc être très important. Si chacun de ses oisillons ne se reproduit qu'une fois, la dispersion des gènes du mâle est déjà très importante. La stratégie la moins coûteuse n'est pas de prendre soin que chaque jeune se reproduise efficacement à l'âge adulte, mais simplement que chaque jeune se reproduise au moins une fois. Une augmentation de la quantité de vitellus, permettant de pallier une éventuelle disette après l'éclosion, peut permettre de maximiser le nombre de jeunes arrivant à l'âge adulte.

Résultats et Discussion

	Perdrix		Canari	
	Dominant	Dominé	Recouvrant	Recouvert
Masse œuf (g)	13,08 ± 0,14 <i>GLMM ; F_{1,15} = 1,97 ; p = 0,18</i>	13,40 ± 0,10	1,95 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{1,13} = 0,11 ; p = 0,75</i>	2,04 ± 0,06
Volume œuf (cm ³)	6,03 ± 0,05 <i>GLMM ; F_{1,15} = 2,16 ; p = 0,16</i>	6,26 ± 0,04	1,88 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{1,13} = 0,49 ; p = 0,49</i>	1,98 ± 0,06
Masse vitellus (g)	4,84 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{1,15} = 0,42 ; p = 0,53</i>	4,93 ± 0,07	0,43 ± 0,01 <i>GLMM ; F_{1,13} = 4,70 ; p < 0,05</i>	0,37 ± 0,01
Masse albumen (g)	6,71 ± 0,10 <i>GLMM ; F_{1,15} = 0,01 ; p = 0,98</i>	6,77 ± 0,10	1,17 ± 0,05 <i>GLMM ; F_{1,13} = 0,63 ; p = 0,44</i>	1,30 ± 0,05
Masse coquille (g)	2,24 ± 0,08 <i>GLMM ; F_{1,15} = 0,22 ; p = 0,64</i>	2,29 ± 0,10	0,18 ± 0,01 <i>GLMM ; F_{1,13} = 1,34 ; p = 0,27</i>	0,20 ± 0,01
Concentration testostérone (pg/mg)	3,66 ± 0,16 <i>GLMM ; F_{1,14} = 0,22 ; p = 0,65</i>	3,70 ± 0,12	35,08 ± 2,93 <i>GLMM ; F_{1,13} = 0,01 ; p = 0,92</i>	36,19 ± 5,06
Quantité testostérone (ng)	16,31 ± 0,99 <i>GLMM ; F_{1,14} = 0,88 ; p = 0,36</i>	16,13 ± 0,89	12,60 ± 1,32 <i>GLMM ; F_{1,13} = 0,40 ; p = 0,54</i>	14,50 ± 1,25

Table II.C : Comparaison des caractéristiques des œufs selon le statut social du partenaire chez la perdrix grise ou le statut du chant diffusé chez le canari domestique. Les caractéristiques comparées sont la masse des œufs, leur volume, la masse du vitellus, celle de l'albumen, celle de la coquille, la concentration et la quantité de testostérone dans le jaune d'œuf.

Résultats et Discussion

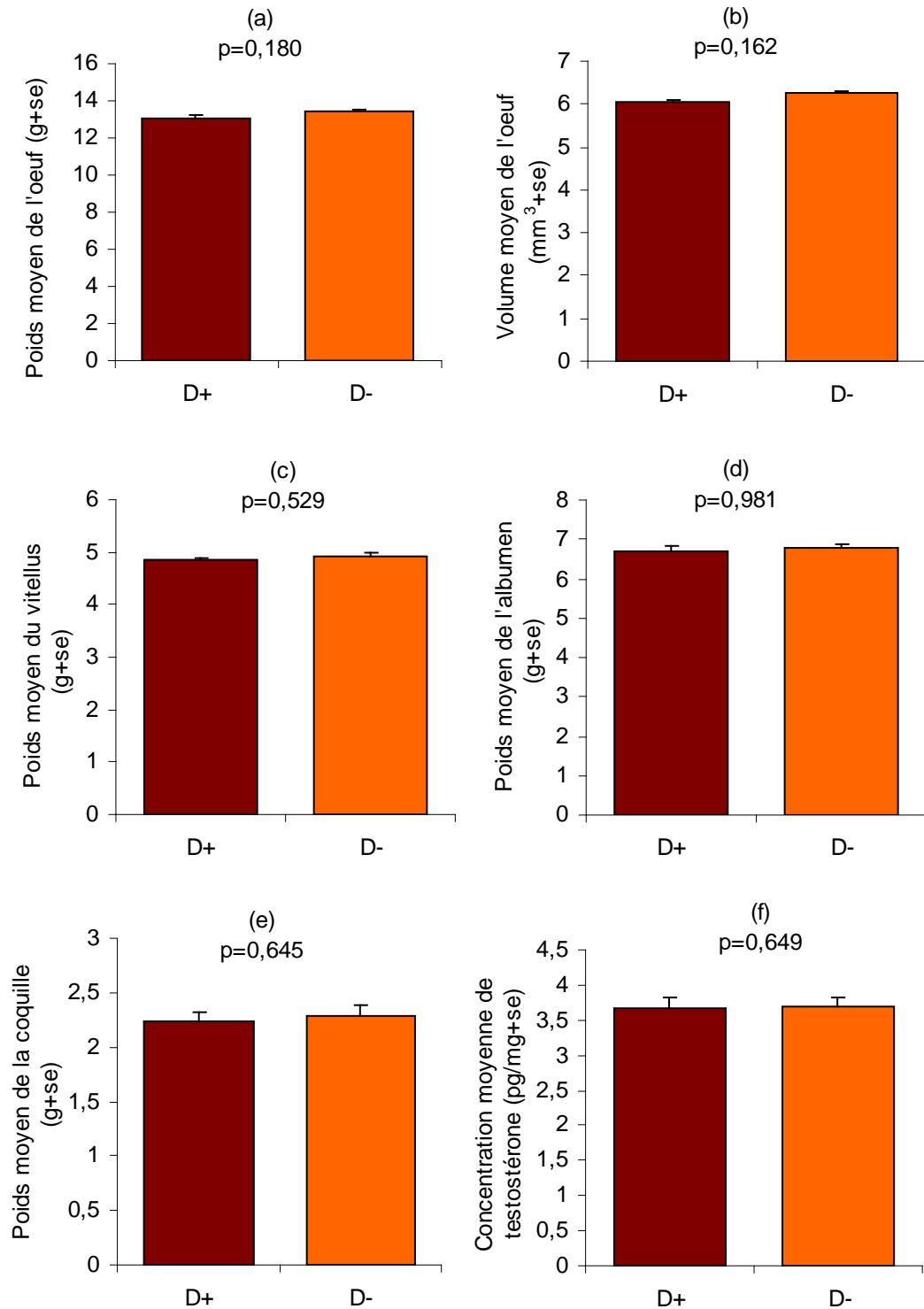


Figure II.C : Moyennes (a) de la masse des œufs, (b) de la masse de l'albumen, (c) de la masse de la coquille, (d) de la concentration de testostérone dans le vitellus et différences significatives entre les trois groupes expérimentaux : œufs pondus par des perdrix femelles appariées avec un mâle dominant (D+) ou subordonné (D-). La valeur indiquée est celle de l'analyse imbriquée de variance utilisant le GLMM.

Résultats et Discussion

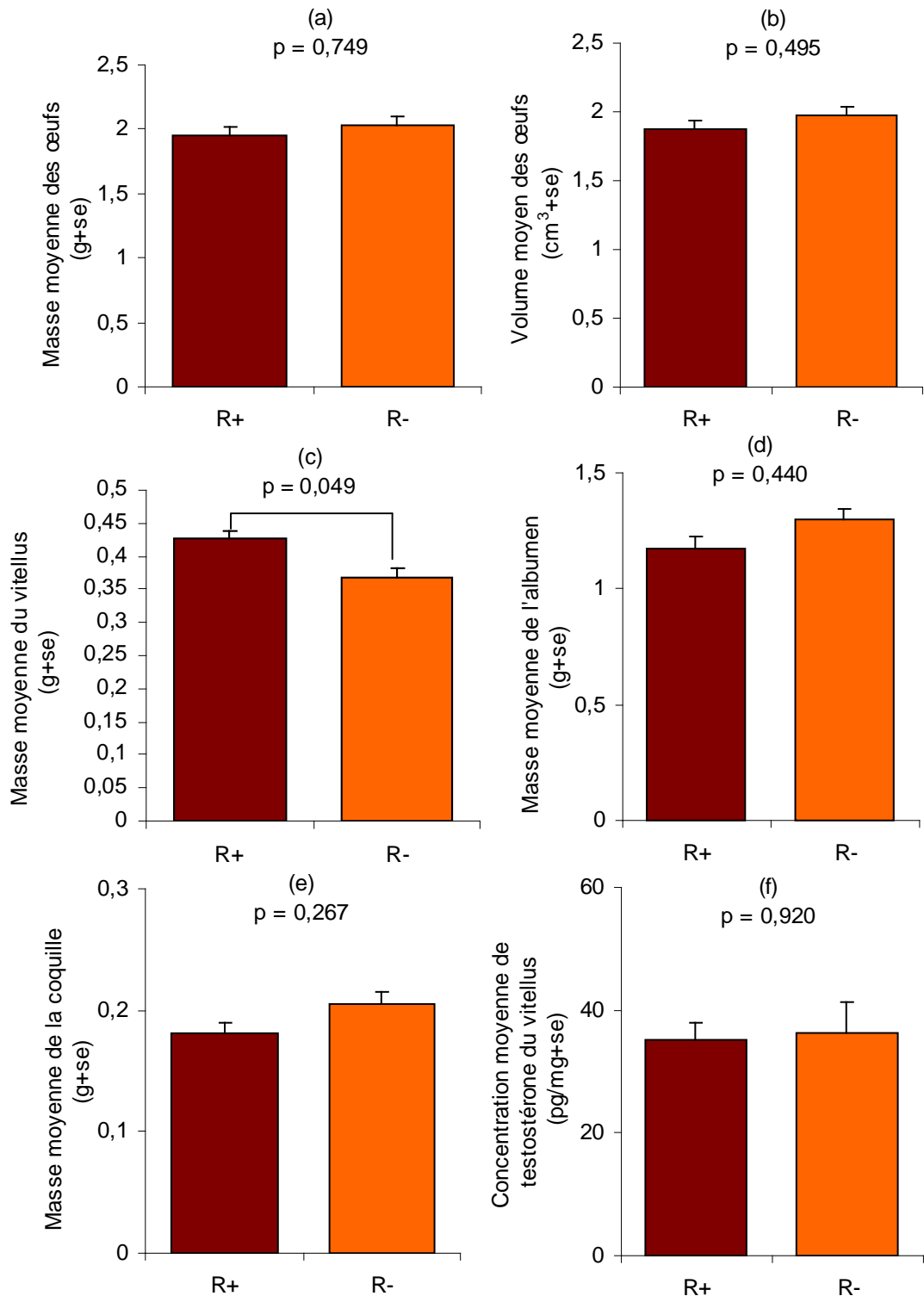


Figure II.D : Moyennes (a) de la masse des œufs, (b) du volume des œufs, (c) de la masse du vitellus, (d) de la masse de l'albumen, (e) de la masse de la coquille, (f) de la concentration de testostérone dans le vitellus et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux : œufs pondus par des canaris femelles soumises à la diffusion d'un chant recouvrant (R+) ou recouvert (R-) lors de la phase de pré-test . La valeur indiquée est celle de l'analyse de variance utilisant le GLMM.

Résultats et Discussion

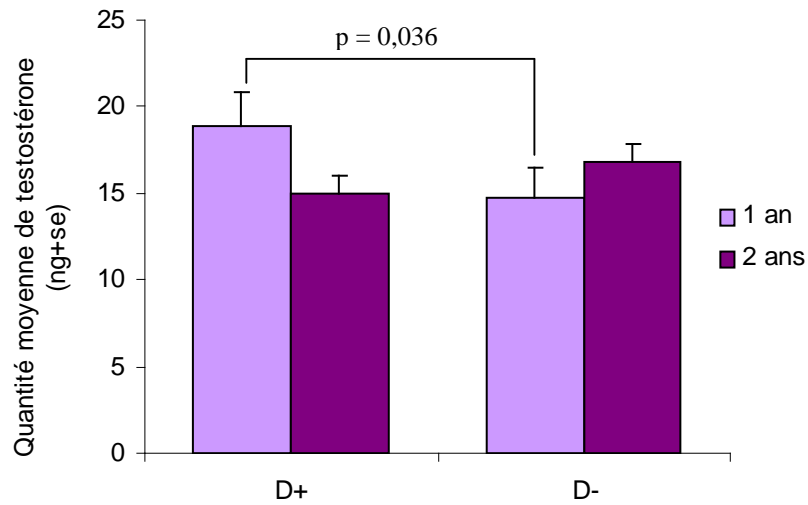


Figure II.E : Quantité moyenne de testostérone dans le vitellus en fonction de l'âge de femelles perdrix (1 an ou 2 ans) et de leur appariement avec des mâles dominants (D+) ou subordonnés (D-). La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni.

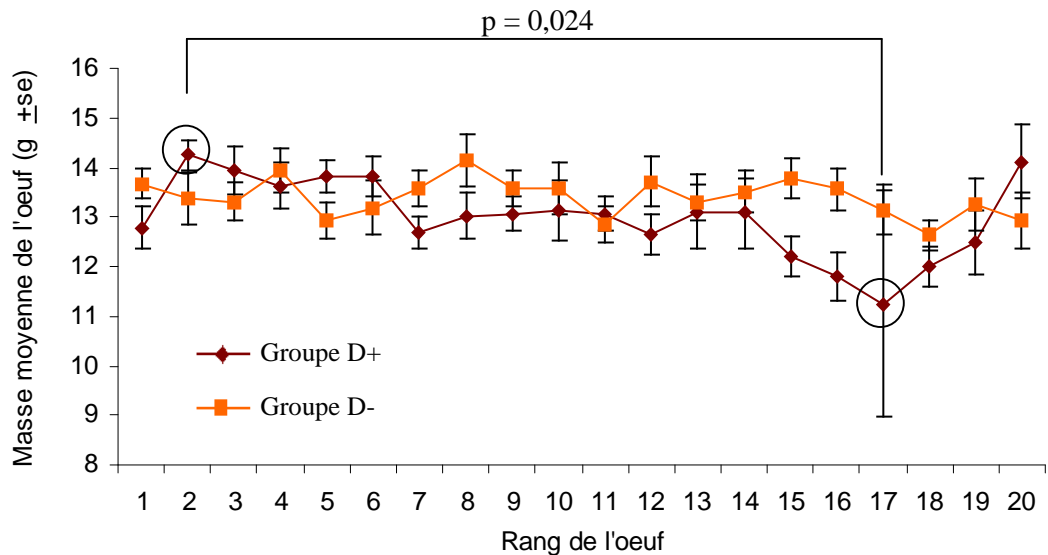


Figure II.F : Évolution de la masse moyenne de l'œuf selon le rang de ponte d'œufs de perdrix et le groupe expérimental. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni qui montre une différence significative entre deux rangs (ici, les rangs 2 et 17 pour le groupe D+).

Chez la perdrix, l'analyse de variance montre une interaction significative entre le groupe expérimental et la masse moyenne de l'œuf (GLMM, Traitement : voir table II.C ; Rang de l'œuf : $F_{19,226} = 1,516$, $p = 0,081$; Interaction : $F_{19,226} = 1,698$, $p = 0,038$, figure II.F). La masse diminue au fur et à mesure de la ponte dans le groupe D+ (femelles appariées à un mâle dominant). L'œuf pondu en 17ème position par les femelles du groupe D+ est moins lourd que leur 2ème œuf. Par contre, la masse des œufs pondus par les femelles du groupe D- (femelles appariées à un mâle subordonné) est stable tout au long de la ponte (figure II.F).

Aucune différence de composition des œufs pouvant expliquer ce résultat n'a été mise en évidence. Ni le groupe expérimental, ni le rang de l'œuf, ni l'interaction de ces deux paramètres n'influence significativement les masses de l'albumen, du vitellus ou de la coquille (GLMM, Traitement : voir table II.C ; Rang de l'œuf, Masse de l'albumen : $F_{7,70} = 2,093$, $p = 0,055$, Masse du vitellus : $F_{7,77} = 1,502$, $p = 0,179$, Masse de la coquille : $F_{7,85} = 0,962$, $p = 0,464$; Interaction : ôtée du modèle car non-significatives, $p > 0,05$). La masse de l'albumen a tout de même une évolution intéressante. Non-significatif, le résultat du test statistique ne nous permet pas d'affirmer qu'une diminution de la masse de l'albumen serait la cause de la diminution du volume de l'œuf. Mais c'est peut-être de ce côté qu'il faudrait tourner de futures recherches permettant d'obtenir une explication.

Effets de l'âge de la femelle de perdrix grise sur certaines caractéristiques des œufs

Aucun effet direct de l'âge de la femelle n'a été mis en évidence par les différents tests statistiques sur les différentes caractéristiques étudiées. Par contre nous trouvons une interaction entre l'effet de l'âge et celui du statut social du mâle sur la testostérone dans l'œuf. Ce point est discuté deux paragraphes plus tôt (p.120).

Le test statistique met en évidence une interaction significative entre l'âge de la femelle et le rang de l'œuf concernant le volume de l'œuf et la masse de l'albumen (GLMM, Volume de l'œuf, Age de la femelle : voir table II.D, Rang de l'œuf : $F_{19,225} = 2,057$, $p = 0,007$, Interaction : $F_{19,225} = 1,999$, $p = 0,009$, figure II.G ; Masse de l'albumen, Age de la femelle : voir table II.D, Rang de l'œuf : $F_{7,70} = 2,093$, $p = 0,055$, Interaction : $F_{7,70} = 3,457$, $p = 0,003$, figure II.H). Le test *post-hoc* ne montre aucune différence significative entre les volumes des œufs pondus par les femelles se reproduisant pour la première fois. Par contre, des différences significatives apparaissent entre le 1^{er} œuf pondu par les femelles de 2 ans et leurs 15^{ème}, 18^{ème} et 20^{ème} œufs, ainsi qu'entre le 2^{ème} œuf pondu et celui de rang 18 (figure II.H). Les femelles dans leur deuxième année de reproduction pondent des œufs dont le volume diminue avec l'ordre de ponte.

En ce qui concerne la masse de l'albumen, le test statistique montre que les femelles de 1 an pondent des œufs dont la masse d'albumen augmente avec le rang de ponte (les œufs de rang 14 et 20 ont une masse d'albumen plus élevée que les œufs de rang 2). Cela expliquerait pourquoi les œufs pondus par les femelles se reproduisant pour la première fois ne subissent pas la même diminution du volume que les œufs pondus par les femelles de 2 ans. Chez le Guillemot de Brunnich, les jeunes femelles inexpérimentées pondent des œufs contenant en proportion plus d'albumen que les œufs pondus par des femelles plus âgées (Hipfner *et al.*, 2003). Une variation de la composition de l'œuf selon l'ordre de ponte ne peut évidemment pas être observée dans cette espèce, où les femelles pondent un œuf unique.

Résultats et Discussion

	1 an	2 ans
Nombre d'œufs	16,00 ± 2,25	15,42 ± 2,12 <i>test t ; t₁₆ = 0,19 ; p = 0,87</i>
Latence (jours)	52,00 ± 3,48	43,92 ± 2,58 <i>test t ; t₁₆ = 1,83 ; p = 0,08</i>
Durée (jours)	31,00 ± 4,84	28,00 ± 4,59 <i>test t ; t₁₆ = 0,41 ; p = 0,69</i>
Masse œuf (g)	13,02 ± 0,16	13,37 ± 0,10 <i>GLMM ; F_{1,226} = 1,10 ; p = 0,29</i>
Volume œuf (cm ³)	6,02 ± 0,05	6,22 ± 0,04 <i>GLMM ; F_{1,225} = 0,19 ; p = 0,66</i>
Masse vitellus (g)	4,84 ± 0,09	4,91 ± 0,05 <i>GLMM ; F_{1,77} = 1,50 ; p = 0,18</i>
Masse albumen (g)	6,60 ± 0,13	6,81 ± 0,08 <i>GLMM ; F_{1,70} = 0,54 ; p = 0,46</i>
Masse coquille (g)	2,43 ± 0,14	2,18 ± 0,06 <i>GLMM ; F_{1,85} = 3,68 ; p = 0,06</i>
Concentration testostérone (pg/mg)	3,95 ± 0,21	3,55 ± 0,11 <i>GLMM ; F_{1,75} = 2,85 ; p = 0,10</i>
Quantité testostérone (ng)	16,86 ± 1,35	15,91 ± 0,74 <i>GLMM ; F_{1,75} = 4,26 ; p = 0,44</i>

Table II.D : Comparaison des caractéristiques de la ponte et des œufs selon l'âge de la femelle de perdrix grise. Les caractéristiques comparées sont le nombre d'œufs pondus, la latence entre la mise en couple et la ponte du premier œuf, la durée totale de la ponte, masse des œufs, leur volume, la masse du vitellus, celle de l'albumen, celle de la coquille, la concentration et la quantité de testostérone dans le jaune d'œuf.

Résultats et Discussion

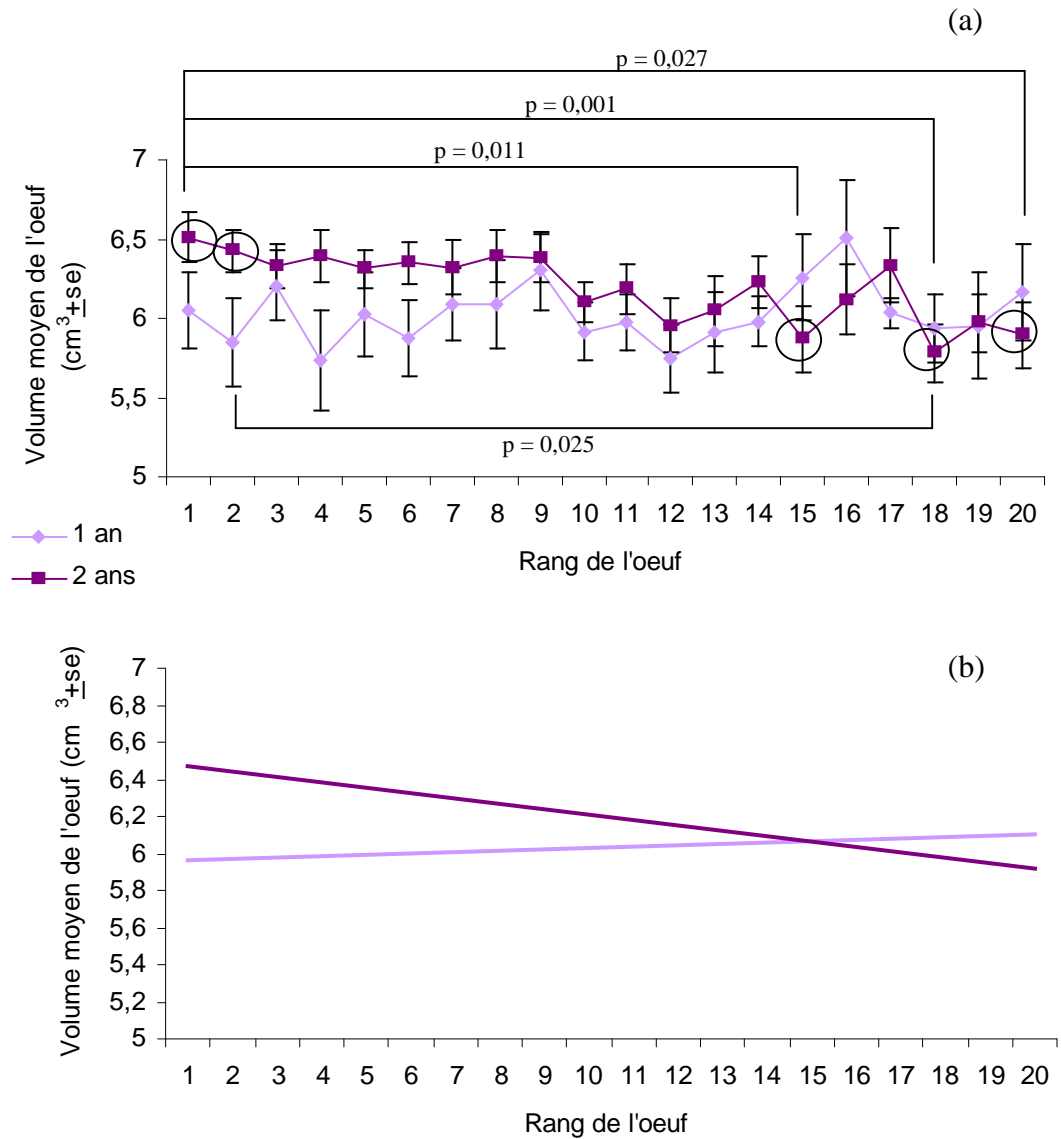


Figure II.G : Volume moyen de l'œuf selon le rang de ponte des œufs de perdrix. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni lorsqu'il montre une différence significative entre deux rangs, ici les différences n'apparaissent que lorsque la femelle a deux ans.

(a) Courbes obtenues à partir des données expérimentales

(b) Courbes de tendances générales

Résultats et Discussion

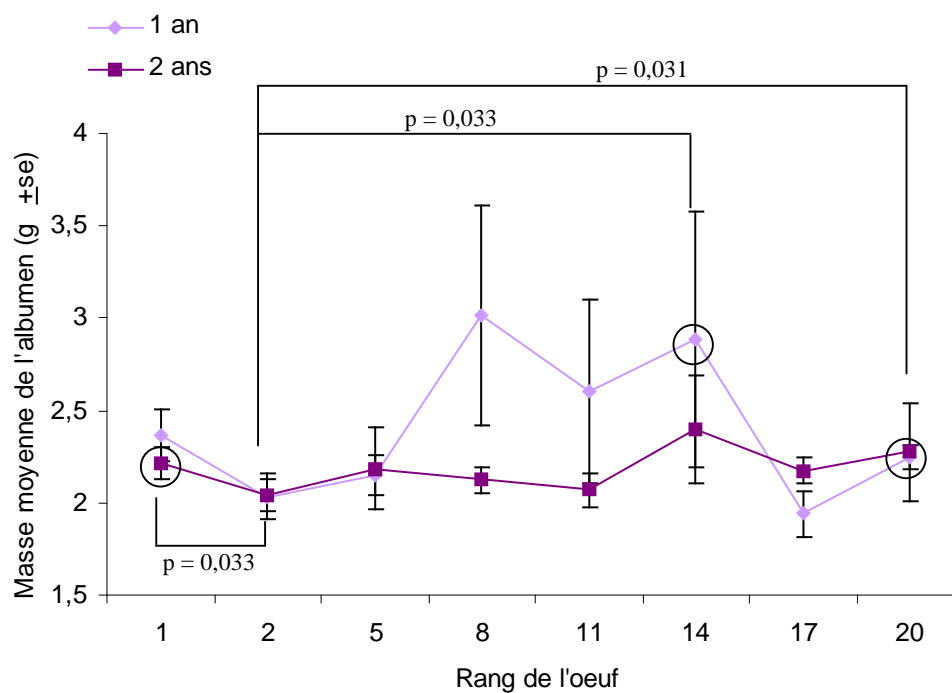


Figure II.H : Evolution de la masse moyenne de l'albumen avec le rang de ponte des œufs de perdrix selon l'âge des femelles. Les valeurs indiquées sont celles du test *post-hoc* de Bonferroni lorsqu'il montre une différence significative entre deux rangs. Ici, les différences observées sont avec le rang 2 des femelles de 1 an.

~

Conclusion

~

Conclusion

Ce chapitre tente de mettre en évidence l'effet du statut social du mâle sur l'allocation des ressources maternelles dans les œufs.

Chez le canari, les femelles sont exposées à des chants impliqués précédemment dans des interactions par recouvrement. Le statut du chant diffusé pendant la période de ponte, soit ayant recouvert (groupe R+), soit ayant été recouvert (groupe R-) par un autre chant, n'influence pas les caractéristiques mesurées des œufs, mis à part la masse du vitellus. Les femelles du groupe R+ pondent des œufs contenant plus de vitellus que les femelles du groupe R-.

Des études précédentes montrent que les femelles d'oiseau utilisent des informations obtenues par indiscretion pour choisir leur partenaire sexuel. Dans deux expériences sur le canari où les femelles pouvaient entendre une interaction de chants, elles préféraient le chant recouvrant au chant recouvert (Leboucher & Pallot, 2004), et ceci, principalement lors de la phase de fertilité de leur cycle reproducteur (Amy et al., 2008). Chez la mésange à tête noire, les femelles appariées à des mâles de haut rang ayant perdu une interaction de chant (c'est-à-dire dont le chant a été recouvert par un chant intrus diffusé), s'accouplaient plus fréquemment avec d'autres mâles que leur partenaire régulier : la proportion de nids contenant des jeunes dont le père n'était pas le partenaire régulier de la femelle était accrue (Mennill et al., 2002). D'un autre côté, les mâles recevant des diffusions de chant de soumission ou aucune diffusion de chant ne perdaient pas la paternité de leurs nids (Mennill et al., 2002). Perdre une interaction de chant par recouvrement peut avoir pour le mâle des conséquences importantes à long terme (Mennill et al., 2002). Chez le Rossignol Philomèle, les mâles appariés recouvrent plus souvent le chant de mâles intrus que les mâles restant sans partenaire toute la saison de reproduction (Kunc et al., 2006). Notre expérience montre qu'en plus d'influencer la formation des couples, l'indiscretion pourrait avoir un impact à long terme sur l'investissement maternel dans les œufs.

Chez la perdrix, chaque femelle avait été témoin, avant sa mise en couple de la dominance (groupe D+) ou de la subordination (groupe D-) de son partenaire à un autre mâle. Nous ne trouvons pas d'influence du mâle partenaire sur l'ensemble de nos femelles. Mais les femelles se reproduisant pour la première fois pondent des œufs contenant plus de testostérone lorsqu'elles sont appariées à des mâles dominants que lorsqu'elles sont appariées à des mâles subordonnés. Le statut du mâle semble donc influencer la quantité de testostérone déposée dans le vitellus chez les femelles se reproduisant pour la première fois, mais pas chez les

Conclusion

femelles plus âgées. Il semble que l'expérience change l'influence de la dominance sur l'allocation des ressources maternelles aux œufs.

Nous sommes à nouveau dans le cas de l'indiscrétion, mais cette fois-ci c'est la modalité visuelle qui entre en jeu, avec des interactions physiques entre les mâles. Chez la caille japonaise, les femelles témoins d'une interaction physique entre deux mâles préfèrent les perdants aux gagnants (Ophir & Galef, 2003). Elles semblent éviter le mâle dominant, qui est souvent aussi le plus agressif (Ophir *et al.*, 2005). Si, *a priori*, choisir des individus dominants pour s'apparier doit apporter des bénéfices directs et indirects aux femelles (Berglund *et al.*, 1996), il y a de plus en plus d'études qui montrent que les coûts de choisir un mâle dominant peuvent parfois en dépasser les bénéfices (revue dans Qvarnström & Forsgren, 1998) et donc que la stimulation positive qu'apporte un mâle de haut statut social peut ne pas être tellement évidente. L'expérience sexuelle joue un rôle fondamental dans l'évitement observé chez les cailles japonaises car elles apprennent que les parades et les comportements sexuels des mâles peuvent blesser les blesser en l'expérimentant (Ophir & Galef, 2004). Chez la perdrix, les comportements sexuels ne sont pas connus pour être dangereux. Mais les femelles peuvent apprendre, durant leur première année de reproduction, qu'un mâle de haut statut social peut être plus agressif qu'un autre. Être alors appariée à un mâle ayant montré de l'agressivité vis-à-vis d'un autre individu peut ne plus être une stimulation réelle.

Nos résultats montrent aussi que les femelles perdrix du groupe D+ pondent des œufs dont la masse diminue avec le rang de ponte. Une telle diminution n'est pas observée chez les femelles du groupe D-. Le fait d'être appariée avec un mâle dominant semble épuiser plus rapidement les réserves qui devraient être consacrées aux œufs. Nous observons aussi une diminution générale du volume de l'œuf avec le rang de ponte, quel que soit le rang du partenaire. Par contre, cette diminution n'existe que chez les femelles de deux ans. Les femelles se reproduisant pour la première fois pondent des œufs contenant de plus en plus d'albumen au fur et à mesure de la ponte, ce qui semble compenser la diminution du volume de l'œuf.

Nous trouvons, dans ce chapitre et le précédent, un effet du mâle sur la concentration de testostérone dans l'œuf chez la perdrix et sur la quantité de vitellus chez le canari. Pourquoi l'influence du partenaire n'entraîne-t-elle pas les mêmes modifications dans ces deux espèces ?

Conclusion

Chez la perdrix grise, les œufs sont tous pondus en une fois, contrairement au canari qui peut pondre ses œufs en trois couvées distinctes tout au long de la saison de reproduction (Pomarède, 1992). De plus, comme la perdrix grise est une espèce nidifuge, la proportion de vitellus de l'œuf est particulièrement élevée, comparée à celle des œufs d'une espèce nidicole comme le canari (Sotherland & Rahn, 1987, figure In.5.B p.29). Les femelles de perdrix grise ont donc une quantité importante de vitellus à produire en un court intervalle de temps, ce qui doit épuiser la totalité de leurs réserves. Une augmentation de la masse du vitellus ne doit pas être physiologiquement possible sans réduction de la taille de la ponte. La concentration de testostérone, par contre, est assez faible (une moyenne $4,01 \pm 0,13$ pg/mg dans ce travail de doctorat), comparée à celle retrouvée dans les œufs de canari (moyenne de $37,99 \pm 1,72$ pg/mg) et par conséquent plus facilement modulable.

La perdrix grise est une espèce précoce et les jeunes sortent de l'œuf bien développés. Ils sont capables de quitter le nid très rapidement et rencontrent donc assez vite les jeunes des couvées avoisinantes, avec lesquels ils entrent en compétition pour l'accès à la nourriture. L'augmentation de la concentration de testostérone du vitellus en réponse à la préférence pour le partenaire ou un statut social élevé de ce dernier peut avoir un effet positif sur le développement et le statut social des jeunes, ce qui augmenterait leur compétitivité vis-à-vis des autres couvées. L'augmentation de l'agressivité obtenue par des injections de testostérone chez des jeunes de mouette rieuse, semi-nidicoles, et de poule domestique, nidifuges (Groothuis & Meeuwissen, 1992, Ros et al., 2002, Young & Rogers, 1978), peut leur permettre d'élever leur statut social et ainsi, d'améliorer leur accès à la nourriture.

Chez le canari, une telle compétition inter nid n'existe pas. Les jeunes sont tout à fait incapables de sortir du nid durant les 15 premiers jours de leur vie, pendant lesquels ils sont totalement dépendants des soins parentaux. Ils sont soumis, par contre, à une forte compétition intra nid. Dans cette espèce, l'éclosion est asynchrone. La femelle commence à couvrir dès la ponte du premier œuf, contrairement aux femelles de perdrix grise. Il y a donc une différence de quelques jours entre les premiers et les derniers éclos. Ceux-ci sont plus petits et plus faibles que leurs aînés. Leur quémante alimentaire peut s'avérer inefficace comparée à celle des autres oisillons de la couvée. De leur côté, les premiers nés ne sont pas forcément mieux lotis : la femelle ne commence pas toujours le nourrissage dès la première éclosion. Ils doivent souvent attendre l'éclosion de l'œuf suivant pour commencer à être nourris. La préférence de la femelle pour son partenaire ou le fort statut social de ce dernier

Conclusion

entraîne la ponte d'œufs contenant plus de vitellus. Cette partie de l'œuf constitue la réserve énergétique principale de l'embryon. Elle peut aussi être utile après l'éclosion, car le reste de vitellus reste relié à l'estomac de l'oisillon éclos (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986). Cette réserve énergétique peut permettre aux premiers jeunes d'attendre le début du nourrissage et aux derniers éclos, que leurs aînés soient repus.

Chapitre III

*Les Signaux
supra optimaux
influencent-ils
l'allocation des ressources
dans les œufs ?*

Questo capitolo si concentra sugli **effetti di uno stimolo super normale** sull'allocazione di risorse nell'uovo nella femmina di canarino.

Secondo la teoria dei segnali onesti, le femmine selezionano i loro partner sulla base dei caratteri sessuali secondari e di segnali che riflettono in maniera onesta la qualità del maschio, e per estensione la sopravvivenza futura dei figli (Hasselquist et al., 1996). Nel canarino, le femmine sono sessualmente attratte da una frase particolare del canto del maschio, la cosiddetta frase A. Questa frase è composta da sillabe composite di due note, che coprono una larga banda di frequenza, 4 kHz, e prodotta con un ritmo veloce, almeno 15 sillabe al secondo (Vallet *et al.*, 1998, Vallet & Kreutzer, 1995). Le frasi sono al limite della capacità della specie (Draganoiu *et al.*, 2002). La frase G è detta "sopra ottimale" poiché è ancor più sessualmente attraente per le femmine. Questa frase tuttavia è impossibile da riprodursi per un canarino maschio (frequenza coperta di 6 kHz, ritmo di almeno 15 sillabe al secondo Draganoiu *et al.*, 2002).

Sapendo che la capacità di attrazione del maschio può influenzare l'allocazione di risorse nell'uovo (Kroodsma 1976, Leitner *et al.*, 2006), questo studio cerca di stimare l'effetto di uno stimolo sopra normale sull'investimento materno del canarino.

La sperimentazione ha compreso 38 femmine di canarini domestici che sono state sottoposte all'ascolto dei tre tipi di canto che contengono una frase F (Gruppo Controllo), A (Gruppo A) o G (gruppo G). Questi tre stimoli sono composti di sillabe complesse e rilasciati allo stesso ritmo di 16 sillabe al secondo. Solo la banda di frequenza coperta cambia: 2 kHz per la frase F, 4 kHz per la A e 6 kHz per la G.

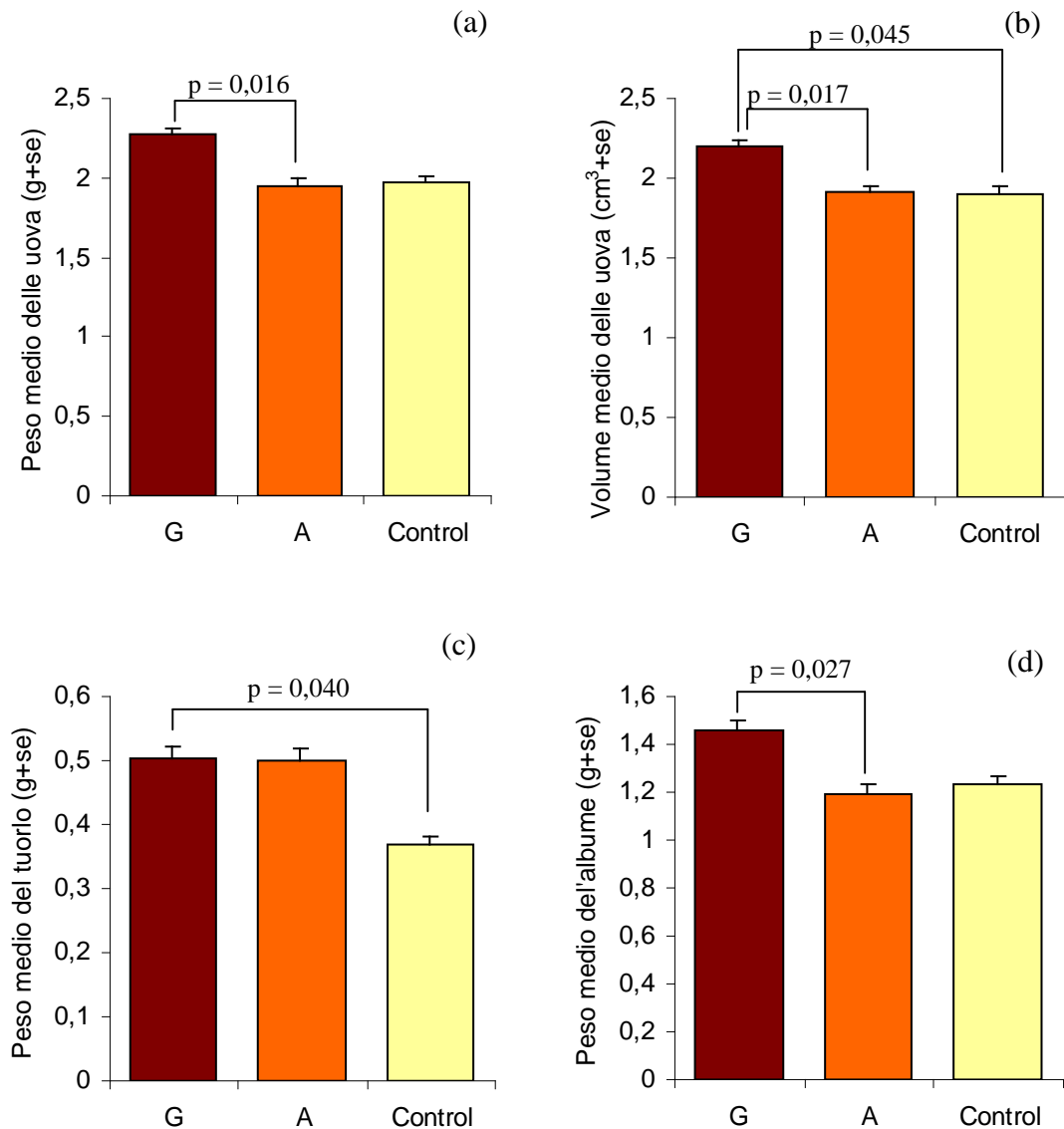
Ho ipotizzato che l'investimento delle femmine nella loro covata (numero di uova deposte, peso dell'uovo, del tuorlo, dell'albume e del guscio e anche concentrazione di testosterone nel tuorlo) aumenta con la banda di frequenza coperta per il canto emesso.

I risultati indicano che la frase G implica la deposizione di uova più grandi e pesanti e contenenti più tuorlo e albume che le frasi A e F (figura). La frase A non ha quest'effetto comparata alla frase F (figura).

La mancanza di effetto della frase A rispetto alla F può essere causata dalla grande vicinanza tra le due frasi: A è molto attraente, e F, moderatamente attraente.

La dimensione delle uova ha un impatto positivo sullo sviluppo e la sopravvivenza dei pulcini, tanto che potrebbe influenzare anche la sex-ratio. La teoria del figlio "sexy" prevede che i figli maschi, ereditando le caratteristiche attraenti del loro padre, siano prodotti in maggior percentuale da femmine accoppiate con un maschio attraente. Così, la femmina beneficerebbe di più della produzione di figli rispetto a figlie (Weatherhead

& Robertson, 1979). Nel nostro studio, non abbiamo potuto accertare il sesso degli embrioni, anche se la grande dimensione delle uova suggerisce l'eventualità che gli embrioni fossero prevalentemente di sesso maschile (Mead *et al.*, 1987, ma vedi anche Cunningham & Russell, 2001 e Parker, 2005).



Medie (a) del peso delle uova, (b) del volume delle uova, (c) del peso del tuorlo e (d) del peso dell'albume in 3 gruppi sperimentali: uova deposte da femmine di canarino che sentono i canti G (G), A (A) o F (Controllo).

~

Introduction

~

Selon la théorie du signal honnête, les femelles sélectionnent leurs partenaires sur la base de caractères sexuels secondaires et de signaux reflétant honnêtement la qualité du mâle, et par extension la survie des futurs jeunes (Hasselquist *et al.*, 1996). La taille corporelle, la couleur, les vocalisations, par exemple, peuvent être de bons indicateurs de la qualité individuelle et donc utilisés comme tels lors du choix de partenaire (Andersson, 1994, Bortolotti *et al.*, 2006). Chez les oiseaux chanteurs, la difficulté représentée par la production de syllabes variées fait de la taille des répertoires un indicateur honnête potentiel de la qualité du mâle (Gil & Gahr, 2002). L'intensité des productions vocales, la quantité de chants produits, la taille du répertoire, mais aussi le type de vocalisations émises sont autant d'indices de la qualité du mâle. Par exemple, chez le Bruant des marais, les femelles répondent plus aux chants dont les syllabes couvrent une large bande de fréquence et sont émises à un tempo rapide, et donc s'approchant des performances vocales à la limite des capacités de l'espèce (Ballentine *et al.*, 2004).

De la même manière, les femelles canari préfèrent les chants contenant des syllabes complexes, composées de plus d'une note, à ceux ne contenant que des syllabes simples (Pasteau *et al.*, 2004). Les femelles sont particulièrement attirées par les phrases composées de syllabes à deux notes, comme les phrases A, appelées aussi phrases "sexy". Ces syllabes attractives couvrent une large bande de fréquence, 4 kHz environ, et sont produites à un tempo rapide, d'au moins 15 syllabes par seconde (Vallet *et al.*, 1998, Vallet & Kreutzer, 1995). Leur production nécessite l'utilisation des deux syrinx et est coûteuse en énergie (Suthers *et al.*, 2004, Vallet *et al.*, 2006). Selon la théorie du signal honnête, la production de telles syllabes refléterait la bonne santé du mâle.

Les phrases A sont à la limite des capacités du canari (Draganoiu *et al.*, 2002). La production de ces phrases dépend de la qualité génétique du mâle et de l'environnement dans lequel il s'est développé, aussi bien que de son actuelle condition physique. Par exemple, un canari mâle, infecté par la malaria pendant son développement, produira des chants plus simples à l'âge adulte, comparé aux chants des individus non infectés (Spencer *et al.*, 2005).

Introduction

Sur cette base, une étude a montré l'existence d'un biais sensoriel des femelles pour les larges bandes de fréquence : elles montrent des préférences marquées pour une phrase impossible à produire naturellement pour un mâle canari. Cette phrase a les caractéristiques de la phrase A (un tempo d'au moins 15 syllabes par seconde), mais couvre une bande de fréquence de 6 kHz, c'est la "phrase G" (Draganoiu *et al.*, 2002). Cette combinaison de largeur de bande de fréquence et de rythme d'émission n'est jamais produite naturellement par le canari. Ce signal exagéré, supra optimal, entraîne un taux de réponse très élevé de la part des femelles (Draganoiu *et al.*, 2002). De plus, elles montrent une préférence pour les rythmes les plus rapides lorsque la largeur de fréquence est fixée, et pour la plus large bande de fréquence lorsque c'est le tempo qui est fixe.

Dans toutes ces expériences, les préférences des femelles ont été mesurées par le nombre de PSA qu'elles produisaient. Nous nous demandons ici si cette forte attraction sexuelle pour un signal exagéré entraîne aussi un investissement maternel accru.

Nous savons déjà que l'attractivité du mâle peut influencer l'investissement de la femelle dans ses œufs. Par exemple, chez le canari, la taille du répertoire modifie le nombre d'œufs pondus (Kroodsma, 1976), la complexité du chant influence la masse des œufs (Leitner *et al.*, 2006), les phrases attractives augmentent le taux de testostérone du vitellus de l'œuf (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004, mais Marshall *et al.*, 2005 ne retrouve pas ce résultat).

Cette étude va donc utiliser différentes caractéristiques des œufs pour estimer l'influence de stimulations exagérées sur l'investissement maternel chez le canari et répondre à la question suivante : un signal exploitant probablement un biais sensoriel de la femelle canari (Draganoiu *et al.*, 2002, Endler & Basolo, 1998, Ryan, 1998) et déjà connu pour être attractif sexuellement, peut-il aussi accroître l'investissement prénatal des femelles ?

Pour cela, les effets de différents chants de mâles sur la ponte et les caractéristiques des œufs pondus vont être mesurés. Les femelles expérimentales seront soumises à la diffusion de trois types de chants contenant des phrases F, A ou G. Ces trois stimuli sont composés de syllabes complexes (à deux notes) et

Introduction

émises au même tempo de 16 syllabes par seconde. Les phrases F couvrent une bande de fréquence de 2 kHz et sont utilisées en tant que chants témoins, parce que ces vocalisations, assez attractives pour les femelles, sont largement émises par une grande partie des mâles lors de la saison de reproduction. Une proportion plus faible de canaris mâles produit aussi des phrases A (Vallet *et al.*, 2006), couvrant une bande de fréquence plus large, de 4 kHz. Ces phrases, à la limite des capacités de l'espèce, sont notre premier stimulus expérimental. Enfin, nous utiliserons un second stimulus expérimental : la phrase G. Comme expliqué précédemment, ce type de phrase n'est pas produit naturellement et est au-delà des capacités de l'espèce.

Nous posons l'hypothèse que l'investissement général des femelles dans leur couvée (nombre d'œufs pondus, masse des œufs, masse du vitellus, de l'albumen et de la coquille et aussi concentration de testostérone dans le vitellus) augmente avec la bande de fréquence du chant diffusé. Donc, nous pensons que les femelles auxquelles sont diffusées des phrases G vont pondre plus d'œufs et avec un plus faible temps de latence que les femelles soumises aux phrases A ou F. Le poids et le volume des œufs, ainsi que les poids des différents constituants de l'œuf seront supérieurs lorsque les femelles entendront des phrases G que des phrases A ou F. Nous attendons aussi un accroissement de la concentration ou de la quantité de testostérone dans le jaune d'œuf avec la largeur de bande de fréquence, comme cela à déjà été trouvé dans des études précédentes (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004).

~

Matériel et Méthode

~

L'expérience porte sur 38 femelles de canari domestique, appartenant au stock du LECC (UPO, France). Elle s'est déroulée, pour des raisons techniques, en quatre sessions (du 24 mai au 23 juin 2006, du 13 août au 22 octobre 2006, du 11 juin au 16 juillet 2007 et du 10 octobre au 25 novembre 2007). Les conditions des différentes sessions étaient exactement les mêmes.

Dispositif expérimental

Les femelles ont été placées dans des cages individuelles contenant tout le matériel nécessaire à la fabrication du nid et à la ponte des œufs (nid de plastique, charpie, os de seiche...). Ces cages ont été mises deux par deux dans des caissons d'isolation acoustique pour éviter que les femelles ne puissent entendre d'autres chants mâles que ceux diffusés pour l'expérience, tout en évitant leur isolement social.

Une semaine avant le début des diffusions, la photopériode a été passée en JL. Puis, jusqu'à la fin de la ponte, les chants expérimentaux ont été diffusés dans les caissons d'isolation acoustique pendant deux heures, deux fois par jour. Trois groupes expérimentaux ont été formés selon le type de chant diffusé aux femelles. Les femelles du groupe Contrôle (N=10) ont entendu des chants de type F (contenant une phrase F), les femelles du groupe A (N=16), des chants de type A (contenant une phrase A) et les femelles du groupe G (N=12), des chants de type G (contenant une phrase G).

Chants expérimentaux

Les chants expérimentaux ont été fabriqués à partir de notes provenant de la banque de données du LECC (UPO, France), à l'aide du logiciel SasLab®, v.3.74. Les diffusions sont composées de séquences de chant entrecoupées de silences. Une séquence dure 2 minutes et contient 6 répétitions du chant expérimental, de type F, A ou G, séparés deux à deux par 12 secondes de silence (figure III.A). Ces chants, d'une durée de six secondes, commencent par 0,75 s de notes introductives, suivies de 1,5 s de la phrase testée, puis de 3,75 s de notes de

conclusion. Les notes utilisées sont différentes pour chaque chant fabriqué. Les phrases testées sont composées de syllabes complexes à 2 notes, émises à un tempo de 16 syllabes par seconde et couvrant une bande de fréquence variable (2 kHz pour les phrases F, 4 kHz pour les A et 6 kHz pour les G, voir figure III.A).

Collecte des données

Dès la ponte du premier œuf et pendant toute la durée de la ponte, les œufs ont été récupérés chaque matin, numérotés, pesés, mesurés et remplacés par des œufs en plastique. Les œufs factices stimulent les femelles à couvrir normalement sans pondre d'œufs de remplacement. Les différents composants des œufs récoltés sont séparés selon le protocole décrit dans la méthode générale (pp.74-75) et le vitellus, l'albumine et la coquille sont pesés. Une partie du vitellus est envoyée au CEBC (CNRS, France) pour doser la concentration en testostérone.

Statistiques

Le traitement testé correspond au type de chant diffusé pendant la période de ponte, contenant une phrase F (groupe contrôle), A (groupe A) ou G (groupe G). Les caractéristiques de la ponte sont comparées entre les trois traitements par une ANOVA.

Dans les GLMM comparant les caractéristiques des œufs (détails du test statistique dans les matériels et méthodes généraux, p.77), les facteurs fixes sont le traitement et le rang de l'œuf. Le seul facteur aléatoire est la couvée(traitement).

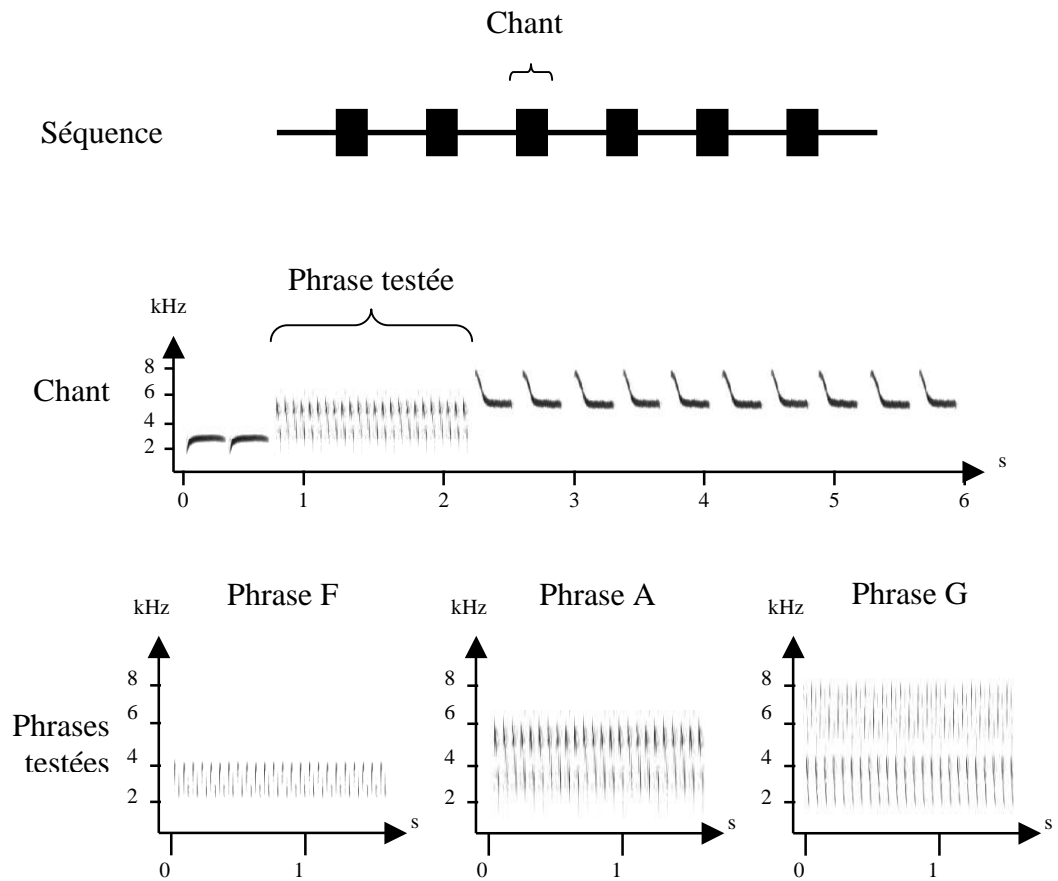


Figure III.A : Composition d'une séquence de chants.

Une séquence (120 s) est formée de 6 répétitions d'un chant (6 s), avec 12 s d'intervalle entre deux répétitions. Un chant est composé de 2 notes introductives (0,75 s) et 10 notes conclusives (3,75 s), encadrant 24 syllabes complexes à 2 notes, couvrant un empan fréquentiel de 2 à 6 kHz avec un tempo de 16 syllabes par secondes sur une durée de 1,5 s.

~

Résultats et Discussion

~

Effets du supra-stimulus sur la ponte des œufs

Le nombre d'œufs pondus et la latence avant la ponte du premier œuf ne diffèrent statistiquement pas entre les groupes expérimentaux (table III.A). Concernant la latence de ponte, la probabilité d'erreur de premier type n'est que de 0,07 %. On ne peut donc pas parler de différence significative entre les groupes, mais peut-être d'une tendance des femelles du groupe G à pondre plus rapidement, un peu plus de 14 jours après le changement de photopériode contre plus de 25 jours pour les autres groupes (figure III.B).

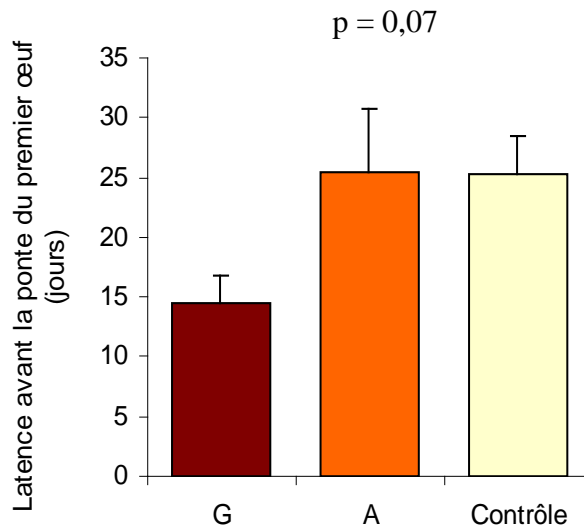


Figure III.B : Latences moyennes entre le changement de photopériode (passage en JL) et la ponte du premier œuf par des femelles canari soumises à la diffusion de chant contenant des phrases G (groupe G), A (groupe A) ou F (groupe Contrôle).

La valeur indiquée est celle de l'analyse de variance entre les trois groupes.

Résultats et Discussion

	G	A	F
Nombre d'œufs	3,45 ± 0,47	4,00 ± 0,47	4,20 ± 0,49
	<i>ANOVA ; F₂ = 0,60, p = 0,56</i>		
Latence (jours)	14,43 ± 2,42	25,40 ± 5,39	25,25 ± 3,17
	<i>ANOVA ; F₂ = 3,21 ; p = 0,07</i>		
Masse œuf (g)	2,27 ± 0,04	1,95 ± 0,05	1,97 ± 0,04
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 5,55 ; p = 0,01</i>		
Volume œuf (cm ³)	2,19 ± 0,04	1,91 ± 0,04	1,90 ± 0,04
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 5,94 ; p = 0,01</i>		
Masse vitellus (g)	0,50 ± 0,02	0,50 ± 0,02	0,37 ± 0,01
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 3,91 ; p = 0,03</i>		
Masse albumen (g)	1,46 ± 0,04	1,19 ± 0,04	1,23 ± 0,03
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 4,46 ; p = 0,02</i>		
Masse coquille (g)	0,26 ± 0,03	0,20 ± 0,01	0,19 ± 0,01
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 1,45 ; p = 0,26</i>		
Concentration testostérone (pg/mg)	38,15 ± 5,78	62,66 ± 10,36	36,89 ± 5,70
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 1,04 ; p = 0,37</i>		
Quantité testostérone (ng)	20,08 ± 3,28	33,12 ± 6,15	12,58 ± 1,41
	<i>GLMM ; F_{2,22} = 1,27 ; p = 0,30</i>		

Table III.A : Comparaison des caractéristiques de la ponte et des caractéristiques des œufs selon le chant diffusé à des femelles de canari domestique. Les caractéristiques comparées sont le nombre d'œufs pondus, la latence entre le passage en JL et la ponte du premier œuf, la masse des œufs, leur volume, la masse du vitellus, celle de l'albumen, celle de la coquille, la concentration et la quantité de testostérone dans le jaune d'œuf.

Effets du supra-stimulus sur les caractéristiques des œufs

L'analyse de variance utilisant le modèle GLMM ne fait pas apparaître de différence significative entre les groupes testés pour la masse de la coquille (table III.A, figure III.C). Par contre, l'étude statistique met en évidence un effet du chant diffusé sur la masse et le volume des œufs, ainsi que sur les masses du vitellus et de l'albumen (table III.A). Le test *post-hoc* de Bonferroni nous permet de constater que les femelles soumises à l'écoute de chant de type G pondent des œufs plus lourds, plus volumineux et ayant une plus grande masse d'albumen que les œufs pondus par les femelles écoutant des chants de type A (figure III.C). Les femelles du groupe G pondent des œufs plus volumineux et avec un vitellus plus massif que les femelles du groupe Contrôle (figure III.C). Par contre, aucune différence significative n'est mise en évidence entre les œufs pondus par le groupe A et ceux pondus par le groupe Contrôle. Le tempo du chant du mâle est un facteur influençant positivement la taille de l'œuf. Chez tyran tritri, par exemple, le tempo du chant du mâle est corrélé positivement à la taille de l'œuf de sa partenaire (Murphy *et al.*, 2008). Leitner *et al.* (2006) a retrouvé ce résultat chez le canari en comparant l'effet de phrases A à celui de phrases non-attractives. Par contre, Tanvez *et al.* (2004) n'a pas réitéré ce résultat en comparant des femelles exposées à des phrases A et des femelles exposées à des phrases faiblement attractives. Cette ambiguïté suggère que la différence des stimuli est primordiale pour détecter un effet sur la taille des œufs. L'attractivité intrinsèque de la phrase F composée de syllabes complexes émises à un tempo élevé et utilisée dans notre expérience comme stimulus contrôle, pourrait avoir réduit l'impact relatif de la phrase A sur l'investissement maternel dans les œufs.

La phrase G peut être considérée comme un stimulus supra optimal. Cette phrase supranaturelle attire fortement les femelles, probablement parce qu'elle est au-delà des capacités de l'espèce (Podos, 1997) et exploite un biais sensoriel des femelles (Endler & Basolo, 1998; Ryan, 1998) pour les larges bandes de fréquence (discussion dans Draganoiu *et al.*, 2002). Utiliser un tel stimulus nous permet d'exposer les femelles à une situation réellement favorable au regard de

l'hypothèse de l'allocation différentielle (Burley, 1988, Sheldon, 2000). Selon cette hypothèse, les femelles allouent plus de ressources à leurs œufs lorsque la qualité de leur partenaire est élevée (Burley, 1988, Sheldon, 2000), ce qui peut améliorer la survie de leurs jeunes et qui peut compenser un plus faible investissement, assez courant chez les mâles attractifs (Navara *et al.*, 2006a). Par exemple, chez le canard et le diamant mandarin, les femelles ayant copulé avec un mâle attractif pondent de plus gros œufs (Cunningham & Russel, 2000, Rutstein *et al.*, 2004). Nos résultats concordent donc avec ceux de ces précédentes études.

Des travaux réalisés dans notre laboratoire (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004) nous laissaient penser que la concentration de testostérone augmenterait avec la bande de fréquence, et donc l'attractivité, du stimulus. Pourtant, l'étude statistique ne montre aucun effet de la stimulation sur la concentration ou la quantité de testostérone (table III.A, figure III.C). Nos résultats se rapprochent par conséquent de ceux de Marshall *et al.* (2005). Dans son étude, les chants attractifs n'induisent pas d'augmentation de la concentration de testostérone dans le vitellus, mais seulement une augmentation détectable dans les fèces des femelles. Les causes d'un tel phénomène doivent se trouver au sein de paramètres physiologiques qui sont loin d'être parfaitement compris (Balthazart, 2007). Malgré cela, et parce que deux études antérieures, montrant un effet du chant sur le dépôt de testostérone dans les œufs (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004), ont été menées dans notre laboratoire, nous pouvons tenter une explication.

Dans la première étude (Gil *et al.*, 1999), les chants attractifs étaient plus longs et plus variés que les chants témoins. Ils contenaient des phrases attractives, alors que les chants témoins avaient été choisis parmi les phrases les plus éloignées de signaux sexuels. Le but de cette expérience n'était pas de déterminer quelles caractéristiques exactes du chant étaient responsables du dépôt de testostérone par les femelles, mais de prouver l'existence d'un biais physiologique chez la femelle dépendant de la qualité du chant (Gil *et al.*, 1999).

La deuxième étude (Tanvez *et al.*, 2004) avait pour but d'étudier l'effet de la phrase A sur la déposition d'androgènes. Dans cette expérience, la longueur et la diversité des chants étaient strictement contrôlées et équivalentes dans les chants

Résultats et Discussion

attractifs et témoins, la seule différence entre les deux étant la présence ou non de phrases attractives. Les femelles exposées aux chants attractifs pondaient des œufs avec deux fois plus de testostérone que les femelles acoustiquement isolées. Les femelles soumises à des chants non attractifs avaient des taux intermédiaires, même si les différences entre les femelles exposées à des chants attractifs ou non attractifs n'étaient pas significatives.

L'ensemble de ces résultats montre fortement que les chants attractifs augmentent la déposition de testostérone dans l'œuf, mais que l'ampleur de cet effet dépend du contraste entre les stimuli étudiés.

Résultats et Discussion

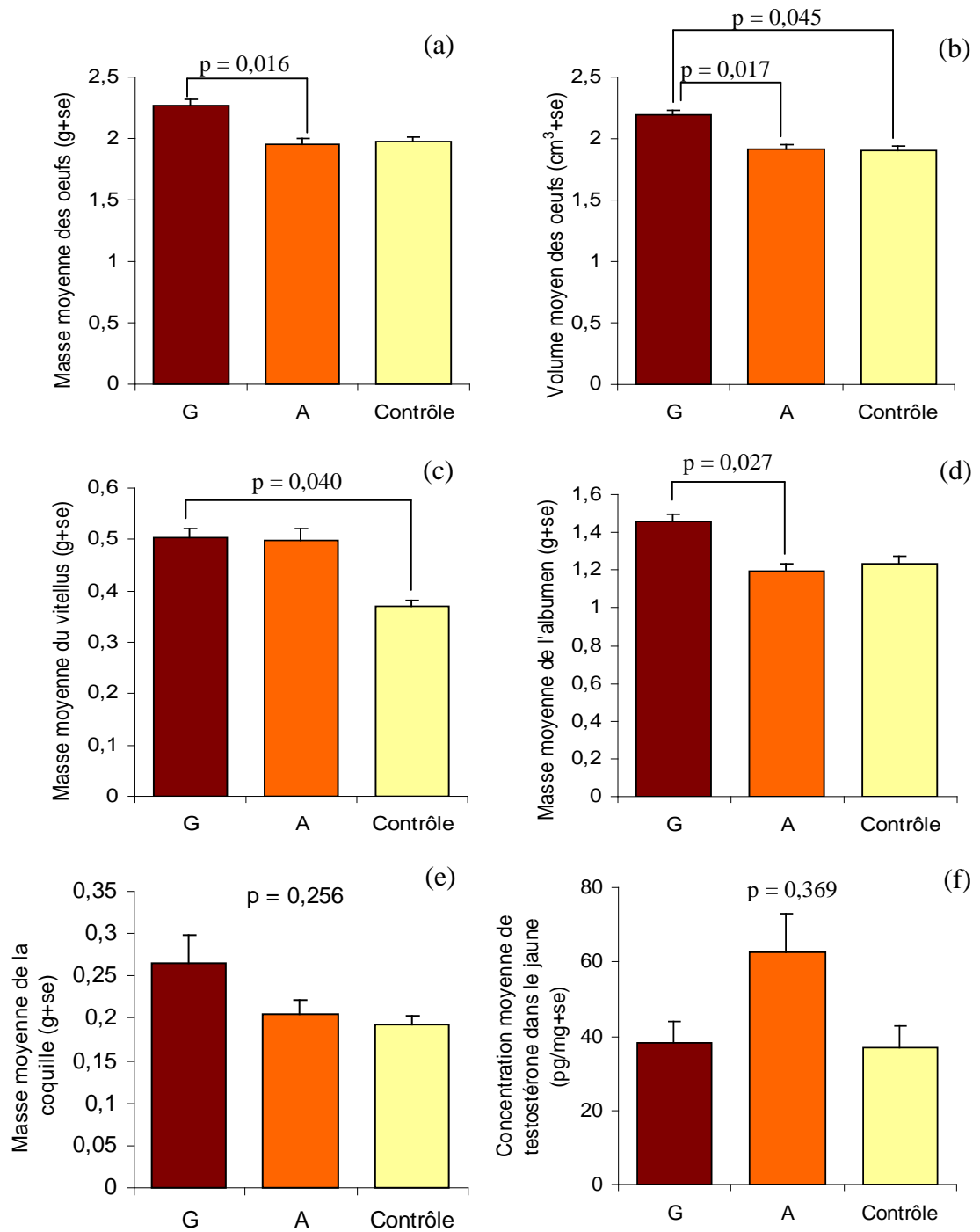


Figure III.C : Moyennes (a) de la masse des œufs, (b) du volume des œufs, (c) de la masse du vitellus, (d) de la masse de l'albumen, (e) de la masse de la coquille, (f) de la concentration de testostérone dans le vitellus et différences significatives entre les 3 groupes expérimentaux : œufs pondus par des canaris femelles ayant entendus des chants contenant des phrases G (G), A (A) ou F (Contrôle) pendant leur période de ponte. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni lorsqu'une différence significative a été trouvée entre deux groupes et celle de l'analyse imbriquée de variance utilisant le GLMM dans le cas contraire.

~

Conclusion

~

Conclusion

Cette étude a été menée pour déterminer dans quelle mesure l'ambiance sonore de la femelle pendant la ponte, influence la qualité des œufs, considérée comme un indicateur fiable de l'investissement maternel chez le canari.

Nous avons mesuré les effets de trois types de chants sur l'allocation de ressources dans les œufs : (a) des chants supranaturels et extrêmement attractifs, contenant des phrases G, (b) des chants naturellement produits par les canaris mâles et hautement attractifs contenant des phrases A, (c) des chants Contrôles, contenant des phrases F, moins attractives que les phrases A.

Notre hypothèse est que l'investissement maternel général est augmenté par l'attractivité du chant, ici déterminée par la largeur de bande de fréquence couverte par le chant entendu puisque le rythme d'émission des syllabes est fixé à 16 syllabes par seconde pour tous les chants. De ce fait, nous attendions des femelles exposées à l'écoute de phrases G, la ponte de plus nombreux œufs, plus lourds et plus volumineux que les œufs pondus par les femelles entendant des phrases A ou F.

Les résultats indiquent que le stimulus supra naturel que représente la phrase G entraîne la ponte d'œufs plus gros et plus lourds et contenant plus de vitellus et d'albumen que les stimuli naturels que représentent les phrases A, attractives, et les phrases F, nos phrases contrôles, moins attractives. La phrase A n'a pas cet effet vis-à-vis des phrases contrôles.

L'absence d'effet de la phrase A comparée à la phrase F peut être due à une trop grande proximité entre les deux phrases, la A étant très attractive, et la F, modérément attractive.

Dans quelle mesure ces variations de la composition des œufs ou de leur poids peuvent-elles affecter la survie des jeunes ? Beaucoup d'études (revues de Williams, 1994 et Christians, 2002; voir aussi des articles plus récents : Arnold *et al.*, 2006, Silva *et al.*, 2008) ont montré l'impact positif de la taille de l'œuf sur l'éclosion et sur la survie des oisillons. De plus, selon la théorie du "fils sexy", les

Conclusion

femelles tirent profit de l'accouplement avec des mâles attractifs parce que leurs fils héritent des traits de leur père qui les rendraient attractifs. Dans ce cas, les femelles semblent tirer un plus grand bénéfice de la production de fils que de filles (Weatherhead & Robertson, 1979). Des études précédentes suggèrent que les femelles peuvent augmenter le taux de mâles de leurs couvées selon leur perception de l'attractivité de leur partenaire (Burley, 1986, Ellegren *et al.*, 1996, Sheldon *et al.*, 1999). Dans notre étude, nous n'avons aucune indication du sexe des embryons virtuels. Malgré l'existence d'expériences montrant qu'une relation peut exister entre la taille de l'œuf et le sexe de l'embryon (Mead *et al.*, 1987 ; mais voir aussi Cunningham & Russel, 2001 et Parker, 2005), nous ne pouvons pas affirmer que les femelles exposées à des phrases G durant leur période de ponte produisent des œufs plus gros qui vont donc donner naissance à des mâles. Mais ce que nous pouvons affirmer est que, au vu de cette expérience et d'expériences antérieures (Gil *et al.*, 1999, Gil *et al.*, 2004, Marshall *et al.*, 2005, Tanvez *et al.*, 2004), il semble que les caractéristiques physiques des œufs (masse, volume, masse des différents composants) ne soient pas affectées par les mêmes stimuli que le dépôt d'hormone (ici, la testostérone) par la femelle dans l'œuf. L'augmentation de la bande de fréquence entre les phrases F, A et G n'a aucun effet sur la concentration en testostérone du jaune d'œuf, mais un effet sur la masse de l'œuf, son volume et sa composition. Et le passage d'un chant non attractif ou de l'absence de chant à un chant attractif entraîne une augmentation de la déposition de la testostérone dans le vitellus, mais n'influence pas le poids de l'œuf, son volume ou la masse de ses constituants (Gil *et al.*, 1999, Tanvez *et al.*, 2004).

Conclusion

Chapitre IV

*L'ordre de ponte
influence-t-il
l'allocation des ressources
dans les œufs ?*

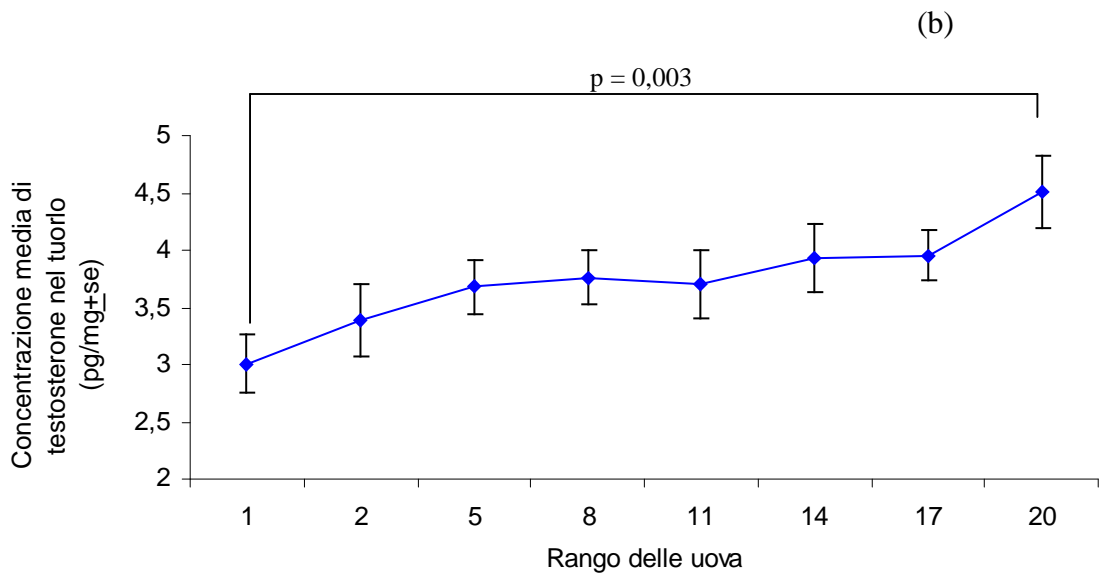
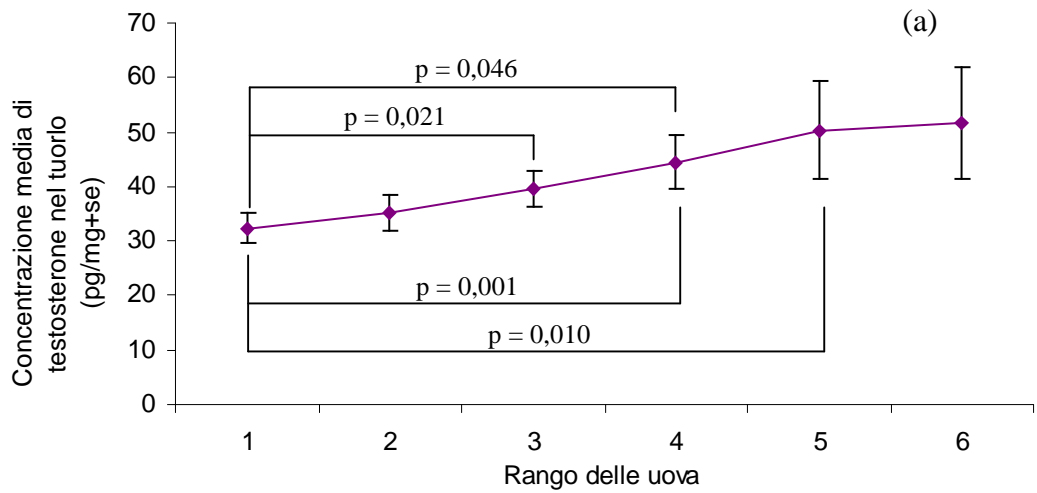
Capitolo IV - Riassunto

Questo capitolo esamina la **concentrazione di Testosterone in funzione del rango** di deposizione delle uova. L'aumento della concentrazione di testosterone nel tuorlo delle ultime uova della covata è regolarmente osservato nel canarino (Schwabl, 1993, Tanvir *et al.*, 2008) e in altre specie, come il cuculo guira, il balestruccio, il gabbiano comune o l'ittero alirosse (Lipar & Ketterson 2000, Eising *et al.* 2001, Gil *et al.*, 2005, Cariello *et al.*, 2006). Questi risultati sono confermati in questo dottorato, sia nel canarino (figura) che nella starna.

I meccanismi di deposizione di testosterone nelle uova sono ancora poco conosciuti. Nel pollo, la concentrazione di testosterone del follicolo aumenta lentamente durante la formazione delle uova (Bahr *et al.*, 1983). Pertanto, le ultime uova prodotte sono esposte a delle concentrazioni di testosterone più elevate che le prime uova. Inoltre, i follicoli che si sviluppano per ultimi sono potenzialmente più esposti al testosterone dei primi follicoli, più avanzati nel loro sviluppo.

La tendenza all'aumento della testosterone nelle ultime uova potrebbe compensare in parte l'asincronia della schiusa in una specie come il canarino (Schwabl, 1993). I giovani ultimi nati, più piccoli e più deboli rispetto ai primi nati, potrebbero non ottenere cibo sufficiente dai genitori. Elevati livelli di testosterone nelle ultime uova possono compensare questa debolezza grazie ai numerosi effetti sullo sviluppo embrionale (per i riferimenti, si veda la tabella in tesi IN.8.A, pagine 47-48).

I benefici che possono derivare da un tale sviluppo dei giovani canarini sembrano meno chiari per la starna, che è specie con schiusa sincrona. In queste specie a prole atta che depone un elevato numero di uova, come la maggior parte dei galliformi, il meccanismo e l'eventuale valore adattativo di un'allocazione differenziale di ormoni nella numerosa covata è ancora tutto da chiarire



Concentrazione media di testosterone nel tuorlo in funzione del rango delle uova di (a) canarino o di (b) starna.

~

Chez le canari domestique

~

Une augmentation de la concentration de testostérone du vitellus au fur et à mesure de la ponte est couramment observée chez le canari (Schwabl, 1993, Tanvez *et al.*, 2008) et chez d'autres espèces, comme le Guirra cantara, l'hirondelle de fenêtre, la mouette rieuse ou encore le carouge à épaulette (Lipar & Ketterson, 2000 ; Eising *et al.*, 2001 ; Gil *et al.*, 2005 ; Cariello *et al.*, 2006).

Dans toutes les expériences de cette thèse de doctorat, l'ordre de ponte influence la concentration de testostérone du vitellus (GLMM, Chapitre I : $F_{4,52} = 3,108$, $p = 0,023$; Chapitre II : $F_{5,33} = 6,257$, $p = 0,001$; Chapitre III : $F_{5,64} = 2,416$, $p = 0,045$, figure IV.A)

Les mécanismes du dépôt de testostérone dans les œufs sont encore mal connus. Mais chez la poule domestique, la concentration de testostérone dans le follicule augmente lentement pendant la formation des œufs (Bahr *et al.*, 1983). Par conséquent, les derniers œufs pondus sont exposés à des concentrations de testostérone plus fortes pendant leur formation que les premiers œufs. De plus, les follicules se développant tardivement reçoivent potentiellement de la testostérone provenant des follicules voisins, plus avancés dans leur développement.

Cette évolution semble compenser en partie l'asynchronisme des éclosions des œufs (Schwabl, 1993). Les jeunes issus des derniers œufs éclos se retrouvent en compétition avec des frères et sœurs plus âgés. La quémante alimentaire des derniers-nés peut s'avérer inefficace au regard de celle des plus âgés, portées par une taille et une masse plus imposante. L'élévation du taux de testostérone dans les derniers œufs pondus pourrait compenser cette disparité. Les effets de cette hormone sur le développement embryonnaire concernent autant les femelles que les mâles. La testostérone de l'œuf peut diminuer la période d'incubation, accélérer le développement embryonnaire (allant jusqu'à avancer l'éclosion d'un jour) et augmenter la masse corporelle du jeune. Elle aide au développement du complexe, et facilite ainsi l'éclosion et la quémante alimentaire. Elle rend les jeunes plus prompts à quémander à l'arrivée de l'adulte et les pousse à allonger le

temps de quémante (pour les références bibliographiques, se reporter à la table IN.8.A, pages 47-48).

Concernant la quantité de testostérone, cette fois, la même évolution est retrouvée dans deux des expériences. Dans les chapitres I et II, nos résultats statistiques montrent une élévation de la quantité de testostérone avec le rang de ponte (GLMM, Chapitre I : $F_{4,51} = 5,014$, $p = 0,002$; Chapitre II : $F_{5,33} = 4,801$, $p = 0,002$), mais pas dans le chapitre III où le résultat n'est pas significatif (GLMM, $F_{5,64} = 0,964$, $p = 0,447$, figure IV.A). Comment se fait-il que la quantité de testostérone puisse rester stable alors que la concentration augmente ?

Dans cette dernière expérience, nous obtenons un résultat moins attendu : les femelles pondent des œufs contenant de moins en moins de vitellus quel que soit leur groupe expérimental (GLMM, Rang de l'œuf : $F_{5,64} = 2,692$, $p = 0,029$, figure IV.A). Comme la quantité de testostérone est calculée par le produit de la masse du vitellus et de la concentration de testostérone dans le vitellus, cela explique qu'elle reste stable au cours de la ponte (figure IV.A).

Le sixième œuf est un œuf rarement pondu. Le nombre d'œufs qu'une femelle est capable de pondre est corrélé à ses réserves protéiques (Houston *et al.*, 1983), il est donc fort probable que les femelles réussissant à pondre un sixième œuf y mettent les dernières réserves énergétiques possibles. Cela explique les chutes de concentration et quantité de testostérone et de masse vitellus observées concernant cet œuf. Notre modèle statistique est suffisamment solide pour que, même en ôtant du modèle statistique le sixième œuf, les résultats restent similaires.

Aucune interaction entre le traitement et le rang de l'œuf n'est mise en évidence par le test statistique. Toutes les femelles, quel que soit le type de chant qu'elles entendaient, suivent la même évolution.

La comparaison des données des trois expériences réalisées sur le canari domestique est réalisée avec le même modèle statistique utilisé dans chaque expérience, mais en prenant le numéro de l'expérience en tant que traitement. Le

Chapitre IV

type d'expérience ne joue ni sur la concentration de testostérone dans les œufs, ni sur sa quantité, ni sur la masse de vitellus (GLMM, Traitement, Concentration : $F_{2,59} = 1,571$, $p = 0,216$; Quantité : $F_{2,59} = 1,224$, $p = 0,301$; Vitellus : $F_{2,59} = 2,340$, $p = 0,105$). Par contre, on retrouve un effet général du rang de l'œuf sur la concentration et la quantité de testostérone, mais pas sur la masse du vitellus (GLMM, Rang, Concentration : $F_{5,291} = 5,116$, $p < 0,001$; Quantité : $F_{5,285} = 2,741$, $p = 0,019$, Vitellus : $F_{5,286} = 0,844$, $p = 0,520$). Les interactions entre le traitement et le rang de l'œuf ont été ôtées du modèle car elles n'étaient pas significatives. Le test *post-hoc* de Bonferroni indique que les concentrations de testostérones des œufs de rang 1 et 2 sont significativement supérieures à celles des œufs de rangs 4 et 5 et que les quantités de testostérone des œufs de rang 1 et 2 sont significativement supérieures à celles des œufs de rangs 5 (figure IV.B).

Chez le canari domestique

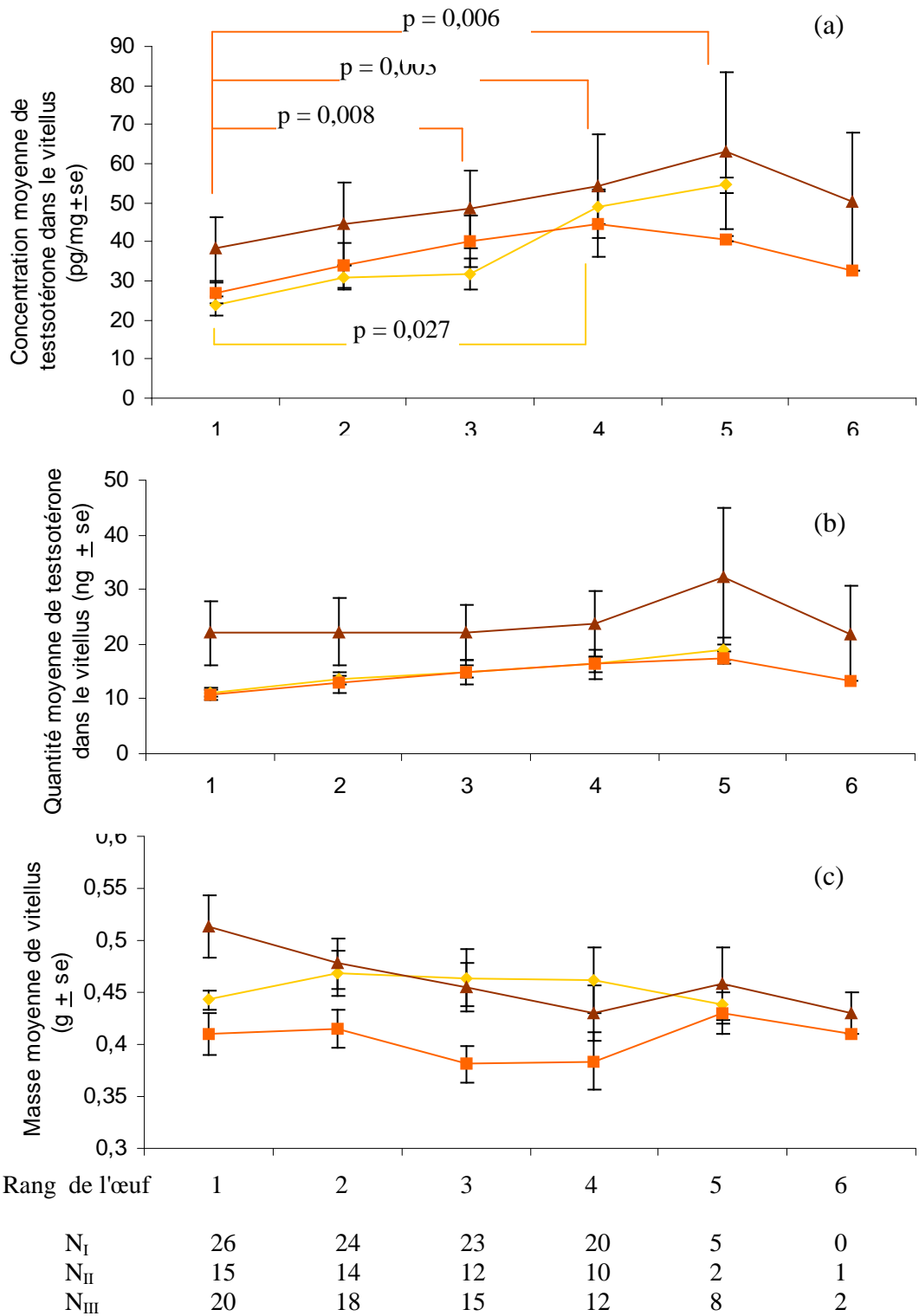


Figure IV.A : Valeurs moyennes des (a) concentration de testostérone dans le vitellus, (b) quantité de testostérone dans le vitellus et (c) masse de vitellus selon l'ordre de ponte d'œufs de canari domestique et le chapitre de l'expérience. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni lorsque les comparaisons des rangs deux à deux sont significatives et celle du GLMM sinon.

N_I : Nombre d'œufs de l'expérience du chapitre I

N_{II} : Nombre d'œufs de l'expérience du chapitre II

N_{III} : Nombre d'œufs de l'expérience du chapitre III

◆ Données du chapitre I

■ Données du chapitre II

▲ Données du chapitre III

Chapitre IV

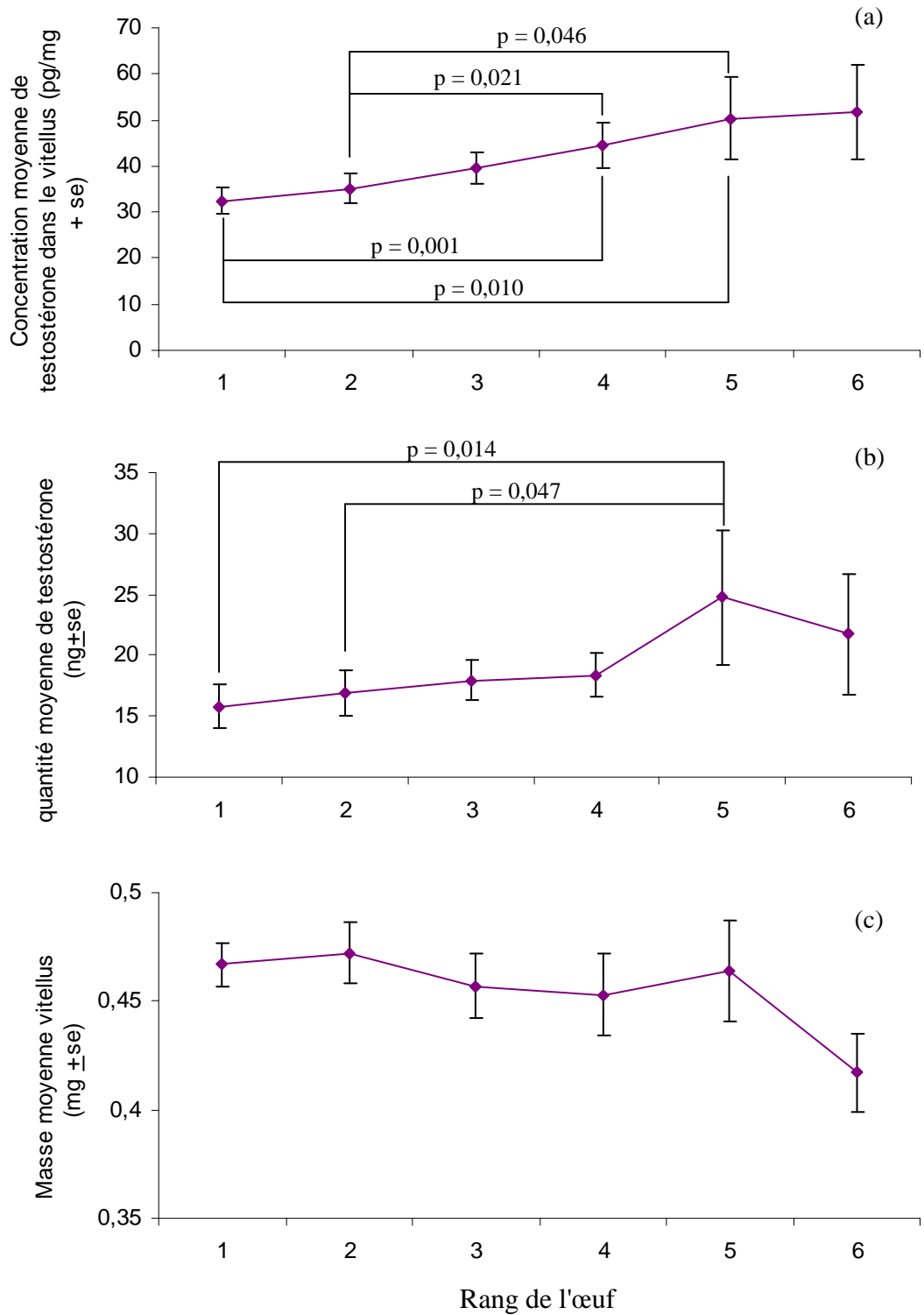


Figure IV.B : Valeurs moyennes de l'ensemble des expériences des (a) concentration de testostérone dans le vitellus, (b) quantité de testostérone dans le vitellus et (c) masse de vitellus selon l'ordre de ponte d'œufs de canari domestique. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni lorsque les comparaisons des rangs deux à deux sont significatives et celle du GLMM sinon.

~

Chez la perdrix grise

~

Chez la perdrix grise, aucune variation significative des caractéristiques mesurées de l'œuf n'a été mise en évidence dans l'expérience du premier chapitre.

Par contre, le taux de testostérone dans le vitellus varie significativement au cours de la ponte dans l'expérience du deuxième chapitre. Il augmente avec le rang de l'œuf dans les œufs de perdrix (GLMM, Rang de l'œuf : $F_{7,75} = 2,956$, $p = 0,009$, figure IV.C). Les effets bénéfiques que peuvent retirer d'une telle évolution les jeunes de canari semblent moins intéressants chez la perdrix, chez laquelle la femelle ne couve pas dès la ponte du premier œuf. Les premiers œufs éclosent donc de façon synchrone. Pourtant, comme cette espèce pond un très grand nombre d'œufs et que les écarts entre la ponte de deux œufs peuvent aller jusqu'à trois jours, la femelle commence à couvrir bien avant la ponte du dernier œuf. Il y a donc aussi un certain asynchronisme dans l'éclosion des œufs. Les oisillons derniers-nés pourraient donc aussi profiter d'une augmentation de la testostérone du vitellus pour être plus compétitifs dans l'accès à la nourriture. De plus, comme les jeunes sont nidifuges, ils entrent en contact très rapidement avec les jeunes d'autres couvées. Les derniers-nés d'une couvée sont donc en compétition avec, non seulement leurs propres aînés, mais aussi avec ceux des couvées avoisinantes.

Chez la perdrix grise

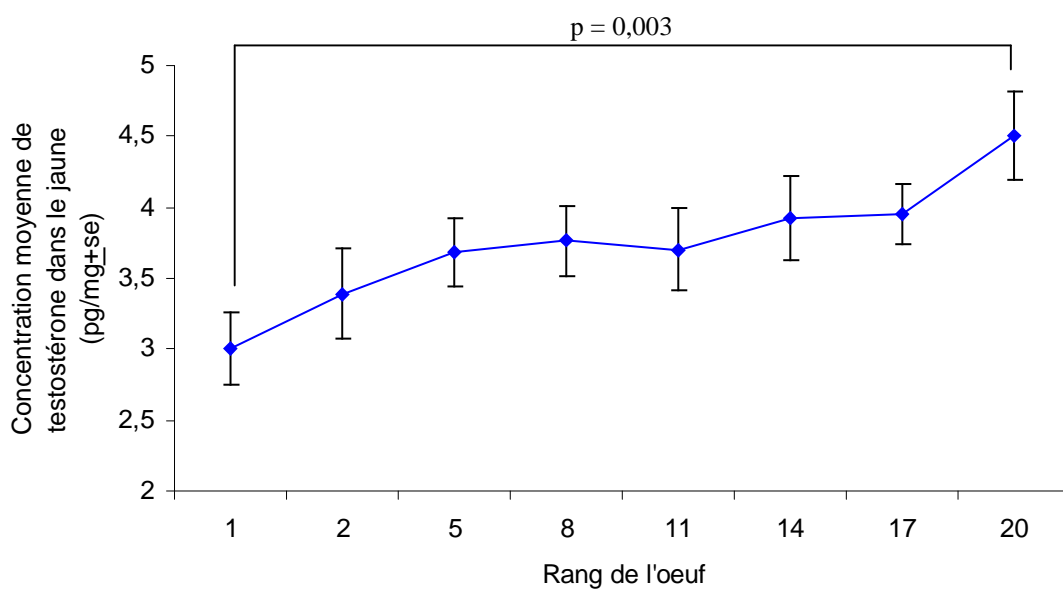


Figure IV.C : Taux moyen de testostérone dans le vitellus selon l'ordre de ponte des œufs de perdrix. Seuls les œufs envoyés au laboratoire pour être dosés sont représentés. La valeur indiquée est celle du test *post-hoc* de Bonferroni qui montre une différence significative entre deux rangs. Données de l'expérience du chapitre II.

Discussion Générale

La perdrix grise et le canari domestique se sont révélés être des modèles d'étude extrêmement riches d'enseignements. Leurs caractéristiques écologiques et comportementales, ainsi que la facilité de leur élevage présentent de grandes potentialités pour la compréhension de l'investissement maternel. L'allocation des différentes ressources (vitellus, albumen, hormones...) aux œufs est influencée par de multiples facteurs, comme certaines caractéristiques du mâle partenaire. L'expérimentation en milieu contrôlé, comme le laboratoire pour le canari -où même la photopériode était choisie- ou le milieu semi-naturel pour la perdrix -qui permet aussi un contrôle très efficace des paramètres expérimentaux-, a permis de mettre en place des situations à la fois simples, mais aussi suffisamment contrôlées pour être exploitables.

Le canari et la perdrix sont des espèces monogames qui gardent leur partenaire tout au long d'une saison de reproduction, même si les couples peuvent changer d'une année à l'autre. Le choix de partenaire a été assez étudié dans les deux espèces et permet d'avoir une base théorique solide. Les expériences menées sur le statut social, moins étudié chez ces oiseaux, s'engagent dans des voies théoriques peu jalonnées, mais, par là-même, très intéressantes à approfondir. Enfin, la dernière étude, sur un stimulus qui n'existe pas dans la nature, est très enrichissante, car elle permet une vision évolutive.

La perdrix est une espèce précoce et les jeunes sont, presque dès l'éclosion, capables de rejoindre une source de nourriture. Leurs parents n'ont pas à les nourrir au nid, contrairement aux canaris, dont les jeunes sont nidicoles. L'investissement postnatal semble évidemment plus important chez le canari que chez la perdrix. Nos expériences permettent de comparer leurs investissements prénataux.

Rappel des principaux résultats

Dans ce travail de thèse, nous nous intéressons à l'allocation des ressources aux œufs, en tant que moyen d'adaptation par la femelle du phénotype des jeunes de

Discussion Générale

manière rapide (contrairement aux variations génétiques) en réponse à l'hétérogénéité de l'environnement (Mousseau & Fox, 1998). Ici, l'hétérogénéité est simulée par des variations de la qualité du mâle partenaire. Pour voir les effets du partenaire sur l'allocation de ressources par les femelles dans les œufs, nous avons réalisé différentes expériences, au cours desquelles les œufs ont été récoltés le jour de leur ponte afin d'être comptabilisés et mesurés (masse et volume totaux, masses du vitellus, de l'albumen et de la coquille). La concentration de testostérone du vitellus a été aussi dosée et sa quantité calculée.

Les chapitres I et II concernent tous deux les deux modèles expérimentaux et les expériences sont menées à la fois sur le canari domestique et sur la perdrix grise. Les protocoles ont été pensés pour être d'une grande similarité tout en s'adaptant à chaque espèce.

Dans le chapitre I, l'influence du choix du partenaire sur l'investissement prénatal des femelles est observée. Les femelles, avant l'expérience réelle, devaient choisir entre deux mâles. Une partie d'entre elles était alors mise en couple avec le mâle préféré et l'autre partie avec le mâle non-choisi. Nous utilisons, dans cette étude, la capacité des canaris femelles à pondre en l'absence de copulation pour former un groupe supplémentaire de femelle permettant de mesurer l'allocation des ressources aux œufs de femelles seules, sans partenaire. Le grand nombre d'œufs pondus par la perdrix nous permet aussi de mettre à incuber une portion des œufs récoltés, pour observer l'effet de la préférence sur les jeunes.

Dans le chapitre II, l'effet du statut social du mâle sur l'allocation des ressources maternelles dans les œufs est étudié. Chez le canari, le chant est le caractère sexuel secondaire le plus saillant et le plus étudié. Nous utilisons les connaissances rassemblées dans ce domaine pour attribuer des statuts sociaux factices à des chants élaborés par ordinateur. Avant l'expérience, les femelles de canari entendent des interactions de chants par recouvrement diffusées par haut-parleurs. Puis, chaque femelle expérimentale n'entend plus qu'un des deux chants de l'interaction. Une partie des femelles reçoit la diffusion du chant qu'elle avait entendu recouvrir l'autre chant lors des interactions, tandis que l'autre partie reçoit celle du chant recouvert. Chez la perdrix, le statut du partenaire était déterminé

Discussion Générale

par une interaction physique entre deux mâles. Les femelles étaient appariées soit avec le mâle dominant de l'interaction, soit le dominé.

Dans les chapitres I et II, les résultats obtenus sont similaires. Il semble que la préférence des femelles pour leur partenaire et que le statut social du mâle aient la même influence sur les œufs pondus.

Les œufs pondus par les femelles de canari appariées à leur mâle préféré contiennent plus de vitellus que les œufs pondus par les femelles appariées avec l'autre mâle du test de préférence (figure I.D p.106). Une augmentation de la masse du vitellus est aussi observée dans les œufs pondus par les femelles auxquelles sont diffusés des chants ayant recouvert d'autres chants précédemment, comparés aux œufs pondus par des femelles auxquelles ont été diffusés des chants ayant été recouvert par d'autres chants (figure II.D p.139). Une masse accrue du vitellus peut fournir une réserve de nutriments aux oisillons pour leurs premiers jours de vie. Cela leur permet de continuer leur développement, même si le nourrissage par leurs parents se fait attendre (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986).

De plus, lors de la première expérience, alors qu'un groupe de femelles avait été laissé sans partenaire, nous avons obtenu des résultats intéressants : la présence du mâle n'influence pas le nombre d'œufs pondus, mais en augmente la masse (figure I.D p.106). Chez le canari domestique, les femelles pondent des œufs sans que l'accouplement ne soit nécessaire, contrairement à la perdrix grise, chez qui la copulation est une étape obligatoire à la ponte des œufs. Les femelles de canari peuvent donc pondre des œufs qui n'ont aucune chance d'éclore, dans cette situation la perte d'énergie est minimisée : la masse de l'œuf est moins importante en l'absence de partenaire que lorsque les femelles peuvent copuler. Nous sommes ici dans un cas extrême de la théorie de l'allocation différentielle (Burley, 1986) où la qualité du partenaire, si elle était quantifiable, serait réduite à zéro.

Chez la perdrix, les deux premiers chapitres montrent une influence du mâle partenaire sur la concentration de testostérone dans le vitellus (figures I.C p.105 et II.C p.138). L'expérience du premier chapitre concernait des femelles se reproduisant pour la première fois. Dans le deuxième chapitre, seule une partie

Discussion Générale

des femelles était dans le même cas. Les autres femelles se reproduisaient pour la seconde fois. L'expérience de reproduction des femelles change l'influence du mâle sur les œufs. Cette influence ne s'exerce que sur les œufs pondus par des femelles ne s'étant jamais reproduit auparavant. Ces femelles produisent des œufs dont la concentration de testostérone dans le vitellus est plus forte lorsqu'elles sont appariées à leurs mâles préférés (chapitre I) ou à des mâles dominants (chapitre II) que lorsqu'elles sont appariées à leurs mâles non-préférés ou à des mâles subordonnés. Au contraire, chez les femelles de deux ans, aucune variation n'est observée : la testostérone ne varie pas en fonction du rang social du partenaire dans les œufs (figure II.E p.140). Une influence du partenaire sur le taux de testostérone du vitellus a déjà été observé chez le paon (Loyau *et al.*, 2007) et le diamant mandarin (Gil *et al.*, 1999). La testostérone est une hormone possédant de nombreux effets. Elle peut augmenter la compétitivité des jeunes nidifuges vis-à-vis des couvées avoisinantes en accélérant leur développement ou les rendant plus agressifs (voir le tableau récapitulatif IN.8.A, pp.47-48).

Dans notre expérience, nous observons aussi un effet directement sur l'éclosion et la survie des jeunes. Les œufs fécondés par un mâle préféré sont plus nombreux à éclore plus et les oisillons issus de ces œufs sont plus nombreux à survivre après 21 jours que les œufs et oisillons des mâles non-préférés (figure I.F p.109). Ce résultat est à prendre avec précaution car le nombre total d'éclosions est assez faible. Il est difficile ici de distinguer l'effet génétique du mâle de son influence sur l'investissement prénatal de la femelle.

Le chapitre III concerne l'effet d'un stimulus exagéré, supra optimal, sur la ponte et les caractéristiques des œufs, chez le canari uniquement. Le stimulus choisi est la phrase G. Cette phrase possède des caractéristiques amplifiées de la phrase A, déjà particulièrement attractive. Cette phrase est modifiée par ordinateur, car elle n'est pas naturellement produite par les mâles. Les femelles de cette expérience sont soumises à l'écoute de chant contenant soit des phrases F, modérément attractives et communément produites par les mâles, soit des phrases A, phrases très attractives et produites par seulement une partie des mâles, soit des phrases G,

Discussion Générale

impossibles à produire naturellement, mais extrêmement attractives pour les femelles. Les canaris femelles ayant entendu des chants contenant des phrases G pendant leur période de ponte pondent des œufs dont la masse et le volume total, les masses du vitellus et de l'albumen sont supérieurs à ceux des œufs pondus par des femelles soumises à l'écoute de chants contenant des phrases A ou F. Par contre, la phrase A ne produit pas d'effet visible sur les œufs, comparée à la phrase F (figure III.C p.170). Cette phrase, stimulant déjà la préférence des femelles, semble trop proche de la phrase A pour qu'une différence d'investissement soit visible suite à ces deux stimulations. La phrase G peut être considérée comme un stimulus supra optimal parce qu'elle combine une bande de fréquence et un rythme d'émission des syllabes impossible à produire de concert par l'espèce (Podos, 1997). Cette phrase exploite un biais sensoriel des femelles (Endler & Basolo, 1998; Ryan, 1998) pour les larges bandes de fréquence (discussion dans Draganoiu *et al.*, 2002). Ce stimulus supranaturel attire fortement les femelles (Draganoiu *et al.*, 2002), mais augmente aussi fortement leur investissement prénatal, probablement parce qu'elle expose les femelles à une situation réellement favorable au regard de l'hypothèse de l'allocation différentielle (Burley, 1988, Sheldon, 2000).

Le chapitre IV regroupe les effets de l'ordre de ponte des œufs sur les caractéristiques des œufs. Sont regroupés dans ce chapitre des résultats expérimentaux concernant le rang de ponte des œufs obtenus dans les trois premiers chapitres.

Chez le canari, l'ordre de ponte influence le taux de testostérone du vitellus. Ce taux augmente au fur et à mesure de la ponte dans chaque expérience (figure IV.B p.185). C'est un résultat retrouvé régulièrement dans cette espèce (Schwabl, 1993, Tanvez *et al.*, 2008). L'asynchronisme de l'éclosion chez le canari provoque une compétition ardue pour les derniers-nés qui se retrouvent en situation de faiblesse face à leurs frères et sœurs plus âgés. L'élévation du taux de testostérone dans les derniers œufs pondus pourrait compenser cette disparité en activant le

développement embryonnaire et en stimulant la quémante alimentaire (table IN.8.A pp.47-48).

Chez la perdrix, le taux de testostérone du vitellus augmente aussi avec l'ordre de ponte dans l'étude du chapitre II (figure IV.C p.188). Aucune influence du rang de l'œuf n'est retrouvée dans le chapitre I. L'asynchronisme de l'éclosion est moins important dans cette espèce où la femelle ne commence pas à couvrir dès la ponte du premier œuf. Mais les derniers éclos se retrouvent tout de même face à une fratrie plus âgée. De plus, les jeunes de perdrix grise étant nidifuges, ils rencontrent les couvées avoisinantes assez rapidement. Les effets de la testostérone peuvent être bénéfiques pour la compétition inter nids.

Différences et similarités entre les espèces précoces ou moins précoces

Le canari est une espèce monogame et nidicole. Les petits naissent aveugles et sans thermorégulation efficace. Ils sont totalement dépendant de leurs parents pendant une dizaine de jours après l'éclosion pendant lesquels ils sont incapables de sortir du nid. Dès que leurs plumes ont poussé, ils commencent à quitter le nid. Ils reviennent s'y faire nourrir pendant encore 15 jours.

La perdrix est aussi monogame, mais les jeunes sont nidifuges. Les oisillons naissent avec un duvet et sont capables de se déplacer. Ils ne sont toutefois pas totalement indépendants avant l'âge de 15-20 jours. Cette période pourrait se comparer à celle où les jeunes de canari volent hors du nid tout en revenant pour se faire nourrir par leurs parents.

L'investissement post natal est donc plus important chez le canari où les parents passent beaucoup de temps et d'énergie à nourrir les oisillons au nid que chez la perdrix où les parents surveillent les jeunes, mais n'ont pas tant de soins à leur apporter.

Cette faiblesse d'investissement post natal est compensée avant la naissance des jeunes. Le canari pond 4 à 5 œufs par couvée et jusqu'à 3 couvées par an. Le nombre d'œufs total par saison de reproduction est donc de 12 à 15. Chez la

Discussion Générale

perdrix, les œufs sont pondus en une seule fois, mais sont au nombre de 10 à 20. La perdrix pond plus d'œufs et de manière plus rassemblée que le canari.

Chez le canari, les caractéristiques du mâle influencent la masse du vitellus des œufs, alors que chez la perdrix, les mêmes caractéristiques influencent la concentration de testostérone du vitellus.

Quittant le nid quelques heures après l'éclosion sous la conduite de leurs parents, en petits groupes appelés compagnies, les jeunes de perdrix grise peuvent potentiellement se rencontrer très rapidement (Office national de la chasse et de la faune sauvage, 2004). L'influence de la testostérone sur l'agressivité des jeunes (table IN.8.A, pp.47-48) peut permettre à une couvée d'avoir accès à la nourriture avant les couvées voisines.

Chez le canari, dont les jeunes restent au nid très longtemps, les couvées ne se rencontrent pas précocement. Une augmentation générale de la concentration de testostérone dans les œufs de la couvée, qui augmenterait l'agressivité de l'ensemble de la couvée, semble moins utile à court terme qu'une augmentation générale de la masse du vitellus. Le vitellus restant après l'éclosion est conservé par les poussins comme une annexe du tube digestif jusqu'à la consommation complète des nutriments qui y sont stockés. Ils possèdent ainsi une réserve de nutriments pour leurs tout premiers jours de vie (Kear, 1965, Peach & Thomas, 1986). Chez le goéland argenté, le jaune influence la qualité et la survie du jeune poussin (Parsons, 1970). Une augmentation générale de la masse du vitellus de la couvée augmente donc la survie générale de celle-ci.

Par contre, l'enrichissement en testostérone des derniers œufs pondus observé chez le canari accroît potentiellement le développement et l'agressivité des derniers nés, compensant en partie l'asynchronisme des éclosions de cette espèce (Schwabl, 1993).

De manière générale, les concentrations de testostérone dans le vitellus des œufs de perdrix sont beaucoup plus faibles que celles mesurées dans le vitellus des œufs de canari (moyenne \pm se de l'ensemble des œufs étudiés : $4,01 \pm 0,13$ pg/mg

Discussion Générale

pour la perdrix contre $37,99 \pm 1,72$ pg/mg pour le canari). Mais, la perdrix étant une espèce précoce, ses œufs possèdent une plus grande proportion de vitellus que ceux des espèces non précoces (figure In.5.B p.30). De plus, ses œufs sont plus grand que ceux pondus par les canaris. La masse du vitellus est ainsi bien supérieure dans les œufs de perdrix que de canari (moyenne \pm se de l'ensemble des œufs étudiés : $4,77 \pm 0,04$ g pour la perdrix contre $0,46 \pm 0,01$ g pour le canari). La quantité globale de testostérone des deux espèces, calculée comme le produit de la concentration de testostérone dans le vitellus par le poids du vitellus, est, de ce fait, extrêmement proches dans les deux espèces (moyenne \pm se de l'ensemble des œufs étudiés : $18,16 \pm 0,68$ ng pour la perdrix contre $17,58 \pm 0,91$ ng pour le canari). De ce curieux résultat émergent plusieurs questions : est-ce une coïncidence extraordinaire ? Est-ce la concentration de testostérone qui module le développement des jeunes ou est-ce sa quantité globale ? Est-ce de concentrer ou de produire en grande quantité la testostérone qui serait coûteux ?

Perspectives

De nombreuses questions ont été ouvertes par l'ensemble des travaux réalisés lors de cette thèse. Chez la perdrix, les femelles réagissent différemment au stimulus de leur partenaire selon leur propre expérience de reproduction. Il serait intéressant d'étudier comparativement les effets de l'âge des femelles sur la ponte. Notre expérience n'ayant pas été réalisée dans le but de répondre à la question : "Est-ce qu'une première expérience de reproduction transforme radicalement l'investissement maternel ?", nous avons trop de paramètres secondaires pour éclaircir spécifiquement ce point. Une étude où les femelles seraient soumises à un même stimulus pour observer leurs réactions en fonction de leur âge serait particulièrement intéressante. Est-ce que le choix de partenaire se fait sur les mêmes critères chez des femelles se reproduisant pour la première fois ou non ?

Discussion Générale

Nous avons aussi observé que le statut social du mâle canari n'influçait pas l'allocation des ressources aux œufs de la même façon que le statut social de la femelle. Le statut social du mâle est lié à la masse du vitellus alors que celui de la femelle est lié à la concentration en testostérone. Le rang hiérarchique est une caractéristique qui varie selon divers facteurs, comme les gènes possédés par l'individu, mais aussi sa condition physique actuelle. Est-ce que le statut social d'un membre du couple peut modifier celui de l'autre membre chez les oiseaux, comme c'est souvent le cas dans l'espèce humaine ? Il serait intéressant d'évaluer les rangs hiérarchiques de différents individus et d'observer si le statut social reste identique après l'appariement.

La phrase G est considérée comme un supra-stimulus chez le canari (Draganoiu *et al.*, 2002). Sa diffusion entraîne un fort taux de réponses sexuelles de la part des femelles, ainsi qu'un investissement prénatal accru (chapitre III). Existe-t-il un tel stimulus chez la perdrix ? Il serait intéressant de tester l'effet de la diffusion de cris grinçants modulés artificiellement pour avoir des formants plus bas que la normale ou une durée plus importante puisque ce sont ces deux caractéristiques qui influencent les femelles (Beani & Dessì-Fulgheri, 1995).

L'allocation des ressources aux œufs étant un moyen maternel d'adapter rapidement le phénotype des jeunes à l'environnement (Mousseau & Fox, 1998), il serait intéressant de mesurer cet effet sur les oisillons et donc de mener des expériences similaires en permettant l'éclosion des œufs. L'influence du mâle sur l'allocation des ressources aux œufs entraîne-t-elle des différences observables chez les jeunes ?

Bibliographie

- Alais, C., Linden, G. et Miclo, L. 2003. Biochimie alimentaire - 5e édition de l'abrégé. (Ed. par. Dunod: Paris.
- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. et Leboucher, G. 2008. Female canary mate preferences: Differential use of information from two types of male-male interaction. *Anim Behav*, 76, 971-982.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. (Ed. par Princeton University Press). Princeton.
- Andersson, S., Uller, T., Lohmus, M. et Sundström, F. 2004. Effects of egg yolk testosterone on growth and immunity in a precocial bird. *J Evol Biol*, 17, 501-505.
- Arnold, J. M., Hatch, J. J. et Nisbet, I. C. T. 2006. Effects of egg size, parental quality and hatch-date on growth and survival of common tern *Sterna hirundo* chicks. *Ibis*, 148, 98-105.
- Bagliacca, M., Profumo, A., Paci, G., Curadi, C. et Ambrogi, C. 1999. Egg laying in two grey partridge (*perdix perdix l.*) lines differing for the breeding technology: Artificial egg hatch or mother egg hatch. *Journal*, 73.
- Bahr, J. M., Wang, S.-C., Huang, M. Y. et Calvo, F. O. 1983. Steroid concentrations in isolated theca and granulosa layers of preovulatory follicles during the ovulatory cycle of the domestic hen. *Biology of Reproduction*, 29, 326-334.
- Baker, R. 1996. Sperm wars: The science of sex. (Ed. par Basic Books). New York.
- Ballentine, B., Hyman, J. et Nowicki, S. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: An experimental test. *Behavioral Ecology*, 15, 163-168.
- Balthazart, J. 2007. Activation of luteinizing hormone secretion by photoperiod and social stimuli: Different paths to the same destination. *Endocrinology*, 148, 5611-5613.
- Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science*, 250, 808-810.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.
- Beani, L. et Dessì-Fulgheri, F. 1995. Mate choice in the grey partridge, *perdix perdix*: Role of physical and behavioural male traits. *Anim Behav*, 49, 347-356.
- Beani, L., Panzica, G., Briganti, F., Persichella, P. et Dessi-Fulgheri, F. 1995. Testosterone-induced changes of call structure, midbrain and syrinx anatomy in partridges. *Physiology & Behavior*, 58, 1149-1157.
- Béguin, N., Leboucher, G. et Kreutzer, M. L. 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries (*serinus canaria*). *Behav*, 135, 1185-1196.
- Bentley, G. E., Wingfield, J. C., Morton, M. L. et Ball, G. F. 2000. Stimulatory effects on the reproductive axis in female songbirds by conspecific and heterospecific male song. *Horm Behav*, 37, 179-189.
- Berglund, A., Bisazza, A. et Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 385-399.
- Birkon, M. et Jacob, M. 1988. La perdrix grise. (Ed. par Hatier, Faune sauvage). Paris.
- Bitton, P.-P., O'Brien, E. L. et Dawson, R. D. 2007. Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *tachycineta bicolor*. *Anim Behav*, 74, 1777-1784.
- Blomqvist, D., Johansson, O. C. et Götmark, F. 1997. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *vanellus vanellus*. *Oecologia*, 110, 18-24.

Bibliographie

- Blount, J. D., Surai, P. F., Nager, R. G., Houston, D. C., Møller, A. P., Trewby, M. L. et Kennedy, M. W. 2002. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *larus fuscus*: A supplemental feeding study of maternal effects. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 269, 29-36.
- Bluhm, C. K. et Gowaty, P. A. 2004. Reproductive compensation for offspring viability deficits by female mallards, *anas platyrhynchos*. *Anim Behav*, 68, 985-992.
- Bolton, M. 1991. Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: Relative contributions of egg size and parental quality. *J Anim Ecol*, 60, 949-960.
- Bonato, M., Evans, M. R. et Cherry, M. I. 2009. Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich, *struthio camelus*. *Anim Behav*, 77, 1027-1032.
- Boncoraglio, G., Rubolini, D., Romano, M., Martinelli, R. et Saino, N. 2006. Effects of elevated yolk androgens on perinatal begging behavior in yellow-legged gull (*larus michahellis*) chicks. *Horm Behav*, 50, 442-447.
- Bortolotti, G. R., Blas, J., Negro, J. J. et Tella, J. L. 2006. A complex plumage pattern as an honest social signal. *Anim Behav*, 72, 423-430.
- Bottoni, L., Massa, R., Lea, R. W. et Sharp, P. J. 1993. Mate choice and reproductive success in the red-legged partridge (*alectoris rufa*). *Horm Behav*, 27, 308-317.
- Bradbury, J. W. et Vehrenkamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. (Ed. par. Sinauer: Sunderland (MA)).
- Bryant, D. M. 1979. Reproductive costs in the house martin (*delichon urbica*). *J Anim Ecol*, 48, 655-675.
- Burley, N. T. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The american naturalist*, 127, 415-445.
- Burley, N. T. 1988. The differential-allocation hypothesis: An experimental test. *The American Naturalist*, 132, 611-628.
- Burley, N. T. et Foster, V. S. 2006. Variation in female choice of mates: Condition influences selectivity. *Anim Behav*, 72, 713-719.
- Cabezas-Diaz, S. et Virgòs, E. 2007. Adaptive and non-adaptive explanations for hatching failure in eggs of the red-legged partridge *alectoris rufa*. *ARDEA*, 95, 55-63.
- Carey, C., Rahn, H. et Parisi, P. 1980. Calories, water, lipid and yolk in avian eggs. *Cooper Ornithological Society*,
- Cariello, M. O., Macedo, R. H. F. et Schwabl, H. 2006. Maternal androgens in eggs of communally breeding guira cuckoos (*guira guira*). *Hormones*, 49, 654-662.
- Christians, J. K. 2002. Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 77, 1-26.
- Clark, M. M. et Galef, B. G., Jr 1995. Prenatal influences on reproductive life history strategies. *TREE*, 10, 151-153.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. (Ed. par Princeton University Press). Princeton.
- Collias, E. C., Collias, N. E., Jacobs, C. H., McAlary, F. et Fujimoto, J. T. 1979. Experimental evidence for facilitation of pair formation by bright color in weaverbirds. *Condor*, 81, 91-93.
- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G. et Ottonelli, R. 2007. Effects of β -carotene on adult immune condition and antibacterial activity in the eggs of the grey partridge, *perdix perdix*. *Comp Biochem Physiol Part A*, 147, 1038-1046.

Bibliographie

- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G., Ottonelli, R. et Tanvez, A. 2008. Yolk testosterone levels and dietary carotenoids influence growth and immunity of grey partridge chicks. *Gen Comp Endocrinol*, 156, 418-425.
- Cucco, M., Malacarne, G., Ottonelli, R. et Patrone, M. 2006. Repeatability of cell-mediated and innate immunity, and other fitness-related traits, in the grey partridge. *Can. J. Zool.*, 84, 72-79.
- Cunningham, E. J. A. et Russel, A. F. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, 404, 74-77.
- Cunningham, E. J. A. et Russel, A. F. 2001. Maternal investment: Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature*, 412, 498-499.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Holland, J., Tobias, J. A. et Pedersen, S. B. 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Anim Behav*, 53, 249-256.
- Dahlgren, J. 1990. Females choose vigilant males: An experiment with the monogamous grey partridge, *perdix perdix*. *Anim Behav*, 39, 646-651.
- Darwin, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. (Ed. par John Murray). London.
- Darwin, C. R. 1876. La descendance de l'homme et la sélection sexuelle. (Ed. par Traduit de l'Anglais par Edmond Berbier d'après la seconde édition anglaise revue et argumentée par l'auteur). Schleicher Frères Librairie C. Reinwald: Paris.
- Davis, T. A. et Ackerman, R. A. 1987. Effects of increased water loss on growth and water content of the chick embryo. *J Exp Zool Suppl*, 1, 357-364.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L. et Kreutzer, M. L. 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*serinus canaria*) song. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 269, 2525-2531.
- Duffy, D. L., Bentley, G. E., Drazen, D. L. et Ball, G. F. 2000. Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult european starlings. *Behavioral Ecology*, 11, 654-662.
- Dzialowskia, E. M., Reed, W. L. et Sotherland, P. R. 2008. Effects of egg size on double-crested cormorant (*phalacrocorax auritus*) egg composition and hatchling phenotype. *Comp Biochem Physiol Part A*, 152, 262-267.
- Eising, C. M., Eikenaar, C., Schwabl, H. et Groothuis, T. G. G. 2001. Maternal androgens in black-headed gull (*larus ridibundus*) eggs: Consequences for chick development. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 268, 839-846.
- Eising, C. M. et Groothuis, T. G. G. 2003. Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: An experimental field study. *Anim Behav*, 66, 1027-1034.
- Eising, C. M., Müller, W., Dijkstra, C. et Groothuis, T. G. G. 2003a. Maternal androgens in egg yolks: Relation with sex, incubation time and embryonic growth. *Gen Comp Endocrinol*, 132, 241-247.
- Eising, C. M., Visser, G. H., Müller, W. et Groothuis, T. G. G. 2003b. Steroids for free? No metabolic costs of elevated maternal androgen levels in the black-headed gull. *J Exp Zool*, 206, 3211-3218.
- Ellegren, H., Gustafsson, L. et Sheldon, B. C. 1996. Sex ratio adjustment in relation to parental attractiveness in a wild bird population. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93, 11723-11728.
- Endler, J. A. et Basolo, A. L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *TREE*, 13, 415-420.
- Estrada, M., Varshney, A. et Ehrlich, B. E. 2006. Elevated testosterone induces apoptosis in neuronal cells. *J Biol Chem*, 281, 25492-25501.
- Ferrari, R. P., Martinelli, R. et Saino, N. 2006. Differential effects of egg albumen content on barn swallow nestlings in relation to hatch order. *J Evol Biol*, 19, 981-993.

Bibliographie

- Finkler, M. S., Van Orman, J. B. et Sotherland, P. R. 1998. Experimental manipulation of egg quality in chickens: Influence of albumen and yolk on the size and body composition of near-term embryos in a precocial bird. *Journal of Comparative Physiology B*, 168, 17-24.
- Fisher, R. A. 1915. The evolution of sexual preference. *Eugenics Review*, 7, 184-192.
- Follett, B. K., Hinde, R. A., Steel, E. et Nicholls, T. J. 1973. The influence of photoperiod on nest building, ovarian development and luteinizing hormone secretion in canaries (*serinus canarius*). *Journal Endocrinol*, 59, 151-62.
- Fraissinet, M., Varriale, B., Pierantoni, R., Caliendo, M. F., Di Matteo, L., Bottoni, L. et Milone, M. 1987. Annual testicular activity in the gray partridge (*perdix perdix l.*). *Gen Comp Endocrinol*, 68, 28-32.
- Fusani, L., Beani, L., Lupo, C. et Dessi-Fulgheri, F. 1997. Sexually selected vigilance behaviour of the grey partridge is affected by plasma androgen levels. *Anim Behav*, 54, 1013-1018.
- Gil, D. et Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. *TREE*, 17, 133-141.
- Gil, D., Graves, J. A., Hazon, N. et Wells, A. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*, 286, 126-128.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. et Kreutzer, M. L. 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to attractive male song. *Horm Behav*, 45, 64-70.
- Gil, D., Marzal, A., de Lope, F., Puerta, M. et Møller, A. P. 2005. Female house martins (*delichon urbica*) reduce egg androgen deposition in response to a challenge of their immune system. *Behav Ecol Sociobiol*, 60, 96-100.
- Gowaty, P. A. 2003. Power asymmetries between the sexes, mate preferences, and components of fitness. In: *Women, evolution, and rape* (Ed. by C. Travis), pp. 61-86. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. et Burke, T. 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature*, 400, 358-360.
- Groothuis, T. G. G., Eising, C. M., Dijkstra, C. et Müller, W. 2005. Balancing between costs and benefits of maternal hormone deposition in avian eggs. *Biol Lett*, 1, 78-81.
- Groothuis, T. G. G. et Meeuwissen, G. 1992. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls. *Anim Behav*, 43, 189-208.
- Gross, M. R. 2005. The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology*, 80, 37-45.
- Hagelin, J. C. et Ligon, J. D. 2001. Female quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of males. *Anim Behav*, 61, 465-476.
- Hasselquist, D., Bensch, S. et Von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381, 229-232.
- Hinde, R. A. 1958. The nest-building behaviour of domesticated canaries. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 131, 1-48.
- Hinde, R. A. et Steel, E. 1975. The dual role of daylength in controlling canary reproduction. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 35, 245-259.
- Hipfner, J. M., Gaston, A. J., Herzberg, G. R., Brosnan, J. T. et Storey, A. E. 2003. Egg composition in relation to female age and relaying: Constraints on egg production in thick-billed murrelets (*uria lomvia*). *Auk*,
- Houston, D. C., Jones, P. J. et Sibly, R. M. 1983. The effect of female body condition on egg laying in lesser black-backed gulls *larus fuscus*. *Journal of Zoology*, 200, 509-520.

Bibliographie

- Hoyt, D. F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*, 96, 73-77.
- Imoto, T., Johnson, L. N., North, A., Phillips, D. C. et Rupley, A. 1972. I. Vertebrate lysozyme, the enzymes. In: (Ed. by Academic Press), pp. 35-64. New York.
- Johnsen, T. S., Zuk, M. et Fessler, E. A. 2001. Social dominance, male behaviour and mating in mixed-sex flocks of red jungle fowl. *Behav*, 138, 1-18.
- Karlssona, O. et Lilja, C. 2008. Eggshell structure, mode of development and growth rate in birds. *Zoology*, Article in Press,
- Kear, J. 1965. The internal food reserves of hatching mallard ducklings. *J. Wildl Manage*, 29, 523-528.
- Kennedy, E. D. 1991. Determinate and indeterminate egg-laying patterns: A review. *The Cooper Ornithological Society*, 93, 106-124.
- Kirkpatrick, M., Rand, A. S. et Ryan, M. J. 2006. Mate choice rules in animals. *Anim Behav*, 71, 1215-1225.
- Kreutzer, M. L., Vallet, E. M. et Doucet, S. M. 1992. Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia*, 48, 679-682.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: Differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192, 574-575.
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S. et Liu, W.-C. 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Anim Behav*, 61, 1029-1033.
- Kunc, H. P., Amrhein, V. et Naguib, M. 2006. Vocal interactions in nightingales, *luscinia megarhynchos*: More aggressive males have higher pairing success. *Anim Behav*, 72, 25-30.
- Leadbeater, E., Goller, F. et Riebel, K. 2005. Unusual phonation, covarying song characteristics and song preferences in female zebra finches. *Anim Behav*, 70, 909-919.
- Leboucher, G., Depraz, V., Kreutzer, M. L. et Nagle, L. 1998. Male song stimulation of female reproduction in canaries: Features relevant to sexual displays are not relevant to nest-building or egg-laying. *Ethology*, 104, 613-624.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. L. et Dittami, J. 1994. Copulation-solicitation displays in female canaries (*serinus canaria*): Are oestradiol implants necessary? *Ethology*, 97, 190-197.
- Leboucher, G. et Pallot, K. 2004. Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *serinus canaria*. *Anim Behav*, 68, 957-963.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S. et Del Negro, C. 2008. Individual signature in canary songs: Contribution of multiple levels of song structure. *Ethology*, 114, 428-435.
- Leitner, S., Marshall, R. C., Leisler, B. et Catchpole, C. K. 2006. Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*serinus canaria*). *Ethology*, 112, 554-563.
- Leonard, M. L. et Zanette, L. 1998. Female mate choice and male behaviour in domestic fowl. *Anim Behav*, 56, 1099-1105.
- Linné, C. v. 1758-59. Systema naturae per regna tria naturae: Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. (Ed. par Salvii, Laurentii). Impensis Direct: Holmiae.
- Lipar, J. L. et Ketterson, E. D. 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *agelaius phoeniceus*. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 267, 2005-2010.
- Lipar, J. L., Ketterson, E. D., Nolan, V., Jr. et Casto, J. M. 1999. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. *Gen Comp Endocrinol*, 115, 220-227.

Bibliographie

- Lotem, A. 1993. Secondary sexual ornaments as signals: The handicap approach and three potential problems. *Etologia*, 3, 209-218.
- Lovern, M. B. et Wade, J. 2003. Yolk testosterone varies with sex in eggs of the lizard, *anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Zoology*, 295, 206-210.
- Loyau, A., Saint Jalme, M., Mauget, R. et Sorci, G. 2007. Male sexual attractiveness affects the investment of maternal resources into the eggs in peafowl (*pavo cristatus*). *Behav Ecol Sociobiol*, 61, 1043-1052.
- Lusianti, L. 2001. Les chants des canaris domestiques: Leurs relations avec des caractéristiques physiologiques et le statut social des mâles émetteurs. Thèse, *Thèse Type*, pp. 203, LECC, UPX, Nanterre.
- Magrath, R. D. 1992. The effect of egg mass on the growth and survival of blackbirds: A field experiment. *Journal of Zoology*, 227, 639-653.
- Marshall, R. C., Buchanan, K. L. et Catchpole, C. K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Biol Lett*, 270, 248-250.
- Marshall, R. C., Leisler, B., Catchpole, C. K. et Schwabl, H. 2005. Male song quality affects circulating but not yolk steroid concentrations in female canaries (*serinus canaria*). *J Exp Biol*, 209, 4593-4598.
- Mays, H. L., Jr., Albrecht, T., Liu, M. et Hill, G. E. 2008. Female choice for genetic complementarity in birds: A review. *Genetica*, 134, 147-158.
- Mazuc, J., Chastel, O. et Sorci, G. 2003. No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*passer domesticus*). *Behavioral Ecology*, 14, 340-346.
- McGregor, P. K. 1993. Signalling in territorial systems: A context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Phil Trans R Soc B*, 340, 237-244.
- McGregor, P. K. et Dabelsteen, T. 1996. Communication networks. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Ed. by Donald E. Kroodsma et E. H. Miller), pp. 409-425. Ithaca, New York.
- Mead, P. S., Morton, M. L. et Fish, B. E. 1987. Sexual dimorphism in egg size and implications regarding facultative manipulation of sex in mountain whitecrowned sparrows. *Condor*, 89, 798-803.
- Mennill, D. J. et Ratcliffe, L. M. 2004. Do male black-capped chickadees eavesdrop on song contests? A multi-speaker playback experiment. *Behav*, 141, 125-139.
- Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. et Boag, P. T. 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Ecology*, 296, 873.
- Møller, A. P. 1988. Badge size in the house sparrow *passer domesticus*. Effects of intra- and intersexual selection. *Behav Ecol Sociobiol*, 22, 373-378.
- Mousseau, T. A. et Fox, C. W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *TREE*, 13, 403-407.
- Müller, W., Deptuch, K., López-Rull, I. et Gil, D. 2007. Elevated yolk androgen levels benefit offspring development in a between-clutch context. *Behavioral Ecology*, 18, 929-936.
- Müller, W., Groothuis, T. G. G., Kasprzik, A., Dijkstra, C., Alatalo, R. V. et Siitari, H. 2005. Prenatal androgen exposure modulates cellular and humoral immune function of black-headed gull chicks. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 272, 1971-1977.
- Müller, W., Vergauwen, J. et Eens, M. 2008. Yolk testosterone, postnatal growth and song in male canaries. *Horm Behav*, 54, 125-133.
- Murphy, M. T., Sextona, K., Dolana, A. C. et Redmonda, L. J. 2008. Dawn song of the eastern kingbird: An honest signal of male quality? *Anim Behav*, 75, 1075-1084.

Bibliographie

- Nager, R. G., Monaghan, P. et Houston, D. C. 2003. The cost of egg production: Increased egg production reduces future fitness in gulls. *Journal of Avian Biology*, 32, 159-166.
- Nagle, L., Kreutzer, M. L. et Vallet, E. M. 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia*, 49, 1022-1023.
- Naguib, M. 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Anim Behav*, 58, 1061-1067.
- Naguib, M. 2005. Singing interactions in songbirds: Implications for social relations and territorial settlement. In: *Animal communication networks* (Ed. by Peter K. McGregor), pp. Cambridge University Press.
- Naguib, M. et Todt, D. 1997. Effects of dyadic vocal interactions on other conspecific receivers in nightingales. *Anim Behav*, 54, 1535-1543.
- Navara, K. J., Badyaev, A. V., Mendonca, M. T. et Hill, G. E. 2006a. Yolk antioxidants vary with male attractiveness and female condition in the house finch (*carpodacus mexicanus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 79, 1098-1105.
- Navara, K. J., Hill, G. E. et Mendonca, M. T. 2006b. Yolk testosterone stimulates growth and immunity in house finch chicks. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79, 550-555.
- Nicholls, T. J. et Storey, C. R. 1977. The effect of duration of the daily photoperiod on recovery of photosensitivity in photorefractory canaries (*serinus canarius*). *Gen Comp Endocrinol*, 31, 72-74.
- Office national de la chasse et de la faune sauvage, 2004. CD Connaissance des espèces de la faune française et gestion de leurs habitats, distribué par la Délégation Régionale Bretagne - Pays de la Loire.
- Ophir, A. G. et Galef, B. G., Jr 2003. Female japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. *Anim Behav*, 66, 399-407.
- Ophir, A. G. et Galef, B. G., Jr 2004. Sexual experience can affect use of public information in mate choice. *Anim Behav*, 68, 1221-1227.
- Ophir, A. G., Persaud, K. N. et Galef, B. G., Jr 2005. Avoidance of relatively aggressive male japanese quail (*coturnix japonica*) by sexually experienced conspecific females. *Journal of Comparative Psychology*, 119, 3-7.
- Osserman M.D., E. F. et Lawlor, D. P. 1966. Serum and urinary lysozyme (*muramidase*) in monocytic and monomyelocytic leukemia. *J Exp Med*, 124, 921.
- Otter, K., McGregor, P. K., Terry, A. M. R., Burford, F. R. L., Peake, T. M. et Dabelsteen, T. 1999. Do female great tits (*parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 266, 1305-1309.
- Parisot, M. 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun (*serinus canaria*): Indices comportementaux, hormonaux et vocaux. Thèse, *Thèse Type*, pp. 208, Université Paris 13, Villetaneuse.
- Parisot, M., Nagle, L., Vallet, E. M. et Kreutzer, M. L. 2004. Dominance-related foraging in female domesticated canaries under laboratory conditions. *Can. J. Zool.*, 82, 1246-1250.
- Parisot, M., Tanvez, A., Lacroix, A., Vallet, E. M., Béguin, N. et Leboucher, G. 2005. Social competition and plasma testosterone profile in domesticated canaries: An experimental test of the challenge hypothesis. *Horm Behav*, 48, 225-232.
- Parker, T. H. 2005. No evidence for adaptive differential sex allocation in red junglefowl (*gallus gallus*). *Auk*, 122, 1161-1168.
- Parsons, J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the herring gull (*larus argentatus*). *Nature*, 228, 1221-1222.

Bibliographie

- Pasteau, M. 2007. Ontogenèse des préférences du canari domestique commun (*serinus canaria*) pour différents paramètres acoustiques du chant des mâles. Thèse, *Thèse Type*, pp. 183, LECC, Université Paris X, Nanterre.
- Pasteau, M., Nagle, L. et Kreutzer, M. L. 2004. Preferences and predispositions for intra-syllabic diversity in female canaries (*serinus canaria*). *Behav*, 141,
- Peach, H. C. et Thomas, V. G. 1986. Nutrient composition of yolk in relation to early growth of canada geese. *Physiol Zool*, 59, 344-356.
- Peters, A. 2000. Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 267, 883-889.
- Petrie, M. et Williams, A. 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 251, 127-131.
- Pettingall, O. S. J. 1956. A laboratory and field manual of ornithology (3rd edition). (Ed. par.: Minneapolis.
- Pilz, K. M., Quiroga, M., Schwabl, H. et Adkins-Regan, E. 2004. European starling chicks benefit from high yolk testosterone levels during a drought year. *Horm Behav*, 46, 179-192.
- Pizzari, T. et Birkhead, T. R. 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, 405, 787-789.
- Pohl, H. 1994. Entrainment properties of the circadian system changing with reproductive state and molt in the canary. *Physiology & Behavior*, 55, 803-810.
- Pomarède, M. 1992. Le canari. Précis de canariculture, 2ème édition. (Ed. par Edition du point vétérinaire). Maison-Alfort.
- Potts, G. R. 1986. The partridge: Pesticides, predation and conservation. (Ed. par Collins Professional & Technical). London.
- Prager, E. M. et Jollés, P. 1996. Lysozymes: Model enzymes in biochemistry and biology. In: *Animal lysozymes c and g: An overview* (Ed. by P. Jollés), pp. 9-31. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- Quader, S. 2005. Elaborate nests in a weaverbird: A role for female choice? *Ethology*, 111, 1073-1088.
- Qvarnström, A. et Forsgren, E. 1998. Should females prefer dominant males? *TREE*, 13, 498-501.
- Räsänen, K. et Kruuk, L. E. B. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21, 408-421.
- Ricklefs, R. E. 1984. Variation in the size and composition of eggs of the european starling. *The condor*, 86, 1-6.
- Robbins, C. T. 1983. Wildlife feeding and nutrition. (Ed. par. Academic Press: New York.
- Roberts, J. R. 2004. Factors affecting egg internal quality and egg shell quality in laying hens. *Poultry Science*, 41, 161-177.
- Ros, A. F. H., Dieleman, S. J. et Groothuis, T. G. G. 2002. Social stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: Support for the challenge hypothesis. *Horm Behav*, 41, 334-342.
- Rubolini, D., Romano, M., Boncoraglio, G., Ferrari, R. P., Martinelli, R., Galeotti, P., Fasola, M. et Saino, N. 2005. Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*larus michahellis*) chicks. *Horm Behav*, 47, 592-605.
- Rubolini, D., Romano, M., Martinelli, R. et Saino, N. 2006. Effects of elevated yolk testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-legged gull chicks. *Behav Ecol Sociobiol*, 59, 344-352.
- Rutstein, A. N., Gilbert, L., Slater, P. J. B. et Graves, J. A. 2004. Mate attractiveness and primary resource allocation in the zebra finch. *Anim Behav*, 68, 1087-1094.

Bibliographie

- Ryan, M. J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, 281, 1999 - 2003.
- Saino, N., Bertacche, V., Ferrari, R. P., Martinelli, R., Møller, A. P. et Stradi, R. 2002a. Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 269, 1729–1733.
- Saino, N., Ferrari, R. P., Martinelli, R., Romano, M., Rubolini, D. et Møller, A. P. 2002b. Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 269, 1005-1009.
- Sato, Y. et Watanabe, K. 1976. Lysozyme in hen blood serum. *Poultry Science*, 55, 1749-1756.
- Schielezeth, H. et Forstmeier, W. 2009. Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20, 416-420.
- Schwabl, H. 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc Natl Acad Sci USA*, 90, 11446-11450.
- Schwabl, H. 1996a. Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs. *J Exp Zool*, 276, 157-163.
- Schwabl, H. 1996b. Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comp Biochem Physiol*, 114A, 271-276.
- Searcy, W. A. 1992. Measuring responses of female birds to male. In: *Playback and studies of animal communication* (Ed. by P. K. McGregor), pp. 175-189. New York: Plenum Press.
- Sheldon, B. C. 2000. Differential allocation: Tests, mechanisms and implications. *TREE*, 15, 397-402.
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J. et Sendecka, J. 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402, 874-877.
- Silva, M. C., Boersma, P. D., MacKay, S. et Strange, I. J. 2008. Egg size and parental quality in thin-billed prions, *pachyptila belcheri*: Effects on offspring fitness. *Anim Behav*, 74, 1408-1412.
- Simmons, L. W. et Kvarnemo, C. 2006. Costs of breeding and their effects on the direction of sexual selection. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 273, 465-470.
- Sisk, C. L. et Foster, D. L. 2004. The neural basis of puberty and adolescence. *Nature Neuroscience*, 7, 1040-1047.
- Sockman, K. W. et Schwabl, H. 2000. Yolk androgens reduce offspring survival. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 267, 1451-1456.
- Sockman, K. W., Schwabl, H. et Sharp, P. J. 2001. Regulation of yolk-androgen concentrations by plasma prolactin in the american kestrel. *Horm Behav*, 40, 462-471.
- Sotherland, P. R. et Rahn, H. 1987. On the composition of bird eggs. *The Condor*, 89, 48-65.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Leitner, S., Goldsmith, A. R. et Catchpole, C. K. 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 272, 2037-2043.
- Spoon, T. R., Millam, J. R. et Owings, D. H. 2006. The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *nymphicus hollandicus*. *Anim Behav*, 71, 315-326.
- Steel, E., Follett, B. K. et Hinde, R. A. 1975. The role of short days in the termination of photorefractoriness in female canaries (*serinus canarius*). *J. Endocr*, 64, 451-464.
- Storey, C. R. et Nicholls, T. J. 1976. Some effects of manipulation of daily photoperiod on the rate of onset of a photorefractory state in canaries (*serinus canarius*). *Gen Comp Endocrinol*, 30, 204-208.
- Strasser, R. et Schwabl, H. 2004. Yolk testosterone organizes behavior and male plumage coloration in house sparrows (*passer domesticus*). *Behav Ecol Sociobiol*, 56, 491-497.

Bibliographie

- Styrsky, J. D., Eckerle, K. P. et Thompson, C. F. 1999. Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 266, 1253-1258.
- Suthers, R. A., Vallet, E. M., Tanvez, A. et Kreutzer, M. L. 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *J Neurobiol*, 60, 381-393.
- Tanvez, A., Amy, M., Chastel, O. et Leboucher, G. 2006. Maternal effects and b-carotene assimilation in canary chicks. *submitted*,
- Tanvez, A., Béguin, N., Chastel, O., Lacroix, A. et Leboucher, G. 2004. Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in canaries (*serinus canaria*). *Gen Comp Endocrinol*, 138, 113-120.
- Tanvez, A., Parisot, M., Chastel, O. et Leboucher, G. 2008. Does maternal social hierarchy affect yolk testosterone deposition in domesticated canaries? *Anim Behav*, 75, 929-934.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- Tobler, M., Nilsson, J.-A. et Nilsson, J. F. 2007. Costly steroids: Egg testosterone modulates nestling metabolic rate in the zebra finch. *Biol Lett*, 3, 408-410.
- Tregenza, T. et Wedell, N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Mol Ecol*, 9, 1013-1027.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Ed. by B. Campbell), pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am Zool*, 14, 249-264.
- Tschirren, B., Saladin, V., Fitze, P. S., Schwabl, H. et Richner, H. 2005. Maternal yolk testosterone does not modulate parasite susceptibility or immune function in great tit nestlings. *Journal of Animal Ecology*, 74, 675-682.
- Uller, T., Eklöf, J. et Andersson, S. 2005. Female egg investment in relation to male sexual traits and the potential for transgenerational effects in sexual selection. *Behav Ecol Sociobiol*, 57, 584-590.
- Vallet, E. M., Beme, I. et Kreutzer, M. L. 1998. Two-note syllables in canary songs elicits high levels of sexual displays. *Anim Behav*, 55, 291-297.
- Vallet, E. M. et Kreutzer, M. L. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim Behav*, 49, 1603-1610.
- Vallet, E. M., Suthers, R. A., Kreutzer, M. L. et Tanvez, A. 2006. Bilateral motor skills in domestic canary song. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 475-477.
- Verhulst, S. et Hut, R. A. 1996. Post-fledging care, multiple breeding and the costs of reproduction in the great tit. *Anim Behav*, 51, 957-966.
- Voigt, C. et Leitner, S. 1998. Breeding biology of the island canary *serinus canaria* (aves: Fringillidae) on the desertas island ilhéu chã. *Bol Mus Mun Funchal*, 50, 117-124.
- Warren, R. P. et Hinde, R. A. 1961. Does the male stimulate oestrogen secretion in female canaries? *Science*, 133, 1354-1355.
- Weatherhead, P. J. et Robertson, R. J. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: 'the sexy son hypothesis'. *Am Nat*, 113, 201-208.
- Wilkinson, L. 2007. Systat, version 12.0. (Ed. par SYSTAT Software Inc.). San Jose CA, USA.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of lack's principle. *Journal*, 320.
- Williams, T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: Effects on offspring fitness. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 69, 35-59.

Bibliographie

- Williamson, K. A., Surai, P. F. et Graves, J. A. 2006. Yolk antioxidants and mate attractiveness in the zebra finch. *Functional Ecology*, 20, 354-359.
- Yasmin, S. et Yahya, H. S. A. 1996. Correlates of mating success in indian peafowl. *Auk*, 113, 490-492.
- Young, C. E. et Rogers, L. J. 1978. Effects of steroidal hormones on sexual, attack, and search behavior in the isolated male chick. *Horm Behav*, 10, 107-117.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *J Theor Biol*, 53, 205-214.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. (Ed. par, 931 pp. Prentice-Hall: Upper Saddle River, NJ.
- Zeh, J. A. et Zeh, D. W. 1996. The evolution of polyandry i: Intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 263, 1711-1717.
- Zeh, J. A. et Zeh, D. W. 1997. The evolution of polyandry ii: Post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proc R Soc Lond B, Biol Sci*, 264, 69-75.

Annexes

- Sommaire des figures -

In.5.A	Représentation schématique d'un œuf. Principaux constituants	p. 30
In.5.B	Différence de composition des œufs selon la précocité des espèces	p. 30
In.5.C	Schéma général de la régulation hormonale en période de reproduction	p. 32
In.5.D	Oviducte d'oiseau	p. 33
In.5.E	Développement embryonnaire chez les oiseaux	p. 34
In.6.A	Œufs de différentes espèces	p. 40
In.7.B	Image de la surface interne d'une coquille d'œuf	p. 42
In.7.C	Représentation schématique de la conformation tridimensionnelle d'un lysozyme	p. 42
In.7.D	Le β -carotène	p. 45
In.7.E	Schéma simplifié du métabolisme de la testostérone	p. 46
In.8.A	Zone de présence de la perdrix grise	p. 52
In.8.B	Marque ventrale d'une perdrix grise	p. 52
In.8.C	Dimorphisme sexuel chez la perdrix grise	p. 54
In.8.D	Sonagrammes et oscillogrammes des appels type "porte-rouillée" de mâles de perdrix grise	p. 56
In.8.E	La reproduction chez la perdrix grise	p. 57
In.9.A	Le canari domestique commun, des phénotypes variés	p. 60
In.9.B	Œufs et jeunes canaris domestiques communs	p. 60
In.9.C	Les noyaux du chant chez l'oiseau	p. 62
In.9.D	Schéma de l'organe phonatoire des oiseaux, la syrinx	p. 64
In.9.E	Sonagramme d'un chant de canari domestique mâle	p. 65
In.9.F	Sonagramme d'une phrase A ou phrase sexy	p. 65
MM.1	Représentation schématique des caissons d'isolation acoustique	p. 73

I.A	Représentation schématique des tests de choix de partenaire chez la perdrix	p. 94
I.B	Représentation schématique des tests de choix de partenaire chez le canari	p. 94
I.C	Moyennes des caractéristiques des œufs et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux chez la perdrix	p.105
I.D	Moyennes des caractéristiques des œufs et différences significatives entre les trois groupes expérimentaux chez le canari	p.106
I.E	Masse de l'albumen selon le rang de ponte d'œufs de canari domestique	p.107
I.F	Taux d'éclosion des œufs incubés et de survie des jeunes à 21 jours. Les œufs sont pondus par des femelles de perdrix grises appariées avec leur mâle préféré ou non-préfééré.	p.109
II.A	Représentation schématique des tests de dominance chez la perdrix	p.127
II.B	Composition d'une interaction de chants en recouvrement	p.128
II.C	Moyennes des caractéristiques des œufs et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux chez la perdrix	p.138
II.D	Moyennes des caractéristiques des œufs et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux chez le canari	p.139
II.E	Quantité moyenne de testostérone dans le vitellus en fonction de l'âge de femelles perdrix et de leur appariement avec des mâles dominants ou subordonnés	p.140
II.F	Evolution de la masse moyenne de l'albumen avec le rang de ponte des œufs de perdrix selon l'appariement des femelles avec des mâles dominants ou subordonnés	p.140
II.G	Volume moyen de l'œuf selon le rang de ponte des œufs de perdrix, ainsi que de l'âge des femelles.	p.144
II.H	Evolution de la masse moyenne de l'albumen avec le rang de ponte des œufs de perdrix selon l'âge des femelles.	p.145
III.A	Composition d'une séquence de chants	p.163
III.B	Latences moyennes entre le changement de photopériode et la ponte du premier œuf par des femelles canari soumises à la diffusion de chant contenant des phrases G, A ou F.	p.165
III.C	Moyennes des caractéristiques des œufs et différences significatives entre les deux groupes expérimentaux chez le canari	p.170

IV.A	Taux moyen de testostérone dans le vitellus, quantité moyenne de testostérone et masse moyenne du vitellus selon le rang de ponte d'œufs de canari domestique. Comparaison des différentes expériences	p.184
IV.B	Taux moyen de testostérone dans le vitellus, quantité moyenne de testostérone et masse moyenne du vitellus selon le rang de ponte d'œufs de canari domestique de l'ensemble des expériences	p.185
IV.C	Taux moyen de testostérone dans le vitellus selon l'ordre de ponte des œufs de perdrix de l'expérience du chapitre II	p.188

- Sommaire des Tables –

In.7.A	Effets à court terme (jusqu'à la sortie du nid) d'une injection de testostérone dans le vitellus chez l'oiseau	p. 49
I.A	Comparaison des caractéristiques de la ponte chez la perdrix grise et le canari domestique selon le degré de préférence pour le partenaire, ainsi que, dans le cas du canari, l'absence de partenaire	p.100
I.B	Comparaison des caractéristiques des œufs chez la perdrix grise et le canari domestique selon le degré de préférence pour le partenaire, ainsi que, dans le cas du canari, l'absence de partenaire	p.101
I.C	Comparaison des caractéristiques des jeunes de perdrix grise selon le degré de préférence de leur mère pour son partenaire.	p.109
II.A	Rang des mâles de perdrix grise et interactions face aux femelles	p.127
II.B	Comparaison des caractéristiques de la ponte selon le statut social du partenaire chez la perdrix grise ou le statut du chant diffusé chez le canari domestique	p.132
II.C	Comparaison des caractéristiques des œufs selon le statut social du partenaire chez la perdrix grise ou le statut du chant diffusé chez le canari domestique	p.137
II.D	Comparaison des caractéristiques de la ponte et des œufs selon l'âge de la femelle de perdrix grise.	p.143
III.A	Comparaison des caractéristiques de la ponte et des caractéristiques des œufs selon le chant diffusé à des femelles de canari domestique.	p.166

- Abréviations utilisées dans la thèse -

1MAN	Noyau latéral magnocellulaire du nidopallium antérieur
CEBC	Centre d'études biologiques de Chizé
CNRS	Centre national de la recherche scientifique
DISAV	Dipartimento di scienze dell'ambiente e della vita
DLM	Noyau médian du thalamus dorsolatéral
DM	Noyau intercolliculaire dorso médian
FSH	Follicular secreting hormone
GLMM	Analyses de variances imbriquées utilisant le modèle linéaire général mixte avec intersection randomisée
GnRH	Gonadotrophic releasing hormone
Groupe A	Femelles soumises à des chants contenant des phrases de type A
Groupe D+	Femelles appariées avec des mâles dominants
Groupe D-	Femelles appariées avec des mâles dominés
Groupe F	Femelles soumises à des chants contenant des phrases de type F
Groupe G	Femelles soumises à des chants contenant des phrases de type G
Groupe NP	Femelles appariées avec des mâles non-préférés
Groupe P	Femelles appariées avec des mâles préférés
Groupe R-	Femelles soumises à des chants ayant été recouverts par d'autres chants
Groupe R+	Femelles soumises à des chants ayant recouvert d'autres chants
Groupe S	Femelles non-appariées
HVC	Haut centre vocal
JL	Jours longs (16h de lumière / 8h d'obscurité)
JC	Jours courts (8h de lumière / 16h d'obscurité)
LECC	Laboratoire d'éthologie et cognition comparées
Nif	Noyau interfacial
nXIIts	Noyau de la 12 ^{ème} paire de nerfs crâniens
PBS	Solution tampon phosphate
PHA-P	Phytohemagglutinine (lectine de haricot rouge)
PSA	Posture de sollicitation à l'accouplement
RA	Noyau robuste de l'archéostriatum
UNIPMN	Università degli studi del Piemonte orientale -Amedeo Avogadro-
UPO	Université de Paris ouest - Nanterre la Défense
WWI	Index de l'épaisseur de l'aile

- Noms latins des espèces -

(Linné, 1758-59)

Accenteur mouchet	<i>Prunella modularis</i>
Autruche d'Afrique	<i>Struthio camelus</i>
Bec-en-ciseaux noir	<i>Rynchops niger</i>
Bruant à gorge noire	<i>Amphispiza bilineata</i>
Bruant des marais	<i>Melospiza Georgiana</i>
Caille japonaise	<i>Coturnix japonica</i>
Caille peinte	<i>Coturnix chinensis</i>
Canard colvert	<i>Anas platyrhynchos</i>
Canari domestique	<i>Serinus canaria</i>
Carouge à épaulettes	<i>Agelaius phoeniceus</i>
Casoar à casque	<i>Casuarius casuarius</i>
Colin de Gambel	<i>Callipepla gambelii</i>
Colin écaillé	<i>Callipepla squamata</i>
Coq doré	<i>Gallus gallus</i>
Cormoran à aigrette	<i>Phalacrocorax auritus</i>
Crécerelle d'Amérique	<i>Kawanaphila nartee</i>
Criquet	<i>Larus fuscus</i>
Gobemouche à collier	<i>Ficedula albicollis</i>
Goéland brun	<i>Falco sparverius</i>
Goéland leucophée	<i>Larus michahellis</i>
Guira cantara	<i>Guira guira</i>
Guillemot de Brunnich	<i>Uria lomvia</i>
Diamant mandarin	<i>Taeniopygia guttata</i>
Etourneau sansonnet	<i>Sturnus vulgaris</i>
Haricot rouge	<i>Phaseolus vulgaris</i>
Hirondelle bicolore	<i>Tachycineta bicolor</i>
Hirondelle de cheminée	<i>Delichon urbica</i>
Hirondelle de fenêtre / rustique	<i>Hirundo rustica</i>
Ibis blanc	<i>Eudocimus albus</i>
Jacana à longue queue	<i>Hydrophasianus chirurgus</i>
Jardinier à nuque rose	<i>Chlamydera nuchalis</i>
Junco ardoisé	<i>Junco hyemalis</i>
Lézard anolis vert	<i>Anolis carolinensis</i>
Lézard montane	<i>Bassiana dupperreyi</i>
Malaria	<i>Plasmodium relictum</i>
Mérion superbe	<i>Malurus cyaneus</i>
Merle noir	<i>Turdus merula</i>
Mésange à tête noire	<i>Poecile atricapillus</i>
Mésange charbonnière	<i>Parus major</i>
Moineau domestique	<i>Passer domesticus</i>
Mouette rieuse	<i>Larus ridibundus</i>
Océanite cul-blanc	<i>Oceanodroma leucorhoa</i>
Paon bleu	<i>Pavo cristatus</i>
Perdrix grise	<i>Perdix perdix</i>
Perdrix rouge	<i>Alectoris rufa</i>
Perruche callopsitte	<i>Nymphicus hollandicus</i>
Phragmite des joncs	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
Poule domestique	<i>Gallus gallus</i>
Roselin familier	<i>Carpodacus mexicanus</i>
Rosignol Philomèle	<i>Luscinia megarhynchos</i>
Sarcelle à ailes bleues	<i>Anas discors</i>
Tisserin baya	<i>Ploceus philippinus</i>
Tisserin gendarme	<i>Ploceus cucullatus</i>
Troglodyte familier	<i>Troglodytes aedon</i>
Tyran tritri	<i>Tyrannus tyrannus</i>

**- Article concernant l'expérience sur la perdrix du chapitre I -
soumis à Animal Behaviour**

**Influence of mating preferences on yolk testosterone in
the Grey Partridge, *Perdix perdix***

V. Garcia-Fernandez^a, B. Guasco^c, A. Tanvez^c, A. Lacroix^b,
M. Cucco^c, G. Leboucher^a, G. Malacarne^c

^a Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris
Ouest Nanterre La Défense

^b Laboratoire d'Analyses Biologiques, CNRS-UPR1934, Centre d'Etude
Biologiques de Chizé

^c Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e della Vita, Università degli Studi del
Piemonte Orientale Amedeo Avogadro

ABSTRACT

In precocial bird species, the eggs constitute most of the maternal investment because parents do not feed the young after they hatch. Maternal testosterone in egg yolk influences embryo and chick's development. Females deposit this testosterone in the eggs as a response to the environment experienced during the laying period, including the quality of their mate. In order to assess the relevance of female's mate selection on egg composition in the grey partridge, *Perdix perdix*, breeding females were tested in a choice trial where they were allowed to choose between two males. After choice trials, females were mated either with their preferred male (P group) or with the non-preferred one (NP group). However eggs laid by females of the two groups did not differ significantly in mass, females of the P group laid eggs with a higher yolk testosterone concentration than did females of the NP group. This study agrees with previous work pointing out that partner attractiveness may play an important role in the transfer of maternally derived egg components.

KEYWORDS

egg testosterone, mate choice, maternal investment, *Perdix perdix*

INTRODUCTION

Maternal effects are defined as non-genetic mechanisms that can adapt the progeny's phenotype as an evolutionary response to natural selection (Mousseau & Fox 1998). In oviparous vertebrates, all the resources needed by the embryo to develop must be present in the egg laid by the female. After laying, no further adjustments to egg components are possible so maternal resource allocation is limited, therefore, to a narrow window of time, contrary to what occurs in viviparous species. Hence, in oviparous species, the pre-laying parental effort takes a determinant place in the development of the embryo. Moreover, the allocation of resources to eggs could potentially influence the expression of genes and the fitness of offspring (Bolton 1991; Clutton-Brock 1991; Williams 1994; Lovern & Wade 2003; Pilz et al. 2004; Mansour et al. 2007). Resources allocation should be costly for the female (Gil et al. 1999; Pilz et al. 2003), hence a differential allocation can be related to the expected fitness of the young (Stearns 1992).

Quality of eggs has been found to be influenced by environmental conditions experienced by the mother before and during egg formation (Schwabl 1996a), and also by the characteristics of the partner (Burley 1988; Sheldon 2000). Features of the mother's environment may be translated into the differential deposition of

several substances in eggs, such as corticosterone (Pike & Petrie 2005; Rubolini et al. 2005), androgens (Schwabl 1993; Gil et al. 1999), carotenoids (Blount et al. 2002; Williamson et al. 2006), and lysozyme (an important albumen antimicrobial component; Saino et al. 2002; Cucco et al. 2007). Females might adjust their investment as a function of the perceived quality of their mates.

Females paired with attractive males may invest more in their current breeding effort. For instance, female canaries, *Serinus canaria*, laid more eggs when listening to males with a large repertoire of songs (Kroodsma 1976), female mallards, *Anas platyrhynchos*, laid larger eggs when mated with more attractive males (Cunningham & Russel 2000), and female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, mated to attractive males, deposit in their eggs more carotenoids and vitamin E (Williamson et al. 2006). Several studies found that females paired with highly attractive mates deposited more androgens in their eggs compared to females mated to less attractive males (in the canary, Gil et al. 1999; in the peafowl, *Pavo cristatus*, Loyau et al. 2007; rev. in Kingma et al. 2008). This differential deposition of androgens might be a mechanism by which females could adjust the development of their nestlings: experimentally increased levels of androgens in the yolk are positively related to chick growth and begging (Schwabl 1996b; Eising et al. 2001; Eising & Groothuis 2003) and strength of the neck muscles (Lipar & Ketterson 2000). Early testosterone treatment enhances the probability of aggressive behavior and positively influences social status (Young & Rogers 1978; Groothuis & Meeuwissen 1992; Ros et al. 2002), and it could have long term effects, e.g. a better development of sexual characteristics (Schwabl 1993; Strasser & Schwabl 2004; but see Groothuis et al. 2005), and later it may affect reproductive success in adulthood (Clark & Galef 1995). However, yolk androgens can also entail costs for the offspring. In several species, testosterone treatments have been shown to depress immune function of male adults (Duffy et al. 2000; Peters 2000) or of young hatched from treated eggs (Andersson et al. 2004; Müller et al. 2005), yet, recent studies did not find any negative effect of testosterone on immune function (Rubolini et al. 2006), and in some species a positive effect was found (Navara et al. 2006; Cucco et al. 2008).

The grey partridge, *Perdix perdix*, is a species that lays numerous and relatively large eggs. Young are precocial and hatch well developed, so post-hatching investment is weak and the main investment occurs during egg formation (Potts 1986). Consequently, the grey partridge is a good model for the study of differential allocation of prenatal maternal resources.

The aim of this study was to determine the extent to which allocation of maternal resources is affected by a prominent event of the reproductive season, the active mate choice. After a choice trial, each individual of one group of females (P group) was paired with the male she preferred, while the other group of females (NP group) was paired with non-preferred males. We hypothesized that females paired with preferred males would invest more in terms of egg mass than females paired with non-preferred males, as previously shown in others species (Rintamaki et al. 1998; Cunningham & Russel 2000; Gilbert et al. 2006; Loyau et al. 2007). We also tested whether or not females paired with their preferred males

would deposit more testosterone in egg yolks, as previously found in a few species (Gil et al. 1999; Tanvez et al. 2004; Loyau et al. 2007; rev in Kingma et al. 2008).

METHODS

We studied 18 males and 18 females, randomly selected from a breeding farm stock in Alessandria, NW Italy (Cucco et al. 2006a; 2007). The animals were kindly provided for a period of 5 months by the breeding farm owned by Dr. G. De Vito. At the end of the experiment, the animals were given back to the breeder. They were intended to be released into the wild. The experiment was performed under proper legislation by the European law. The study was conducted in the breeding farm under license number 000al705 of the Provincia di Alessandria administration and ASL 20 veterinary agency.

All birds were one-year-old and in their first reproductive season. Throughout the year, the birds were maintained in natural light and temperature conditions. Partridges were housed in small groups of 4 individuals, in outdoor aviaries (6 m long x 3 m wide x 2 m high). Groups were exclusively composed of individuals of the same sex, and females and males had only visual or acoustic contacts during the pre-experimental period. The floor of the aviaries was the natural ground with grass clumps. Each aviary was provided with food and water containers and two wood shelters (0.5 m long x 0.5 m wide x 0.5 m high). Moreover a synthetic cover was disposed above each aviary. Ash was provided in a hollow placed in a corner of the aviary allowing partridges to rub themselves against parasites. The rearing food was a powdered mixture, commonly used by aviculturists to provide proper nutrition during egg laying. Food and water were provided *ad libitum*.

Choice Tests

At the beginning of the breeding season (from 14 February to 22 March 2006), we conducted trials on female mate choice. The birds were grouped in nine sets of two males and two females. Following Leonard & Zanette (1998), each female was allowed to choose between the two males of her set in a test cage (Figure 1). The experimental test aviary had the same size as the breeding aviaries. Wire mesh partitions divided the aviary into a front compartment, enclosing the tested females, and two back compartments, housing the males. The back part was divided in two sectors by an opaque partition that did not allow the males in each part to see the other male. During each trial, two observers sat one meter outside the aviary, the first one near the aviary's back and the other one in front. The two males were placed in the experimental aviary five minutes before the trial to grow familiar with the apparatus. Males quickly became accustomed to their surroundings and consistently displayed normal behaviour. The females were placed, one at a time, in the front part of the aviary. Before the trial, the female was kept waiting five minutes in a small enclosure positioned in the middle of the front part. During this period, she could freely see and hear the two males. The choice trial began with the withdrawal of the enclosure. For 20 minutes, the female could freely move in the whole front part of the aviary. The two observers

recorded the amount of time she spent in front of each male. Each female was tested three times, on different days, with the same pair of males and we switched the males' positions at each trial. We did not find any significant effect resulting from the position of the males (the difference in time spent by the female in each side during the three choice trials; repeated measures two way-ANOVA: effect of side, $F_{1,16} = 0.94$, $p = 0.35$; effect of test number, $F_{2,16} = 0.64$, $p = 0.53$; interaction, $F_{2,16} = 0.58$, $p = 0.56$). We considered the male near which the female spent most time as the preferred one. Female preference did not significantly change from one trial to another (the difference in time spent by the female in front of the preferred male during the three choice trials; repeated measures ANOVA, with the test number as repeated factor: $F_{1,7} = 1.02$; $p = 0.46$).

After choice trials, we assigned the females to one of two breeding groups. The first one was formed by 18 females mated with males preferred during the trials (P group: females of this group spent on average $72.6\% \pm 5.2$ s.e. of their trial time in front of the preferred male), whereas the second group was formed by 18 females mated with males that were not preferred during the trials (NP group: females of this group spent less trial time in front of their mate, on average $34.5\% \pm 4.7$ s.e. of time). We placed each pair in a breeding aviary (6 x 6 m size) on 29 March 2006. In May, the hens started to lay their eggs.

Male Characteristics

We measured some male characteristics in order to check whether any of these characteristics was related to female preference during choice trials. All measures were collected two weeks before choice trials; in detail: a) tarsus length (with a caliper, ± 0.1 mm accuracy); b) body mass (with an electronic balance, ± 1 g accuracy); c) haematocrit, according to Béguin et al. 1998, 100 μ l of blood were collected in heparinized capillary tubes, after puncture in the wing vein, then capillaries were centrifuged for 5 min at 10,000 RPM and afterward the length of the tube's layer of packed red blood cells, ± 1 mm accuracy, was divided by the total length of the blood sample to obtain the haematocrit value; d) cellular immunity was evaluated by the cutaneous response to an injection of phytohaemagglutinin (PHA), a foreign antigen that causes T lymphocyte proliferation and local swelling (Lochmiller et al. 1993). A small area on the right wing web was marked with non-toxic ink. The thickness of the wing web was measured with a gauge (Alpa® S.p.A., Milan, accuracy of 0.01 mm), then the web area was injected intradermally with 0.25 mg of PHA (Sigma® L 8754, St. Louis, MO) dissolved in 0.05 ml of phosphate-buffered saline (PBS). After 24 h, the wing web thickness in the marked area was re-measured. The subcutaneous injection with PHA produces only a local inflammation without any other adverse effect, and the increased wing web thickness is directly related to the condition of the immune system (Merino et al. 1999; Smits et al. 1999).

Egg Collection and Analyses

We inspected the aviary and collected eggs ($N = 287$) daily during the laying period. In order to simulate natural conditions, eggs removed from the nest were

replaced by others obtained from commercial breeders. Females laid a mean of 15.9 eggs. All eggs were weighed with an electronic balance (± 0.1 g accuracy). A number of these eggs were taken for biochemical analyses (lab eggs, $N = 119$). We took the first, second, fifth, eighth, 11th, 14th, 17th and 20th eggs of all females, with the exception of two females that stopped laying before the eighth egg, three other females before the 11th and another one before the 14th. After having separated the yolk from the albumen, we froze eggs at -20 °C. Sampled eggs were attributed a random number to avoid any effect of an indication of their group during the analyses.

Yolk testosterone concentration was determined by radioimmunoassay at the CEBC labs (CNRS Chizé, France) according to Tanvez et al. (2004). Each yolk was homogenized before analysis (Lipar et al. 1999). Testosterone was extracted from the yolk with diethylether and then assayed in the same assay using [1,2,6,7,³H]-Testosterone (Amersham, France) and a rabbit specific testosterone antibody (sensitivity: 5.4 pg/mg of yolk, intra-assay coefficient of variation: 8.0 %). Bound and free fractions were separated by adsorption using the dextran-coated charcoal method and the bound fractions were counted with a Packard® 1600 liquid scintillator counter.

Statistical Analysis

Difference in numbers of eggs laid by females of the P or NP groups, latencies between the pair formation and the first egg-laying, and the total duration of the laying period were analysed with t-tests.

The effects of mate preference on egg mass and testosterone concentration in the yolk were analysed using a random slopes linear mixed models (LMM procedure in SYSTAT® 12, Systat Software, Cranes Software International Ltd., Wilkinson 2007; Schielzeth & Forstmeier 2009), with the preference group as a fixed effect. Because each female laid several eggs, characteristics of both eggs and hatched siblings may not be independent. Besides, the number of possible male-female combinations decreased, because in the choice tests the adults were grouped in nine sets of two males and two females. Hence, to control for the potential effects of parents and sets in this experiment, we inserted the parent identity and the choice set as random effects in all the analyses. To test for possible effects of egg position along the laying sequence (Soma et al. 2009), laying order was inserted as a covariate in all mixed models. Values are reported as mean \pm s.e.

RESULTS

Male Characteristics and Female Preference

Physiological and anatomical characteristics of males did not differ between preferred and non-preferred males (t-tests; Tarsus length = 46.22 ± 0.72 mm for P males vs 46.00 ± 0.83 mm for NP males, t-test: $t_{16} = 0.20$, $p = 0.84$; Body mass = 354.78 ± 15.43 g for P males vs 352.33 ± 10.07 g for NP males, t-test: $t_{16} = 0.13$; $p = 0.90$; Haematocrit = 45.75 ± 1.23 for P males vs 43.63 ± 0.86 for NP males, t-test: $t_{16} = 1.41$, $p = 0.18$; Cellular immunity = 0.89 ± 0.16 mm for P males vs 0.91 ± 0.14 mm for NP males, t-test: $t_{16} = 0.11$, $p = 0.92$).

Laying and Egg Characteristic

Females paired with preferred (P group females) or non preferred males (NP group females) did not differ significantly in the number of eggs laid (17.33 ± 2.20 eggs for the P group, and 15.11 ± 2.20 eggs for the NP group; t-test: $t_{16} = 0.77$; $p = 0.45$), the latency between the pair formation and the laying of the first egg (30.44 ± 3.63 days for the P group, and 29.89 ± 2.78 days for the NP group; t-test: $t_{16} = 0.12$; $p = 0.90$), and the total duration of the laying period (26.56 ± 3.35 days for the P group and 25.89 ± 3.37 days for the NP group; t-test: $t_{16} = 0.14$; $p = 0.89$).

Eggs laid by P or NP group females did not significantly differ in total mass (LMM: Treatment: $F_{1,264} = 0.08$, $p = 0.78$, Laying order: $F_{1,264} = 2.20$, $p = 0.16$), but were significantly different in yolk testosterone concentration (LMM: Treatment: $F_{1,97} = 4.34$, $p < 0.05$, Laying order: $F_{1,97} = 1.59$, $p = 0.21$). Specifically, the P group females laid eggs with a greater concentration of testosterone than NP group females (Figure 2).

DISCUSSION

Our study was designed to examine whether a female's active mate preference affects the allocation of maternal resources (Burley 1988; Sheldon 2000). We did not find any significant difference in egg mass. The lack of significant differences in our species could be due to an absence of any female preference effect on mass, but also to the high repeatability of egg mass as a reproductive trait (Christians 2002; Cucco et al. 2006b). Our result is in agreement with studies on the collared flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, the domesticated canary, and the house sparrow, *Passer domesticus*, (Mazuc et al. 2003a; Tanvez et al. 2004; Michl et al. 2005), but contrasts with data obtained on the mallard, the Chinese quail, *Coturnix chinensis*, the peafowl, and the zebra finch, which laid larger eggs when mated with more attractive males (Cunningham & Russel 2000; Gilbert et al. 2006; Loyau et al. 2007).

Our results indicate that testosterone concentration in grey partridge egg yolk was influenced by female mate preference. Eggs laid by females of the preferred P group contained significantly more testosterone in their yolk than those laid by females of the non-preferred NP group. This result is consistent with those obtained in other species (rev. in Kingma et al. 2008). Female barn swallow, *Hirundo rustica*, increased yolk androgens concentration when mated to males with experimentally elongated tails (Gil et al. 2006), or to more colourful males (Safran et al. 2008); female canaries deposited significantly higher amounts of testosterone when exposed to song with attractive phrases than females in acoustic isolation (Gil et al. 2004; Tanvez et al. 2004); blue tit, *Parus caeruleus*, females laid eggs with higher testosterone concentration when mated with control males than with males with an artificial reduction of the crown UV coloration (Kingma et al. 2006); zebra finches and peafowl increased yolk testosterone when paired with attractive males (Gil et al. 1999; Loyau et al. 2007).

To our knowledge, there have been only a few studies that have not supported the hypothesis of an increase of testosterone with male attractiveness: in the collared flycatcher, the house sparrow and the canary, females exposed to attractive male stimuli did not produce eggs with more testosterone (Mazuc et al. 2003b; Marshall et al. 2005; Michl et al. 2005). In this study, we observed that male characteristics (body mass, tarsus length) and male conditions (haematocrit, immune response) were not related to female choice. It is likely that other, not investigated, traits were considered by females - perhaps vocal performance and vigilance behaviour would deserve particular attention (Dahlgren 1990; Beani & Dessì-Fulgheri 1995).

It is debatable how egg testosterone, as a maternal effect, can have beneficial effects and, in a long-term perspective, how it may influence fitness-related traits. Indeed, both positive and negative effects have been reported in different species and considering different traits (Groothuis et al. 2005). An experimental increase in testosterone levels during embryonic development was found to be immunosuppressive on young Chinese painted quail (Andersson et al. 2004) and black-headed gull, *Larus ridibundus*, (Müller et al. 2005). On the other hand, in the yellow-legged gull, *Larus michahellis*, egg testosterone did not negatively affect chick immunity (Rubolini et al. 2006), and in the partridge, a testosterone injection into the egg enhanced both growth and immunity in the early period of life (Cucco et al. 2008).

Conclusions

Evidence of a relationship between female preference and egg or chick characteristics is mixed as previously reported (Kingma et al. 2008). Whereas our study failed to show any influence of maternal preference on egg number or mass, testosterone concentration in egg yolk can be influenced by maternal preference in the grey partridge.

Acknowledgments

We thank E. Cantone and A. Russo for help in the field work, and T. Gagie for useful comments on the manuscript. This study was supported by Fondazione Lagrange Torino, ATF Alessandria and 60 MURST grants.

Figure 1. Front view of the choice trial aviary. The two males were placed in the back, in two compartments separated by a solid partition. The female was placed in the front part of the aviary. During the first 5 min the female was enclosed in a small cage in the middle of front area, so she could see both males. In the following 15 min the female could freely move and the time she spent in front of each male was measured.

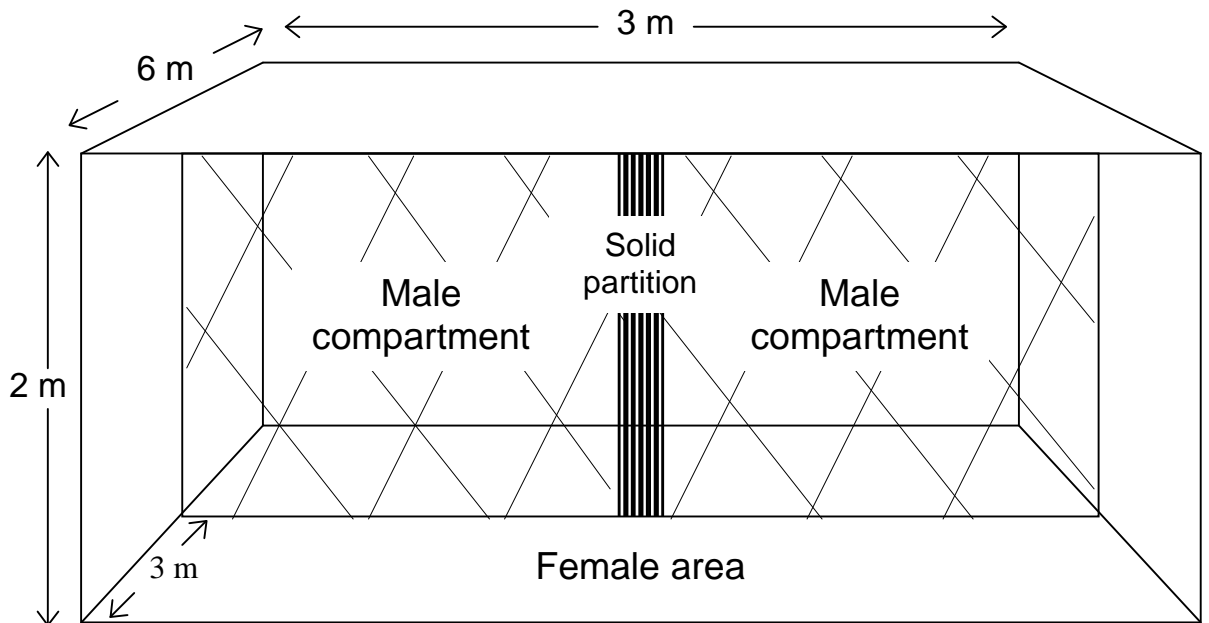
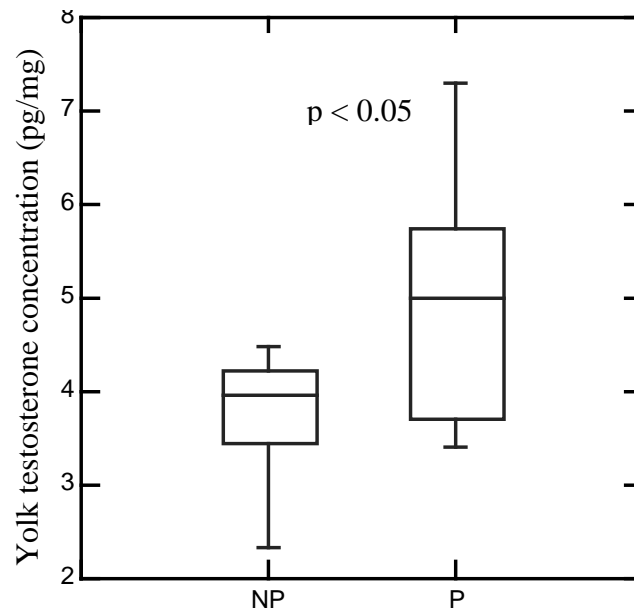


Figure 2. Comparison of yolk testosterone concentration of eggs laid by females of P and NP groups.



References

- Andersson, S., Uller, T., Lohmus, M. & Sundström, F.** 2004. Effects of egg yolk testosterone on growth and immunity in a precocial bird. *J. Evol. Biol.*, **17**, 501-505.
- Beani, L. & Dessì-Fulgheri, F.** 1995. Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour*, **49**, 347-356.
- Béguin, N., Leboucher, G. & Kreutzer, M. L.** 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **135**, 1185-1196.
- Blount, J. D., Surai, P. F., Nager, R. G., Houston, D. C., Møller, A. P., Trewby, M. L. & Kennedy, M. W.** 2002. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 29-36.
- Bolton, M.** 1991. Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *The Journal of Animal Ecology*, **60**, 949-960.
- Burley, N. T.** 1988. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *The American Naturalist*, **132**, 611-628.
- Christians, J. K.** 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society*, **77**, 1-26.
- Clark, M. M. & Galef, B. G., Jr.** 1995. Prenatal influences on reproductive life history strategies. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 151-153.
- Clutton-Brock, T. H.** 1991. *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G. & Ottonelli, R.** 2006a. Effects of β -carotene supplementation on chick growth, immune status and behaviour in the grey partridge, *Perdix perdix*. *Behavioural Processes*, **73**, 325-332.
- Cucco, M., Malacarne, G., Ottonelli, R. & Patrone, M.** 2006b. Repeatability of cell-mediated and innate immunity, and other fitness-related traits, in the grey partridge. *Can. J. Zool.*, **84**, 72-79.
- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G. & Ottonelli, R.** 2007. Effects of β -carotene on adult immune condition and antibacterial activity in the eggs of the Grey Partridge, *Perdix perdix*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **147**, 1038-1046.
- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G., Ottonelli, R. & Tanvez, A.** 2008. Yolk testosterone levels and dietary carotenoids influence growth and immunity of grey partridge chicks. *General and Comparative Endocrinology*, **156**, 418-425.
- Cunningham, E. J. A. & Russel, A. F.** 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, **404**, 74-77.
- Dahlgren, J.** 1990. Females choose vigilant males: an experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix*. *Animal Behaviour*, **39**, 646-651.
- Duffy, D. L., Bentley, G. E., Drazen, D. L. & Ball, G. F.** 2000. Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult European starlings. *Behavioral Ecology*, **11**, 654-662.
- Eising, C. M. & Groothuis, T. G. G.** 2003. Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Animal Behaviour*, **66**, 1027-1034.
- Eising, C. M., Eikenaar, C., Schwabl, H. & Groothuis, T. G. G.** 2001. Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 839-846.
- Gil, D., Graves, J. A., Hazon, N. & Wells, A.** 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in Zebra Finch eggs. *Science*, **286**, 126-128.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. & Kreutzer, M. L.** 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to attractive male song. *Hormones and Behavior*, **45**, 64-70.
- Gil, D., Ninni, P., Lacroix, A., De Lope, F., Tirard, C., Marzal, A. & Møller, A. P.** 2006. Yolk androgens in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of some adaptive hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 123-131.

- Gilbert, L., Williamson, K. A., Hazon, N. & Graves, J. A.** 2006. Maternal effects due to male attractiveness affect offspring development in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1765-1771.
- Groothuis, T. G. G. & Meeuwissen, G.** 1992. The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young Black-headed gulls. *Animal Behaviour*, **43**, 189-208.
- Groothuis, T. G. G., Müller, W., Von Engelhardt, N., Carere, C. & Eising, C. M.** 2005. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **29**, 329-352.
- Kingma, S. A., Komdeur, J., Vedder, O., von Engelhardt, N., Korsten, P. & Groothuis, T. G. G.** 2006. Rapid changes in maternal yolk hormone deposition in response to manipulated male attractiveness. In: *Avian sex allocation and ornamental coloration. A study on blue tits* (Ed. by Korsten, P.), pp. 73-86.
- Kingma, S. A., Komdeur, J., Vedder, O., von Engelhardt, N., Korsten, P. & Groothuis, T. G. G.** 2008. Manipulation of male attractiveness induces rapid changes in avian maternal yolk androgen deposition. *Behavioral Ecology*? 1-8.
- Kroodsmma, D. E.** 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, **192**, 574-575.
- Leonard, M. L. & Zanette, L.** 1998. Female mate choice and male behaviour in domestic fowl. *Animal Behaviour*, **56**, 1099-1105.
- Lipar, J. L. & Ketterson, E. D.** 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 2005-2010.
- Lipar, J. L., Ketterson, E. D., Nolan, V., Jr. & Casto, J. M.** 1999. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. *General and comparative endocrinology*, **115**, 220-227.
- Lochmiller, R. L., Vestey, M. R. & Boren, J. C.** 1993. Relationship between protein nutritional status and immuno-competence in northern bobwhite chicks. *The Auk*, **110**, 503-510.
- Lovern, M. B. & Wade, J.** 2003. Yolk testosterone varies with sex in eggs of the lizard, *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Zoology*, **295**, 206-210.
- Loyau, A., Saint Jalme, M., Mauget, R. & Sorci, G.** 2007. Male sexual attractiveness affects the investment of maternal resources into the eggs in peafowl (*Pavo cristatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1043-1052.
- Mansour, N., Lahnsteiner, F. & Patzner, R. A.** 2007. Distribution of lipid droplets is an indicator for egg quality in brown trout, *Salmo trutta fario*. *Aquaculture*, **273**, 744-747.
- Marshall, R. C., Leisler, B., Catchpole, C. K. & Schwabl, H.** 2005. Male song quality affects circulating but not yolk steroid concentrations in female canaries (*Serinus canaria*). *The Journal of Experimental Biology*, **209**, 4593-4598.
- Mazuc, J., Chastel, O. & Sorci, G.** 2003a. No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology*, **14**, 340-346.
- Mazuc, J., Bonneaud, C., Chastel, O. & Sorci, G.** 2003b. Social environment affects female and egg testosterone levels in the house sparrow (*Passer domesticus*). **6**, 1084-1090.
- Merino, S., Martinez, J., Møller, A. P., Sanabria, L., De Lope, F., Perez, J. & Rodriguez-Caabeiro, F.** 1999. Phytohaemagglutinin injection assay and physiological stress in nestling house martins. *Animal Behaviour*, **58**, 219-222.
- Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegia, L. Z. & Schwabl, H.** 2005. Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behavioral Ecology*, **16**, 383-388.
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W.** 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in ecology and evolution*, **13**, 403-407.
- Müller, W., Groothuis, T. G. G., Kasprzik, A., Dijkstra, C., Alatalo, R. V. & Siitari, H.** 2005. Prenatal androgen exposure modulates cellular and humoral immune function of black-headed gull chicks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**, 1971-1977.

- Navara, K. J., Siefferman, L. M., Hill, G. E. & Mendonca, M. T.** 2006. Yolk androgens vary inversely to maternal androgens in Eastern Bluebirds: an experimental study. *Functional Ecology*, **20**, 449-456.
- Peters, A.** 2000. Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 883-889.
- Pike, T. W. & Petrie, M.** 2005. Maternal body condition and plasma hormones affect offspring sex ratio in peafowl. *Animal Behaviour*, **70**, 745-751.
- Pilz, K. M., Smith, H. G., Sandell, M. I. & Schwabl, H.** 2003. Interfemale variation in egg yolk androgen allocation in the European starling: do high-quality females invest more? *Animal Behaviour*, **65**, 841-850.
- Pilz, K. M., Quiroga, M., Schwabl, H. & Adkins-Regan, E.** 2004. European starling chicks benefit from high yolk testosterone levels during a drought year. *Hormones and Behavior*, **46**, 179-192.
- Potts, G. R.** 1986. *The partridge: pesticides, predation and conservation*. London: Collins Professional & Technical.
- Rintamaki, P. T., Lundberg, A., Alatalo, R. V. & Höglund, J.** 1998. Assortative mating and female clutch investment in black grouse. *Animal Behaviour*, **56**, 1399-1403.
- Ros, A. F. H., Dieleman, S. J. & Groothuis, T. G. G.** 2002. Social Stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: support for the challenge hypothesis. *Hormones and Behavior*, **41**, 334-342.
- Rubolini, D., Romano, M., Martinelli, R. & Saino, N.** 2006. Effects of elevated yolk testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-legged gull chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 344-352.
- Rubolini, D., Romano, M., Boncoraglio, G., Ferrari, R. P., Martinelli, R., Galeotti, P., Fasola, M. & Saino, N.** 2005. Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. *Hormones and Behavior*, **47**, 592-605.
- Safran, R. J., Pilz, K. M., Mc Graw, K. J., Correa, S. M. & Schwabl, H.** 2008. Are yolk androgens and carotenoids in barn swallow eggs related to parental quality? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 427-438.
- Saino, N., Bertacche, V., Ferrari, R. P., Martinelli, R., Møller, A. P. & Stradi, R.** 2002. Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 1729-1733.
- Schielzeth, H. & Forstmeier, W.** 2009. Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, **20**, 416-420.
- Schwabl, H.** 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **90**, 11446-11450.
- Schwabl, H.** 1996a. Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs. *The Journal of Experimental Zoology*, **276**, 157-163.
- Schwabl, H.** 1996b. Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **114A**, 271-276.
- Sheldon, B. C.** 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 397-402.
- Smits, J. E., Bortolotti, G. R. & Tella, J. L.** 1999. Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology*, **13**, 567-572.
- Soma, M., Hiraiwa-Hasegawa, M. & Okanoya, K.** 2009. Early ontogenetic effects on song quality in the Bengalese finch (*Lonchura striata var. domestica*): laying order, sibling competition, and song syntax. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 363-370.
- Stearns, S. C.** 1992. *The evolution of life histories*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Strasser, R. & Schwabl, H.** 2004. Yolk testosterone organizes behavior and male plumage coloration in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **56**, 491-497.

- Tanvez, A., Béguin, N., Chastel, O., Lacroix, A. & Leboucher, G.** 2004. Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in Canaries (*Serinus canaria*). *General and comparative endocrinology*, **138**, 113-120.
- Wilkinson, L.** 2007. SYSTAT, version 12.0. San Jose CA, USA: SYSTAT Software Inc.
- Williams, T. D.** 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society*, **69**, 35-59.
- Williamson, K. A., Surai, P. F. & Graves, J. A.** 2006. Yolk antioxidants and mate attractiveness in the Zebra Finch. *Functional Ecology*, **20**, 354-359.
- Young, C. E. & Rogers, L. J.** 1978. Effects of steroidal hormones on sexual, attack, and search behavior in the isolated male chick. *Hormones and Behavior*, **10**, 107-117.

**- Article concernant l'expérience sur le canari du chapitre II -
soumis à Ethology**

**Eavesdropping on male singing interactions leads to
differential allocation in eggs**

V. Garcia-Fernandez^{1,*}, M. Amy¹, A. Lacroix², G. Malacarne³,
G. Leboucher¹

¹ Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées - Université Paris Ouest
Nanterre - La Défense, 200 avenue de la République, 92000 Nanterre, France

² Laboratoire d'Analyses Biologiques, CNRS-UPR1934, CEBC, Villiers-en-Bois,
79360 Beauvoir-sur-Niort, France

³ Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e della Vita, UNIPMN, via Bellini 25/g,
15100 Alessandria, Italy

Abstract

Females invest differently in their eggs depending on the quality of their mates. In oscines, female investment is influenced by the quality of male song. Females pay attention not only to the intrinsic quality of the song (tempo and frequency bandwidth) but can also gather information, by eavesdropping on male-male singing interactions, on the relative quality of males. During these interactions, overlapping the song of the rival is more threatening than alternating with the song of the rival. Moreover eavesdropping females are proven to prefer the overlapping song rather than the overlapped song. Our study was designed to assess the effect of the information gathered by eavesdropping on female investment in eggs. First, we broadcasted overlapping interactions to female canaries. Then, we broadcasted to each female one of the two songs previously heard and collected eggs. Females exposed to overlapping songs laid eggs with increased yolk ratio than females exposed to overlapped songs, but the yolk testosterone quantity and concentration were not affected by the treatment. However we found a variation between eggs for the testosterone deposited in yolk: both quantity and concentration increase with laying order. Our results show that female canaries use information gathered by eavesdropping to differentially allocate resources into the eggs. It suggests that singing interactions could influence chick quality via female investment.

Keywords

maternal investment, egg, eavesdropping, *Serinus canaria*

Introduction

The female is generally the choosy sex because they produce fewer and more costly gametes than males (1). Females evaluate different male characteristics to assess the quality of their future mate and those characteristics could influence maternal investment, hence male quality could be related to the expected fitness of the young (2). In birds, maternal investment is both resource allocation into the egg(s) and maternal care until offspring independence (3). Differential allocation in eggs may influence chick development and survival (4, 5).

Several studies have shown that female birds can allocate their resources to eggs differentially according to the quality of their partner (e.g. 6-8). A differential allocation has been shown for several characteristics as the number of eggs laid, their size and the concentration of the hormones deposited. For instance, female house wrens (*Troglodytes aedon*) decrease their clutch size but produce heavier eggs to maximize reproductive success in late-season broods, when insects food resources decrease (9). In mallards (*Anas platyrhynchos*), egg size varies with attractiveness of the partner. Females laid larger eggs after copulating with attractive males- those that were the object of many pairing displays from females in previous tests - and smaller eggs after copulating with males that have received fewer of these pairing displays (10). Egg size influences growth and fledging probability in the lesser black-backed gull (*Larus fuscus*; 11) and chick survival in the lapwing (*Vanellus vanellus*; 12; review in 13). Mate quality has also been found to affect the deposition of hormones into the yolk. For instance, female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) paired with highly attractive mates, red banded on both legs, deposited more androgens in their eggs compared to females mated to less attractive, green-banded, males (14). Song productions in male songbirds are known to

enhance their attractiveness (15). Constraints regarding the production of a great variety of syllables make large repertoires generally relevant to assess male quality (16). In the canary (*Serinus canaria*), large repertoires of male songs stimulate female reproductive activity (17). Moreover, female canaries allocate more androgens in their eggs when they heard attractive male songs (18, 19).

In songbirds, recent studies reveal that individuals of both sex could also gather information from male-male singing interactions, i.e. they eavesdrop (20). The timing of each individual's song during singing interaction reflects difference in quality, motivation or status (21); song overlapping has been suggested as a conventional signal of aggression (e.g. (22, 23). Both male and female birds are proven to extract information from overlapping interactions and, subsequently, to use the gathered information to direct their behaviors. Males eavesdrop on overlapping interactions to assess the relative quality of a potential rival (e.g. 24-26). Females eavesdrop on overlapping interactions to assess the relative quality of males to determine mate choice (e.g. 27, 28) or to direct their extrapair copulatory behavior (e.g. 29, 30). So far, there is no study investigating the relationship between eavesdropping and maternal investment despite that female investment varies according to the quality of their partner and that eavesdropping could provide information of the relative quality of the partner.

Our study was designed to assess whether information gathered by eavesdropping should influence the allocation of resources into the eggs of female canaries. Females were first allowed to hear an overlapping interaction. Females were then randomly assigned into two groups (O^+ and O^-). Females of the O^+ group were stimulated with the overlapping song until the end of their reproductive cycle. Females of the O^- group were stimulated with the overlapped song until the end of their reproductive cycle. We measured female investment by egg mass and also by yolk/egg mass ratio. Insofar as female exposure to song was found to influence the testosterone amount in egg yolk (14, 19; but see 31), we also determined whether yolk testosterone concentration was affected by such treatment.

Female canaries have been shown to prefer the overlapping song rather than the overlapped one (28), mostly during the fertile phase of their reproductive cycle (27). Therefore, we hypothesized that female canaries should invest more resources in their eggs, in terms of egg mass, yolk relative quantity and testosterone deposited into the yolk, when they are stimulated with a song previously heard as the overlapping song rather than when they are stimulated with a song previously heard as the overlapped song.

Materials and Methods

Animal care

We studied 20 female canaries (*Serinus canaria*) randomly selected from the breeding stock of the LECC (Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris Ouest, Nanterre-La Défense, France). They were housed individually in small cages (38 cm length x 33 width x 26 height). Food (classical mix of seed, containing all the necessary nutrients for breeding females, and egg-based mix) and water were provided *ad libitum*. Each cage was provided with a piece of cuttlebone for the calcium, a nest bowl and nesting material (cotton string). The nesting material was renewed every day. Females were checked daily for nest building and egg laying throughout the experiment. Female's cages were placed by pair in sound attenuation chambers (90 x 50 x 80 cm inside), so they were only exposed to the experimental songs and did not hear any other male song during the experiment. One week before the beginning of the experiment, we increased the photoperiod from short days (8L:16D) to long days (16L:8D) to induce reproductive activity (33).

Experimental songs

We used complex syllables from our databank of natural domestic canary songs recorded with a Marantz PMD 201 tape recorder, in previous years, in the LECC. We selected notes from different males with which females had never been paired before and constructed 16 songs with the Avisoft-SasLab software, v.3.74. Each song was constructed in the following way: 2 introductive notes, a 1.5-second attractive phrase (phrase constituted with two notes syllables, with a frequency bandwidth of 2 kHz and with a rate of 16 syllables per second) and 10 conclusive notes. Songs were 6-seconds long. See Figure 1. To avoid problems associated with pseudoreplication (34, 35), we created 20 different songs using different notes for each song.

Singing interaction

From our songs we constructed simulated overlapping interactions. In this interaction, a song overlapped the other 1.5 seconds after the initial song started, and this pattern repeated itself six times. Two different loudspeakers broadcasted the two songs of an interaction. See Figure 1.

Experimental design

Our experiment was divided into two stages. In a first stage, one week after the switch into a long day photoperiod, we exposed each female to experimental 2-minutes-long singing interactions twice daily during five consecutive days. For each sound attenuation chamber, we first removed the cage of one female. The other female was exposed to an overlapping interaction where the song A overlaps the song B for instance. Then, the place of females was exchanged and we broadcasted the opposite overlapping interaction where the song B overlaps the song A. With this design, one female (O^+) of the chamber heard one song as the overlapping one and the other female (O^-) heard the same song as the overlapped one. Females were randomly assigned to one of the two experimental groups.

In a second stage, from the day after the last broadcast of the interactions, we exposed both females to the same song (this song was both the overlapping song for one female, and the overlapped song for the other female) during two hours twice daily until the end of egg laying (See Table 1). The two-hours of broadcast were an alternation of 15 song sequences spaced out by 2, 4 or 6 minutes of silences. O^+ females initiated egg laying $30,4 \pm 10,2$ days after the last broadcast of interactions. O^- females initiated egg laying $27,4 \pm 7,3$ days after the last broadcast of interactions. There is no significant difference between O^+ and O^- females (t test, $t_4 = 0.222$, $p = 0.417$).

Data collection

Each day, eggs were removed from the nest and replaced by plastic ones. The removed eggs were weighted (0.01 g accuracy). We separated and weighed the yolk. The yolk was homogenized (36) and frozen at -20°C before the measure of testosterone concentration at the CEBC (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, attached to the Centre National de la Recherche Scientifique, Chizé, France). We attributed a random number to samples in order to avoid any bias of the experimenter on the analysis. Yolk testosterone concentration was determined by radioimmunoassay with the method used by Tanvez *et al.* (19). Testosterone was extracted from the yolk with diethylether and then assayed in the same assay using $[1,2,6,7,^3\text{H}]$ -Testosterone (Amersham, France) and a high specific polyclonal rabbit testosterone serum antibody (sensitivity: 15 pg/mg of yolk, intra-assay coefficient of variation: 8.0 %). Bound and free fractions were separated by adsorption using the dextran-coated charcoal method and the bound fractions were counted with a Packard-1600 liquid scintillator counter. We calculated yolk testosterone quantity by a multiplication between the yolk testosterone concentration and yolk mass.

Statistical analyses

The difference in the number of eggs laid by individual birds in each of the two groups differentiated by the song heard (group O^+ vs O^-) was tested by a t-test.

We tested the effect of the song heard (treatment) and the laying order on the mass of the egg, the yolk/egg mass ratio and the testosterone concentration and quantity in the yolk using analyses of variance using GLMM with random slopes (37; 38). We included the clutch as a random effect (as measurements from several eggs of the same clutch were entered into the models) nested within the song group (as eggs of each clutch belong to the same group, i.e. were all laid by a female of the O^+ or O^- group; 39). We removed the interactions from the final model because they were non-significant. Statistical analyses were performed with the software SYSTAT® version N 12.02.00. Values are presented as mean \pm s.e.

Results

Five females (2 in O^+ and 3 in O^-) did not lay any eggs and were excluded from the analysis. Proportions of laying females did not significantly differ between the two groups (Chi-square, $\chi^2(1) = 0.02$, $p = 0.88$, 95 % in O^+ and 80 % in O^-). Number of eggs did not significantly differ between the females of the two experimental groups (4.00 ± 1.63 eggs for O^- vs. 4.37 ± 1.19 eggs for O^+ ; t test, $t_{13} = 0.486$, $p = 0.635$).

Analyses of variances using GLMM did not show any significant difference between groups in egg mass (2.04 ± 0.06 g for O^- vs. 1.95 ± 0.06 g for O^+ ; Figure 2).

Significant differences appeared between the groups concerning the ratio yolk/egg mass (0.37 ± 0.01 for O^- vs. 0.43 ± 0.01 for O^+ ; $F(1,13) = 5.52$, $p = 0.035$; Figure 2).

Finally, the status of the broadcast song during the laying period did not significantly influence yolk testosterone concentration and total quantity between the two experimental groups (Quantity: 12.60 ± 1.32 pg for O^- vs. 14.50 ± 1.25 pg for O^+ ; Concentration: 36.19 ± 5.06 ng/mg for O^- vs. 35.08 ± 2.93 ng/mg for O^+ ; Figure 2). The analyses showed an effect of the laying order on the testosterone concentration independently of the treatment, but the Bonferroni comparison did not show any significant difference between ranks.

Discussion

This experiment was designed to assess the investment and testosterone deposition in eggs of females exposed to one of the songs previously involved in an overlapping interaction; either the overlapping (O^+) or overlapped (O^-) song. The status of the song to which females were exposed during egg formation did not influence egg mass, testosterone concentration and quantity. But O^+ females laid eggs with a greater yolk fraction than O^- females. Also, testosterone showed a general increase with laying order.

Previous studies on eavesdropping have shown that female birds use the information gathered by eavesdropping to direct their sexual preferences and their extra-paired behaviors. In two studies in the domestic canary, females were allowed to hear an overlapping interaction and they subsequently prefer the overlapping song rather than the overlapped song (28), mostly during the fertile phase of their reproductive cycle (27). In the great tit (*Parus major*) females paired to a male that had lost a song contest (i.e. had been overlapped by an intruder) subsequently introduce more into the neighbor territory than females paired to a male that had won a song contest (30), but there was no influence on extrapair paternity (55). In black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*), females paired with high-ranking males, that had lost song contests to a simulated intruder, were significantly more likely to mate with other males: the proportion of nests containing extrapair young was significantly increased (29). In contrast, high-ranking males that received either submissive playback or no playback did not lose paternity in their nests (29). Lost song contests during countersinging could have long-lasting and far-reaching effects on individual fitness (29), yet the reproductive choices of female black-capped chickadees, following the aggressive playback, remain unidentified (56).

In nightingales (*Luscinia megarhynchos*) mated males overlapped more intruder songs than did males that remained unpaired throughout the breeding season (57). Our experiment shows that maternal investment is influenced by information gathered by eavesdropping.

Though in some species female preferences are proven to influence egg size (e.g. in the mallard, 10), this is less obvious in the canary. Tanvez *et al.* (19) and Gil *et al.* (14) did not find any effect of song attractiveness on egg mass contrary to the findings of Leitner *et al.* (40). In our study, we found no effect of the attractiveness of an eavesdropped song on egg mass although we did find an effect on yolk fraction; females invested more yolk in eggs when they heard O⁺ song compared to O⁻ song. Yolk influences neonatal quality as a nutritional supplement (41) and hatchlings keep the remaining yolk sac after hatching as an energy reserve during the first few days after hatching (42, 43). Therefore, we can reasonably assume that O⁺ females would have chicks with more survival probability than O⁻ females.

Yolk mass/composition is also an interesting indicator of egg quality because it contains the maternal testosterone that benefits chick development in many ways. Maternal testosterone could enhance chick growth, begging (44-46; but see 47) and strength of neck muscles which are used during hatching and begging (48). But such an increase could be costly for the chicks in terms of immunity (1, 49 but see 50-52) or survival (47). The broadcast of attractive songs has been found to enhance testosterone amount in canary egg yolk (18, 19, but see 31). In spite of that, we did not find any difference in testosterone concentration and quantity between O⁺ and O⁻ females. However we did find that egg rank influences testosterone concentration and quantity. This last result confirms previous experiments in the canary (14, 53, 19). Also, in the domestic hen (*Gallus gallus*), the follicular concentration of testosterone increases slightly during egg formation (54). In this regard, last eggs laid could accumulate more testosterone because of a longer exposure of a high follicular concentration of testosterone. The effect of such an increase in testosterone might counterbalance the deleterious effects of asynchronous hatching for the later hatched chicks (46).

To conclude, we show that singing interactions influence maternal investment for the relative yolk content of the eggs and it thus suggests that song contests could also have an effect on chick quality via female investment. To our knowledge, our study is the first to show that eavesdropping could have an effect on maternal investment into eggs.

Acknowledgments

We thank M. Pasteau, M. Monbureau and P. Lenouvel for registered syllables and T. Gagie for useful comments on the manuscript. The experiment was performed under proper legislation by the French law.

Table 1 - Singing interaction heard by females

Female	Interactions*	Song [#]
A	A > B	A
B	A < B	A
C	C > D	C
D	C < D	C
E	E > F	E
F	E < F	E
G	G > H	G
H	G < H	G
I	I > J	I
J	I < J	I
K	K > L	K
L	K < L	K
M	M > N	M
N	M < N	M
O	O > P	O
P	O < P	O
Q	Q > R	Q
R	Q < R	Q
S	S > T	S
T	S < T	S

* Broadcasted to females before laying

[#] Broadcasted to females during the laying period

Figure 1 - Construction of diffused sequences. A sequence is 2 minutes long composed of 6 constant songs of 6 seconds each, separated by 12 seconds of silence and overlapped by a second sequence with an identical structure. Two different speakers diffused the two sequences. Constitutive songs are formed with 1.5 seconds of F phrases surrounded by introductive and conclusive syllables

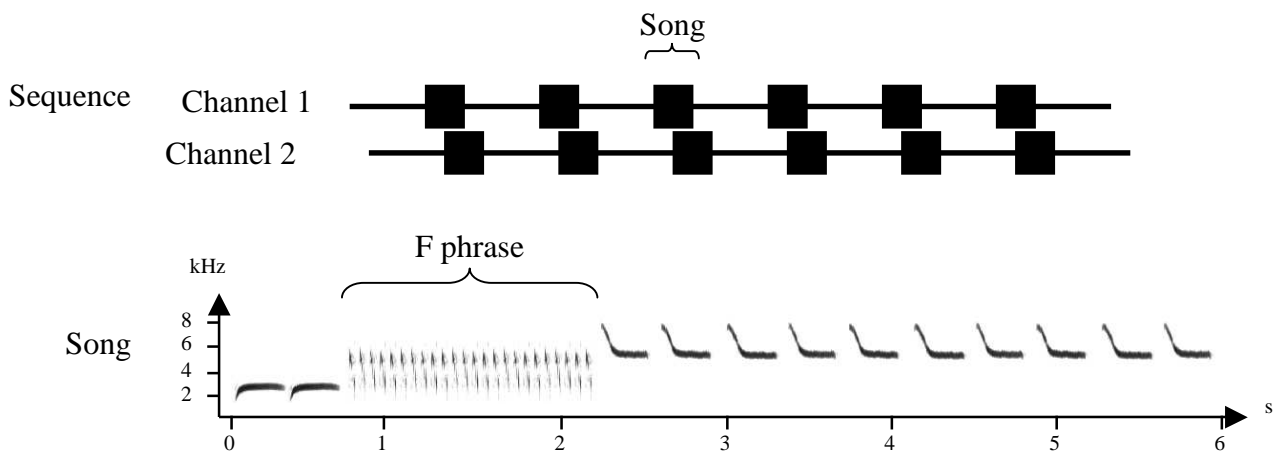
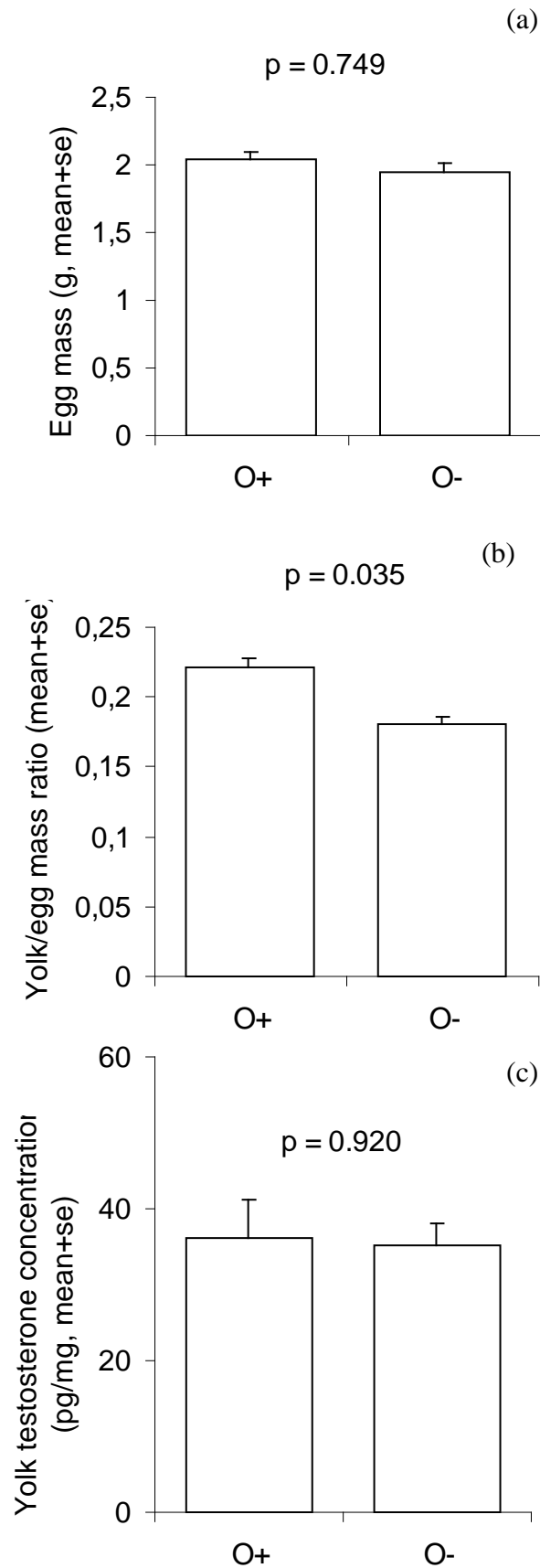


Figure 2 - Comparison of (a) total egg mass, (b) albumen mass, (c) yolk mass and (d) shell mass of eggs laid by females hearing an overlapped, O^- , or overlapping song, O^+



Bibliography

1. Andersson, S.; Uller, T.; Lohmus, M.; Sundström, F. Effects of egg yolk testosterone on growth and immunity in a precocial bird. *J. Evol. Biol.* 2004, 17:501-505.
2. Stearns, S. C. *The evolution of life histories*, eds., Oxford, England: Oxford University Press; 1992.
3. Trivers, R. L. *Parental investment and sexual selection*, eds., Chicago: Aldine; 1972:p136-179; vol.
4. Rubolini, D.; Romano, M.; Boncoraglio, G.; Ferrari, R. P.; Martinelli, R.; Galeotti, P.; Fasola, M.; Saino, N. Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. *Horm. Behav.* 2005, 47:592– 605.
5. Williamson, K. A.; Surai, P. F.; Graves, J. A. Yolk antioxidants and mate attractiveness in the Zebra Finch. *Functional Ecology.* 2006, 20:354-359.
6. Burley, N. T. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *The American Naturalist.* 1988, 132:611-628.
7. Petrie, M.; Williams, A. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 1993, 251:127-131.
8. Sheldon, B. C. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.* 2000, 15:397-402.
9. Styrsky, J. D.; Eckerle, K. P.; Thompson, C. F. Fitness-related consequences of egg mass in nestling house wrens. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 1999, 266:1253-1258.
10. Cunningham, E. J. A.; Russel, A. F. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature.* 2000, 404:74-77.
11. Silva, M. C.; Boersma, P. D.; MacKay, S.; Strange, I. J. Egg size and parental quality in thin-billed prions, *Pachyptila belcheri*: effects on offspring fitness. *Anim. Behav.* 2008, 74:1408-1412.
12. Blomqvist, D.; Johansson, O. C.; Götmark, F. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia.* 1997, 110:18-24.
13. Williams, T. D. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1994, 69:35-59.
14. Gil, D.; Graves, J. A.; Hazon, N.; Wells, A. Male attractiveness and differential testosterone investment in Zebra Finch eggs. *Science.* 1999, 286:126-128.
15. Kroodsma, D. E.; Byers, B. E. The functions(s) of bird song. *Am. Zool.* 1991, 31:318–328.
16. Gil, D.; Gahr, M. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.* 2002, 17:133-141.
17. Kroodsma, D. E. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science.* 1976, 192:574-575.
18. Gil, D.; Leboucher, G.; Lacroix, A.; Cue, R.; Kreutzer, M. L. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to attractive male song. *Horm. Behav.* 2004, 45:64-70.
19. Tanvez, A.; Béguin, N.; Chastel, O.; Lacroix, A.; Leboucher, G. Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in Canaries (*Serinus canaria*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 2004, 138:113-120.
20. McGregor, P. K.; Dabelsteen, T. *Communication networks*, eds., Ithaca, New York; 1996:p409-425; vol.
21. Naguib, M. *Singing interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement*, eds., Cambridge University Press; 2005:p; vol.
22. Dabelsteen, T.; McGregor, P. K.; Holland, J.; Tobias, J. A.; Pedersen, S. B. The signal function of overlapping singing in male robins. *Anim. Behav.* 1997, 53:249-256.
23. Naguib, M. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Anim. Behav.* 1999, 58:1061-1067.

24. Peake, T. M.; Matessi, G.; McGregor, P. K.; Dabelsteen, T. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. *Anim. Behav.* 2005, 69:1063-1068.
25. Peake, T. M.; Terry, A. M. R.; McGregor, P. K.; Dabelsteen, T. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2001, 268:1183-1187.
26. Peake, T. M.; Terry, A. M. R.; McGregor, P. K.; Dabelsteen, T. Do great tits assess rivals by combining direct experience with information gathered by eavesdropping? *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2002, 269:1925-1929.
27. Amy, M.; Monbureau, M.; Durand, C.; Gomez, D.; Théry, M.; Leboucher, G. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Anim. Behav.* 2008, 76:971-982.
28. Leboucher, G.; Pallot, K. Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. *Anim. Behav.* 2004, 68:957-963.
29. Mennill, D. J.; Ratcliffe, L. M.; Boag, P. T. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Ecology.* 2002, 296:873.
30. Otter, K.; McGregor, P. K.; Terry, A. M. R.; Burford, F. R. L.; Peake, T. M.; Dabelsteen, T. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 1999, 266:1305-1309.
31. Marshall, R. C.; Leisler, B.; Catchpole, C. K.; Schwabl, H. Male song quality affects circulating but not yolk steroid concentrations in female canaries (*Serinus canaria*). *J. Exp. Biol.* 2005, 209:4593-4598.
32. Amy, M.; Leboucher, G. Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. *Ethology.* 2009, 115:239-246.
33. Follett, B. K.; Hinde, R. A.; Steel, E.; Nicholls, T. J. The influence of photoperiod on nest building, ovarian development and luteinizing hormone secretion in canaries (*Serinus canarius*). *Journal. Endocrinol.* 1973, 59:151-62.
34. Kroodsma, D. E.; Byers, B. E.; Goodale, E.; Johnson, S.; Liu, W.-C. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Anim. Behav.* 2001, 61:1029-1033.
35. McGregor, P. K.; Peake, T. M. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethol.* 2000, 2:71-81.
36. Lipar, J. L.; Ketterson, E. D.; Nolan, V., Jr.; Casto, J. M. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1999, 115:220-227.
37. Schielzeth, H.; Forstmeier, W. Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behav. Ecol.* 2009, 20:416-420.
38. Wilkinson, L. SYSTAT, version 12.0, eds., San Jose CA, USA: SYSTAT Software Inc.; 2007.
39. Lindley, D. V.; Smith, A. F. M. Bayes estimates for the linear model. *Journal of the Royal Statistical Society B.* 1972, 34:
40. Leitner, S.; Marshall, R. C.; Leisler, B.; Catchpole, C. K. Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology.* 2006, 112:554-563.
41. Finkler, M. S.; Van Orman, J. B.; Sotherland, P. R. Experimental manipulation of egg quality in chickens: influence of albumen and yolk on the size and body composition of near-term embryos in a precocial bird. *Journal of Comparative Physiology B.* 1998, 168:17-24.
42. Kear, J. The internal food reserves of hatching mallard ducklings. *J. Wildl MAnage.* 1965, 29:523-528.
43. Peach, H. C.; Thomas, V. G. Nutrient composition of yolk in relation to early growth of Canada geese. *Physiol. Zool.* 1986, 59:344-356.
44. Eising, C. M.; Eikenaar, C.; Schwabl, H.; Groothuis, T. G. G. Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2001, 268:839-846.
45. Eising, C. M.; Groothuis, T. G. G. Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Anim. Behav.* 2003, 66:1027-1034.

46. Schwabl, H. Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comp. Biochem. Physiol.* 1996, 114A:271-276.
47. Sockman, K. W.; Schwabl, H. Yolk androgens reduce offspring survival. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2000, 267:1451-1456.
48. Lipar, J. L.; Ketterson, E. D. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2000, 267:2005-2010.
49. Müller, W.; Groothuis, T. G. G.; Kasprzik, A.; Dijkstra, C.; Alatalo, R. V.; Siitari, H. Prenatal androgen exposure modulates cellular and humoral immune function of black-headed gull chicks. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2005, 272:1971-1977.
50. Cucco, M.; Guasco, B.; Malacarne, G.; Ottonelli, R.; Tanvez, A. Yolk testosterone levels and dietary carotenoids influence growth and immunity of grey partridge chicks. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2008, 156:418-425.
51. Navara, K. J.; Hill, G. E.; Mendonca, M. T. Yolk testosterone stimulates growth and immunity in house finch chicks. *Physiological and Biochemical Zoology.* 2006, 79:550-555.
52. Rubolini, D.; Romano, M.; Martinelli, R.; Saino, N. Effects of elevated yolk testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-legged gull chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2006, 59:344-352.
53. Schwabl, H. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1993, 90:11446-11450.
54. Bahr, J. M.; Wang, S.-C.; Huang, M. Y.; Calvo, F. O. Steroid concentrations in isolated theca and granulosa layers of preovulatory follicles during the ovulatory cycle of the domestic hen. *Biology of Reproduction.* 1983, 29:326-334.
55. Otter, K. A.; Stewart, I. R. K.; McGregor, P. K.; Terry, A. M. R.; Dabelsteen, T.; Burke, T. Extra-pair paternity among great tits *Parus major* following manipulation of male signals. *Journal of Avian Biology.* 2001, 32:338-344.
56. Mennill, D. J.; Boag, P. T.; Ratcliffe, L. M. The reproductive choices of eavesdropping female black-capped chickadees, *poecile atricapillus*. *Naturwissenschaften.* 2003, 90:577-582.
57. Kunc, H. P.; Amrhein, V.; Naguib, M. Vocal interactions in nightingales, *Luscinia megarhynchos*: more aggressive males have higher pairing success. *Anim. Behav.* 2006, 72:25-30.