

UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE
ÉCOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODÉLISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Éthologie

Présentée et soutenue publiquement par

Guillaume HUET DES AUNAY

Le 08 septembre 2016

**Rôle du chant dans la communication intra- et intersexuelle
chez les oiseaux chanteurs :**

**Effets du bruit urbain sur la réponse au chant des femelles de canari domestique
et,**

Effets de l'âge sur la production des chants des mâles de rougequeue noir

Devant le jury composé de

Tudor I. DRAGANOIU, MCF	Directeur de thèse	<i>Université Paris Ouest Nanterre La Défense</i>
Manfred GAHR, PR	Rapporteur	<i>Max Planck Institut für Ornithologie</i>
Michel KREUTZER, PR	Examineur	<i>Université Paris Ouest Nanterre La Défense</i>
Laurent NAGLE, PR	Directeur de thèse	<i>Université Paris Ouest Nanterre La Défense</i>
Fanny RYBAK, MCF	Examinatrice	<i>Université Paris Sud</i>
Clémentine VIGNAL, PR	Rapporteur	<i>Université de Saint-Étienne – Jean Monnet</i>

UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE
ÉCOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODÉLISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Éthologie

Présentée et soutenue publiquement par

Guillaume HUET DES AUNAY

Le 08 septembre 2016

**Rôle du chant dans la communication intra- et intersexuelle
chez les oiseaux chanteurs :**

**Effets du bruit urbain sur la réponse au chant des femelles de canari domestique
et,**

Effets de l'âge sur la production des chants des mâles de rougequeue noir

Devant le jury composé de

Tudor I. DRAGANOIU, MCF	Directeur de thèse	<i>Université Paris Ovest Nanterre La Défense</i>
Manfred GAHR, PR	Rapporteur	<i>Max Planck Institut für Ornithologie</i>
Michel KREUTZER, PR	Examinateur	<i>Université Paris Ovest Nanterre La Défense</i>
Laurent NAGLE, PR	Directeur de thèse	<i>Université Paris Ovest Nanterre La Défense</i>
Fanny RYBAK, MCF	Examinatrice	<i>Université Paris Sud</i>
Clémentine VIGNAL, PR	Rapporteur	<i>Université de Saint-Étienne – Jean Monnet</i>

**Rôle du chant dans la communication intra- et intersexuelle
chez les oiseaux chanteurs :**

**Effets du bruit urbain sur la réponse au chant des femelles de canari
domestique et,
Effets de l'âge sur la production des chants des mâles de rougequeue noir**

Par

Guillaume HUET DES AUNAY

Sous la direction de

Tudor I. DRAGANOIU

Laurent NAGLE

Avant-propos

Ce doctorat a été financé par un contrat doctoral de l'UNIVERSITÉ PARIS OUEST NANTERRE LA DÉFENSE et a été réalisé à l'École doctorale n°139.

Les observations comportementales en laboratoire ont été réalisées au sein du Laboratoire Éthologie Cognition Développement de l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense (EA 3456), tandis que celles menées sur le terrain ont été conduites sur la commune de Nanterre, avec le soutien et les autorisations de la Mairie de Nanterre (Hauts-de-Seine, France).

Les protocoles expérimentaux en laboratoire ont fait l'objet d'une collaboration avec le Dr. Hans SLABBEKOORN de l'Institut Biologie Leiden à l'Universiteit Leiden (Pays-Bas) et les expérimentations sur les œufs ont aussi été réalisées en partie avec la collaboration du Dr. Marco GRENNA et du Pr. Giorgio MALACARNE du Dipartimento di Scienze e Innovazione Tecnologica dell'Università degli Studi del Piemonte Orientale Amedeo Avogadro (Italie).

Les analyses biochimiques ont été réalisées au Centre d'Études Biologiques de Chizé.



Centre d'Études
Biologiques de
Chizé



**Universiteit
Leiden**

Remerciements

Avant tout, je tiens à remercier les personnes qui m'ont aidé, soutenu tout au long de ce doctorat (voire même bien avant) et sans qui ce travail n'aurait jamais été possible.

En premier lieu, j'adresse un grand merci aux membres du jury, Manfred GAHR, Michel KREUTZER, Fanny RYBAK et Clémentine VIGNAL d'avoir accepté de prendre de leur temps pour évaluer l'ensemble de ce travail. J'espère que la lecture du manuscrit vous sera plaisante et stimulante.

Je tiens aussi à remercier tout particulièrement mes deux directeurs de thèse, Tudor I. DRAGANOIU et Laurent NAGLE pour m'avoir permis de réaliser cette thèse pour laquelle j'avoue avoir reçu une aide précieuse et indispensable. C'est effectivement grâce à leur gentillesse, leur patience, leur dévouement et leurs conseils que ce travail de thèse, ainsi que les travaux précédents de master, ont pu être menés dans les meilleures conditions.

Ces conditions de travail sont aussi la conséquence d'une ambiance de travail collective stimulante et joyeuse. Je remercie donc Gérard LÉBOUCHER, « à l'époque » directeur du laboratoire, d'avoir bien voulu m'accueillir dans son laboratoire et Sébastien DERÉGNAUCOURT, actuel directeur du laboratoire, pour m'avoir laissé terminer ce doctorat dans son nouveau laboratoire.

Merci à Wim BONCKAERT pour l'aide et le soutien que tu as su m'apporter lors de ma première année de terrain et pour laquelle nous pouvons le dire nous nous sommes bien mouillés sur nos vélos. J'ai une pensée pour toi, petit dikkenek !

Merci à Hans SLABBEKOORN pour cette collaboration passionnante, pour tes idées d'une grande pertinence et surtout pour m'avoir permis d'entrevoir, en compagnie de Tudor, un peu de ce pays où les vélos sont légion.

Merci à Marco GRENNA et au Pr. Giorgio MALACARNE qui a permis cette nouvelle collaboration. Marco, ta gentillesse, ton sourire matinal et ta patience, m'auront autant marqué que l'aide que tu as su m'accorder lorsque nous devons tester nos femelles canaris 7j/7.

Merci à Pierre NICOLAS pour sa contribution aux statistiques des articles I et II ainsi que pour sa disponibilité lorsque je me suis mis à apprendre le fonctionnement de R. Je remercie aussi Nicole GEBERZAHN de m'avoir apporté les premières bases du fonctionnement de R lorsque j'ai eu cette folie de R.

Merci à Nathalie BÉGUIN qui m'aura appris les procédures de prélèvement sanguin chez les canaris. « Surtout, ne pas trembler ! », « Être sûr de son geste ! ».

Merci à Charline PARENTEAU du Centre d'Études Biologiques de Chizé pour m'avoir si gentiment accueillie dans son laboratoire. J'aurais appris à tes côtés à ne pas seulement récolter des œufs mais aussi à analyser leur contenu à l'aide de matériels à la pointe de la technologie. Ta disponibilité, après mon passage à Chizé, pour certaines explications complémentaires voire même pour des vérifications ultérieures de certains dosages ont été pour moi une grande aide et ce sera avec plaisir que je repasserai à Chizé pour faire de nouveaux dosages.

Merci à la Mairie de Nanterre de nous avoir fourni les autorisations nécessaires pour mener nos expérimentations dans les meilleures conditions.

Merci à Floriane PASSAS, stagiaire sur la partie canari, pour sa participation à l'article I de ce manuscrit. J'espère ne pas causer de « malaise » en disant cela.

Merci à Céline GOUYET, Marine CUMINET, Thibaut MARIN-CUDRAZ, Miléna MATHEZ-LOÏC et Louise PECKRE (pas de jaloux je vous inscris par ordre d'arrivée dans l'équipe), stagiaires sur la partie rougequeue noir, pour leur participation à l'article III et IV

de ce manuscrit. Vous avez rendu ce travail de terrain possible et agréable, et pour cela je vous en suis entièrement reconnaissant.

Merci aux animaliers, Philippe GROUÉ (aussi surnommé Directeur de l'animalerie du LECD, Responsable de la cellule bien-être de l'animalerie du LECD, Président Directeur Général du collège des animaleries de l'université Paris Ouest Nanterre La Défense et Ancien interne des animaleries de l'université Pierre et Marie Curie), Lucy FOUCHER, Emmanuelle MARTIN, Aurore PICHON et Joshua GOUIN d'avoir pris grand soin de nos chers compagnons de vie au laboratoire. Je pense m'adresser au nom de tous les chercheurs et étudiants, vous nous êtes indispensables !

Merci aussi à tous les membres du laboratoire, Mathieu AMY, Anne BOBIN-BÈGUE, Dalila BOVET, Rana ESSEILY, Maya GRATIER, Bahia GUELLAÏ, Frédérique HALLÉ, Pascal MALLET et Éric VALLET pour leur accueil et leurs conseils.

Merci à Josette GIGOMAS notre secrétaire de laboratoire qui m'a, plus d'une fois, aidé à retrouver ma tête que j'avais perdu je ne sais où.

Merci à tout ce p'tit groupe de personnes, qui a été à mes côtés dans ce bureau des doctorants et qui au fur et à mesure des années s'est agrandi faisant de moi un être plus sociable, Ahmed BELGUERMI, Ophélie BOUILLET, Rubia INFANTI, Mathilde LALOT, Lucille LE MAGUER Agatha LIÉVIN-BAZIN, Sarah JEANNIN, Alba TISSANIÉ-NOIR, Pauline SALVIN et Davy UNG pour nos conversations *toujours* de très haut niveau ainsi que pour tous ces moments passés, fussent-ils *rarement* festifs.

Merci à mes parents et à ma grande sœur pour leur soutien indéfectible. Si l'âge d'un individu peut déterminer sa qualité alors je peux assurer que ces trois énergumènes sont d'un âge très avancé. D'ailleurs, je ne serai pas surpris d'apprendre que vous n'en êtes pas à votre première

vie ! Aussi, je vous remercie plus particulièrement pour avoir participé activement à la correction de ce manuscrit. Merci à ma filleule d'avoir toujours une pensée pour son tonton.

Enfin, il est évident que je me devais de conclure cette séquence de remerciements par mes sujets d'expérimentations sans qui tout ce travail n'aurait pas pu se faire. Je tiens à m'excuser auprès de mes femelles canaris auxquelles j'ai « cassé les oreilles » avec mon bruit « basse fréquence » tout en leur faisant miroiter la présence d'un mâle « parfait » à proximité. Je me dois aussi de présenter mes plus plates excuses aux mâles rougequeue noir pour lesquels j'ai pu provoquer un certain nombre de conflits de voisinage auquel ils n'étaient pas toujours préparés. Toutefois, je tiens à préciser que le travail en leur compagnie fut d'un grand plaisir et j'espère que tout cela n'entachera pas nos relations futures.

Notes aux lecteurs

Le projet de thèse initialement déposé consistait à étudier l'impact du bruit urbain sur la communication vocale des oiseaux. Au commencement de ce doctorat, deux thématiques complémentaires étaient alors fixées, à savoir (i) comment le bruit affecte la perception des chants chez les femelles de canari domestique avec les conséquences potentielles que cela peut avoir sur l'établissement des préférences sexuelles et l'investissement maternel dans les œufs, et (ii) comment le bruit influe sur la production vocale en étudiant le développement du chant chez un oiseau chanteur vivant en ville, le rougequeue noir. Or, cette seconde thématique traitant du développement du chant en milieu urbain fut contrariée dès la première année de ce doctorat car la majorité des rougequeueux noirs, du fait d'une part de l'heure précoce de leur chorus matinal et d'autre part du choix des territoires prioritairement en zones résidentielles étaient relativement peu exposés au bruit urbain dans notre population nanterroise. Par conséquent, nous avons décidé de redéfinir cette seconde partie du doctorat. Partant du fait que les mâles de rougequeue noir présentent un signalement visuel de leur âge grâce à une maturation retardée du plumage, nous avons donc décidé de recadrer cette partie de manuscrit sur l'influence de l'âge dans la production des chants, en recherchant un signalement de l'âge étendu à des critères acoustiques.

Ce manuscrit se compose donc d'une introduction générale commune aux deux parties. Les deux parties composant ce manuscrit ont été rédigées indépendamment avec pour chacune : une introduction spécifique, deux articles et une discussion générale. Enfin pour clore ce manuscrit, une conclusion générale est apportée en toute fin du manuscrit. Les articles ont été écrits pour être publiés indépendamment les uns des autres. Par conséquent, le lecteur pourra noter certaines redondances d'un article à l'autre. Pour les mêmes raisons, les

figures intégrées aux articles ne sont pas en couleur mais en nuances de gris et sont numérotées article par article.

L'article I ("Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries") a été publié dans le journal *Animal Behaviour*.



L'article II ("Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries") a été soumis au journal *Royal Society Open Science*.



Les manuscrits correspondant aux articles III et IV ("No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstart" et "Young versus old: does age matter in intrasexual aggressive interactions in a territorial songbird, the black redstart?") sont encore en préparation.

Table des matières

Avant-propos	4
Remerciements	5
Notes aux lecteurs.....	9
Introduction	16
1. La sélection naturelle	17
2. La sélection sexuelle	17
3. La communication et les signaux de communication	21
3.1. Le processus d'emballement	22
3.2. Le biais sensoriel.....	23
3.3. La théorie du signal honnête	23
4. Les contraintes de l'environnement sur la communication	34
4.1. Généralités.....	34
4.2. Le bruit comme contrainte	35
5. La communication acoustique des oiseaux chanteurs	37
5.1. Le chant chez les oiseaux chanteurs.....	38
5.2. La production des chants.....	39
5.3. Les fonctions du chant.....	41
Partie I - Rôle du bruit urbain dans l'établissement des préférences sexuelles des femelles et ses conséquences dans l'investissement maternel chez le canari domestique	43
1. Le choix de partenaire et les préférences sexuelles des femelles	45
1.1. Généralités.....	45

1.2.	La qualité du partenaire sexuel et le choix du partenaire	46
2.	L'investissement parental	48
3.	L'investissement maternel.....	49
3.1.	Généralités.....	49
3.2.	L'investissement maternel dans les œufs	50
3.3.	La qualité du partenaire sexuel et l'investissement dans les œufs	52
3.4.	Le contexte environnemental et l'investissement dans les œufs	55
4.	L'environnement urbain	56
4.1.	Généralités.....	56
4.2.	Le bruit urbain et ses effets sur la reproduction	57
4.3.	Le bruit urbain et ses effets sur le chant des mâles	58
4.4.	Le bruit urbain et ses conséquences sur l'évaluation de la qualité des mâles	60
5.	Objectifs de la partie I.....	61
5.1.	Présentation du modèle d'étude.....	62
5.2.	Intérêt du modèle d'étude.....	66
	Article I - Urban noise undermines female sexual preferences for low- frequency songs in domestic canaries	69
	Article II - Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries	107
	Discussion générale – partie I.....	138

Partie II - Rôle de l'âge dans la production des chants en compétition intrasexuelle chez le rougequeue noir	147
1. Le développement et l'apprentissage du chant	149
2. L'effet de l'âge sur la production des chants.....	150
3. La maturation retardée du chant	153
4. La maturation retardée du plumage	156
4.1. Généralités.....	156
4.2. L'hypothèse de la mue contrainte.....	158
4.3. L'hypothèse d'une stratégie reproductive	158
5. Objectifs de la partie II.....	163
5.1. Présentation du modèle d'étude.....	163
5.2. Intérêt du modèle d'étude.....	167
Article III - No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstart.....	171
Article IV - Young versus old: does age matter in intrasexual aggressive interactions in a territorial songbird, the black redstart?	199
Discussion générale – partie II	234
Conclusion.....	244
Références bibliographiques	250
Annexes.....	284
Annexe 1 : Tables des illustrations	285
Annexe 2 : Article publié	289

Introduction

1. La sélection naturelle

Le principe et les fondements de la sélection sexuelle découlent de la théorie de la sélection naturelle décrite par Charles Darwin (1859). Cette théorie de sélection naturelle stipule que des individus qui expriment des caractères favorisant leur survie augmenteraient leurs opportunités de reproduction avec pour conséquence, une plus grande diffusion de ces caractères au sein de la population. Ce lien entre l'expression des caractères et les possibilités de reproduction fait donc intervenir la notion d'hérédité dans la transmission et la diffusion de ces caractères. Néanmoins, la théorie de la sélection de survie ou « utilitaire » (premier principe constituant la sélection naturelle ou aussi considérée comme la sélection naturelle au sens strict) ne pouvait à elle seule expliquer la persistance et donc la sélection, au sein de populations, de caractères exubérants, énergivores voire handicapants pour la survie des individus. De plus, chez de nombreuses espèces, ces caractères montraient un fort dimorphisme sexuel puisqu'ils étaient davantage exprimés chez les mâles que chez les femelles. Ces observations contradictoires avec le principe de la lutte pour la survie conduisent Darwin à l'élaboration du principe de sélection sexuelle (Darwin 1871).

2. La sélection sexuelle

Ce principe de lutte pour la reproduction suppose que même si l'expression de ces caractères extravagants est coûteuse voire handicapante, elle permettra néanmoins un meilleur accès aux partenaires sexuels pour les individus qui les expriment. La sélection sexuelle repose donc sur un processus compétitif dans l'accès aux partenaires de reproduction en lien avec l'expression de traits qui seront par la suite définis comme des caractères sexuels secondaires.

En outre, ce principe de sélection sexuelle permet d'expliquer la transmission et la diffusion de ces attributs contraignants aux générations futures. Tout individu porteur d'un caractère augmentant les probabilités d'accouplements et/ou de reproduction produira davantage de descendants que les autres. Ces caractères s'exprimeront donc en prenant la forme d'armes et/ou d'ornements. La transmission des caractères par l'hérédité permet ainsi de favoriser certains caractères plus que d'autres au cours des générations successives. Ceci a pour conséquence un accroissement de la présence de certains caractères par rapport à d'autres dans une population.

Sur la base de ces deux principes que sont la lutte pour la survie et la lutte pour la reproduction, la sélection naturelle intervient à chaque génération. Premièrement, les individus les moins aptes à survivre sont éliminés, puis dans un deuxième temps, la sélection sexuelle agit en empêchant ou en limitant la reproduction des individus les moins attractifs, les moins efficaces lors des parades, des accouplements et de la fécondation. La distinction entre ces deux composantes de la sélection naturelle est essentielle car la nature du tri effectué se base sur une sélection de traits favorisant soit la survie et/ou la fécondité des individus (sélection de survie) soit un accès au(x) partenaire(s) sexuel(s) (sélection sexuelle).

Des théories ont alors été avancées afin de comprendre l'origine de la sélection sexuelle (Hurst & Peck 1996). L'origine de cette différence observée entre mâle et femelle proviendrait d'un investissement différentiel dans la production des gamètes, l'anisogamie.

Même si au départ la reproduction sexuée est probablement apparue sous la forme d'une reproduction isogame (c.-à-d. cellules semblables), des ressources limitées ont fait apparaître deux pressions de sélections antagonistes qui auraient agi de concert afin de faire émerger l'anisogamie dans la reproduction. Une pression aurait favorisé la production de gamètes de grande taille riches en réserves énergétiques (augmentant les chances de survie

des descendants) tandis que l'autre aurait favorisé la production d'un plus grand nombre de gamètes (augmentant le nombre potentiel de fécondations). Ce modèle d'investissement reproducteur différentiel est retrouvé chez tous les vertébrés pour lesquels les mâles produisent de nombreux gamètes (spermatozoïdes) taillés pour leur mobilité (flagelle, mitochondries et peu de réserves énergétiques), alors que les femelles produisent d'imposants gamètes (ovocytes) peu mobiles mais contenant beaucoup de réserves énergétiques (Bateman 1948; Trivers 1972; Clutton-Brock 2009).

Les capacités de production de ces gamètes vont mener à des stratégies de reproduction différentes puisque la production de nombreux gamètes avec peu de ressources énergétiques permettra une production constante et plus importante que celle de gamètes de grande taille contenant beaucoup de réserves énergétiques et dont la production sera cyclique. Le nombre potentiel de descendants est de cette manière déterminé et donc limité par les capacités de production des gamètes. Les mâles cherchent à augmenter le nombre de partenaires sexuels afin de multiplier le nombre de descendants potentiels, tandis que les femelles auraient un plus grand intérêt à choisir les mâles de meilleure qualité comme partenaires afin de maximiser les chances de survie de leurs descendants. Il apparaît alors, dans une population, une limitation du succès reproducteur à travers cette disponibilité en gamètes femelles qui devient par conséquent une ressource rare pour les mâles.

Cette limitation de gamètes femelles aboutit, chez les mâles, à la formation d'un système compétitif basé sur un fort investissement dans le développement de caractères sexuels secondaires. L'investissement dans ces caractères sexuels permet aux mâles un accès différentiel aux femelles dont la conséquence directe sera une variation du succès reproducteur. Certains mâles auront alors accès à plusieurs femelles tandis que d'autres mâles n'accéderont qu'à peu ou aucune femelle. Chez les femelles, le succès reproducteur dépendra

plutôt du choix des mâles sur la base de certains caractères exprimés. De cette manière, les femelles qui bénéficieront d'un avantage sélectif seront celles ayant la capacité à choisir les mâles en fonction de leurs caractères.

Par la suite, le mécanisme d'investissement sexuel par l'anisogamie qui régit cette sélection sexuelle a été étendu à un concept plus large qui est l'investissement parental (Trivers 1972). Le nombre de descendants produit ne serait alors pas seulement le fruit de l'investissement énergétique dans les gamètes mais correspondrait plus largement à tout investissement effectué par les parents (temps, énergie, risque de prédation, etc.) qui permettrait d'augmenter les chances de survie de la progéniture et donc d'augmenter le succès reproducteur des parents tout en diminuant la capacité des parents à avoir d'autres descendants. Cette extension à l'investissement parental permet de comprendre pourquoi chez certaines espèces les femelles sont *a contrario* en compétition pour l'accès aux mâles. En effet, le mécanisme reste inchangé puisque le sexe avec l'investissement parental le plus élevé devient la ressource rare pour l'autre sexe. Nous assistons donc, chez les individus appartenant au sexe qui investit le moins dans la reproduction, à la mise en place d'un phénomène compétitif entre ces individus de même sexe dont le succès reproducteur reposera sur la multiplication des partenaire(s) sexuel(s) – on parlera alors de compétition ou sélection intrasexuelle. Tandis que les individus du sexe limitant auront la possibilité d'augmenter leur succès reproducteur en sélectionnant leur partenaire de reproduction sur la base de bénéfices directs (protection, accès aux ressources, territoire, soins aux jeunes, etc.) ou indirects (qualité génétique favorisant un meilleur succès reproducteur de la progéniture) fournis lors de la reproduction – ce qui se résumera comme une sélection intersexuelle (Kirkpatrick & Ryan 1991).

Enfin, la mise en place d'une sélection sexuelle implique l'établissement d'une communication entre les individus qu'ils soient de même sexe ou pas. Cette communication entre individus acquiert donc un rôle central dans la sélection sexuelle conduisant au développement de caractères sexuels secondaires extravagants tels que décrits par Darwin.

3. La communication et les signaux de communication

La communication se définit comme un processus par lequel un organisme émetteur code une information dans un signal qui sera transmis à un autre organisme receveur, lui-même en mesure de décoder cette information afin d'influencer le comportement de celui-ci (Shannon & Weaver 1949; Danchin, Giraldeau & Cézilly 2005). Au cours de l'évolution, différents modes de communication sont alors apparus sur la base de divers signaux : tactiles, acoustiques, visuels, chimiques et électriques.

Un signal est en premier lieu défini comme « tout acte ou structure, qui altère le comportement d'un autre organisme, qui a évolué en raison de cet effet, et qui est efficace en raison de l'évolution de la réponse du receveur » (Maynard-Smith & Harper 2003). La notion de signal correspondra à toutes caractéristiques comportementales, physiologiques ou bien encore morphologiques modelées ou maintenues par la sélection naturelle en raison de la transmission d'information à d'autres organismes (Searcy & Nowicki 2010) et la communication s'établira lorsque la perception de ces signaux par l'organisme receveur modifiera le comportement de celui-ci.

Il peut arriver que dans certaines interactions, l'émetteur et le receveur aient des intérêts divergents ; par exemple lorsque deux congénères sont en compétition pour une ressource limitée, ou lorsqu'une femelle bénéficierait du choix d'un seul mâle tandis qu'un

mâle pourrait s'accoupler avec plusieurs femelles. Cependant dans le cas où l'émetteur et le récepteur bénéficient de leur interaction, un équilibre évolutivement stable va apparaître dans un système de communication. Plusieurs mécanismes ont ainsi été proposés afin de comprendre le développement et le maintien de signaux de communication comme caractères sexuels secondaires (CSS).

3.1. Le processus d'emballement

Ce premier principe traitant de l'évolution des CSS a été énoncé par Fisher (1930). Il considère que l'apparition, le maintien et le renforcement de ces caractères qui paraissent comme non-adaptatifs se font par une évolution conjointe des traits attractifs et de leurs préférences (Fisher 1930). D'un côté, les individus exprimant le caractère le plus attractif avaient davantage de descendants que les autres. Leur plus forte attractivité permettait à ces individus d'être davantage préférés par le sexe opposé avec pour conséquences un plus grand nombre d'accouplements possibles. D'un autre côté, les individus de sexe opposé marquant de fortes préférences pour des individus porteurs de ces traits attractifs se trouvent indirectement avantagés par une descendance porteuse de ces mêmes traits attractifs et préférences pour ces traits. Ces deux aspects parallèles constituent donc ce « processus d'emballement » entre l'extravagance des caractères sexuels secondaires chez un sexe et les préférences pour ces mêmes traits chez le sexe opposé. Un trait est préféré par le sexe opposé dès le début du phénomène de développement des CSS. Lorsque l'expression d'un caractère devient désavantageuse pour la survie de l'individu porteur, les préférences du sexe opposé sont alors les seules à agir au maintien et au développement des caractères dans la population. Les caractères préférés deviennent donc coûteux à exprimer pour la survie de l'individu porteur et de plus en plus extravagants. Une limite à la production de ces caractères

extravagants s'impose alors lorsque les bénéfices liés aux préférences des femelles sont dépassés par les désavantages pour la survie des mâles.

3.2. Le biais sensoriel

Ce principe se base sur la préexistence de biais sensoriels chez un sexe, affectant leurs préférences et pour lesquelles les caractères sexuels secondaires de l'autre sexe auraient évolué afin de les exploiter (Basolo 1990; Ryan 1998; Fuller *et al.* 2005). Ainsi, les préférences existent antérieurement aux caractères sexuels secondaires. Par exemple, au sein du genre *Physalaemus*, les grenouilles mâles produisent des gémissements (« whines »). Chez certaines espèces appartenant à ce genre, les mâles produisent, en plus des gémissements, des gloussements (« chucks »). Des femelles appartenant à l'espèce *Physalaemus coloradorum* montrent des préférences pour les gloussements, alors que les mâles de cette même espèce ne produisent pas ces gloussements (Ryan & Rand 1990). Ceci a donc permis de mettre en lien les préférences des femelles avec la phylogénie de l'espèce, à savoir que la préférence des femelles pour ce trait a évolué avant l'apparition de celui-ci (Ryan & Rand 1993).

3.3. La théorie du signal honnête

3.3.1. Principe de base

Pour que la communication soit profitable au receveur, l'information transférée doit se soumettre à un impératif de fiabilité sans lequel le receveur pourrait faire l'objet de manipulation de la part de l'émetteur (Maynard-Smith & Harper 2003). On parlera alors de la

production d'un « signal honnête », dont la place tenue dans l'évolution de la communication est importante pour comprendre ce qui maintient la fiabilité du signal lors des interactions.

Le principe dominant pour expliquer le maintien au cours de l'évolution des signaux honnêtes est la théorie d'un signal coûteux à produire par l'émetteur. Ceci dérive du principe de handicap proposé par Zahavi dans le cadre de la sélection sexuelle afin d'expliquer l'évolution des caractères sexuels secondaires extravagants observés chez les espèces présentant un dimorphisme sexuel (Zahavi 1975, 1977). Le principe du handicap est décrit à l'origine comme l'utilisation de ces caractères dans le but de signaler aux femelles de façon honnête la qualité des mâles dans un contexte de choix de partenaire car ils seraient coûteux à exprimer (désavantageux pour la viabilité de l'individu). Ce « handicap » en termes de survie pour l'individu refléterait ainsi la qualité de l'individu porteur puisque signalant une bonne santé et des aptitudes élevées de l'individu. Un individu qui exprimerait un caractère extravagant, donc contraignant pour sa survie, serait alors de meilleure qualité. De leur côté, les préférences des individus de sexe opposé pour les individus porteurs des caractères les plus extravagants permettrait de sélectionner les partenaires aux aptitudes les plus élevées pour la survie. Ces caractères sexuels secondaires sont alors qualifiés de signaux « honnêtes » car, en réduisant la survie des individus porteurs, ils rendent toute tricherie sur la qualité de l'individu impossible.

Deux voies sont alors proposées pour que ce lien entre le coût du handicap et la qualité du mâle puisse être établi : un handicap conditionné à la qualité génétique du mâle (le handicap n'est présent que si le mâle possède des gènes liés à la survie de l'individu ainsi que des gènes codant pour le handicap) et un handicap dont la magnitude serait directement en lien corrélée avec la qualité du mâle. Ces modèles sont applicables à de nombreuses situations d'interactions relevant de conflits d'intérêts entre émetteur et récepteur, notamment lors de

compétition entre deux individus pour l'obtention de ressources (Enquist 1985), ou bien encore lorsque des mâles signalent leur qualité aux femelles lors de choix de partenaire (Grafen 1990).

Si le principe de handicap repose sur le fait que des coûts élevés sont nécessaires pour la production et/ou le maintien de la stabilité du modèle, l'honnêteté du signal peut aussi être conservée même si les coûts associés étaient très faibles, voire nuls (Lachmann, Bergstrom & Számadó 2000). L'existence d'un coût très faible, voire nul pour un signal honnête, peut alors être possible à condition qu'une sanction soit socialement imposée lorsqu'un individu « tricheur » produira un signal jugé « malhonnête » (Hurd 1995). Il apparaît alors que les coûts peuvent être très différents suivant leurs origines et le moment auquel l'émetteur va y être confronté. Deux grandes catégories ont été développées (Searcy & Nowicki 2010; Fraser 2011) : les coûts imposés et les coûts intrinsèques.

Les coûts imposés dépendent des réponses comportementales adoptées soit par des organismes extérieurs à l'interaction qui interceptent puis exploitent le signal – l'écoute clandestine (McGregor 1993) soit par des receveurs prenant part à l'interaction qui ont la possibilité d'attaquer directement l'émetteur ou de le « punir » en cas de signal malhonnête (Fraser 2011).

Les coûts intrinsèques dépendent exclusivement de l'émetteur à travers sa gestion des ressources et des circonstances auxquelles interviennent les coûts (Searcy & Nowicki 2010). On distingue les coûts de production qui correspondent aux coûts supportés par l'émetteur lors de la production du signal (l'énergie dépensée ou le temps pris pour la production du signal qui limite le temps attribué à d'autres activités indispensables à la survie), les coûts développementaux qui sont subis avant la production du signal (par exemple la pigmentation des plumes chez les oiseaux) et les coûts de maintenance qui interviennent après que le

développement de la structure du signal (par exemple la coloration de certaines parties du corps impliquant le détournement de pigments ayant d'autres fonctions).

Si généralement il est expliqué qu'un signal trouve son « honnêteté » par la présence de coûts relatifs à son expression, il a aussi été décrit d'autres signaux dits « honnêtes » dont la production n'est pas ou très peu coûteuse, les « indices ». La fiabilité de ces signaux pour le récepteur résiderait dans leur lien avec des caractères physiques propres à l'émetteur qui ne sauraient être falsifiables par celui-ci et dont l'expression indiquerait sa qualité (Maynard-Smith & Harper 2003). De cette manière, les « indices » se distinguent des signaux dits de « handicap » dont la fiabilité dépend exclusivement des coûts de production qui seraient particulièrement élevés pour les individus de faible qualité. Par exemple, un indice serait chez l'araignée (*Agelenopsis aperta*) la vibration de sa toile qui indiquerait la taille de l'individu. Il a été montré que s'il est ajouté à un individu un poids supplémentaire, cet individu est en mesure de sortir vainqueur d'un conflit sans avoir recourt à un contact physique avec son rival (Riechert 1978). Cependant, cette notion d'indice peut être discutée. En effet, d'après la classification des coûts décrite précédemment, il est tout à fait possible d'expliquer que la taille de l'araignée soit le fruit d'un plus grand investissement au cours du développement ce qui impliquerait la présence de coûts développementaux.

3.3.2. La qualité d'un mâle

Sur la base de la sélection sexuelle, la production d'un signal honnête reflétant la qualité et la condition des individus peut se révéler avoir un rôle majeur. En effet, dans un contexte de compétition intrasexuelle, les mâles peuvent utiliser les signaux émis par d'autres mâles afin d'évaluer leur qualité et leur condition dans le but d'adapter leur réponse comportementale, soit par la confrontation soit par la fuite (Andersson 1994). Dans un

contexte intersexuel, les femelles chercheront à maximiser leurs bénéfices directs (de bons soins paternels, un bon territoire, etc.) et/ou leurs bénéfices indirects (des descendants de bonne qualité génétique) en sélectionnant des mâles de meilleure qualité qui présentent de surcroît une bonne condition (Kirkpatrick & Ryan 1991; Andersson 1994). La qualité peut aussi bien faire référence à un ou plusieurs caractères phénotypiques liés au succès reproducteur d'un individu, mais elle peut aussi être considérée comme un trait non-mesurable, lequel reflèterait des compromis (quantification de coûts et de bénéfices) sur la fitness et l'expression des traits (pour une revue complète : Wilson & Nussey, 2010).

3.3.2.1. Qualité et génétique

Le lien entre la qualité d'un individu et sa génétique tient au fait que la qualité génétique des mâles peut être un critère de choix de partenaire pour les femelles qui chercheraient à obtenir des bénéfices indirects. Ainsi, la qualité d'un individu dépendrait alors de variations génétiques qui, par accumulation d'effets génétiques, reflèteraient la viabilité des individus et agiraient sur le succès reproducteur d'un individu (Hunt *et al.* 2004a). Néanmoins, même si l'aspect génétique est à considérer dans la qualité d'un individu à travers les préférences des femelles et ses effets sur le développement de ses ornements, il ne peut à lui seul suffire. En effet, cet aspect génétique dans la qualité des mâles peut se trouver fortement modéré en situation de compétition intrasexuelle et lorsque les femelles cherchent à obtenir des bénéfices directs. Par conséquent, il est considéré dans le cadre de la sélection sexuelle que toutes informations transmises via un signal sexuel doivent aussi indiquer la qualité phénotypique (c-à-d. la condition), de l'individu émetteur (Andersson 1994).

3.3.2.2. Qualité et condition

Généralement, la condition est définie comme l'ensemble des caractéristiques phénotypiques qui reflètent la vigueur et l'état de santé général d'un individu qui est souvent la mesure d'un état nutritionnel, d'un statut immunitaire et de paramètres physiologiques (Cotton, Fowler & Pomiankowski 2004). Les traits qui reflètent la santé et la vigueur d'un individu sont alors considérés comme des traits dépendants de la condition.

Aussi, pour un génotype donné, le phénotype observé variera en fonction de l'environnement d'un individu, mettant en évidence une interaction entre le génotype d'un individu et son environnement. Prenant en compte cette variable environnementale, la définition générale de la condition est alors souvent précisée comme la quantité de ressources acquises et disponible à allouer aux traits qui améliorent la fitness de l'individu. La condition résiderait donc dans la capacité à acquérir et à convertir des ressources (sous forme métabolique) afin de satisfaire les dépenses pour des traits liés à cette condition qui favoriseraient le succès reproducteur (Tomkins *et al.* 2004). La qualité d'un individu serait alors signalée par ces traits phénotypiques liés à la condition, qui ensemble reflèteraient l'état de santé général et la vigueur de l'individu et influeraient sur le succès reproducteur. Cependant, la capacité à acquérir des ressources dans l'environnement ne peut à elle seule suffire car ces ressources doivent, ensuite, être allouées aux différents traits favorisant la fitness. En effet, d'après la théorie des traits d'histoire de vie, l'ensemble des traits impliqués dans la croissance, l'entretien des tissus et la reproduction d'un individu ne peuvent recevoir simultanément toutes les ressources nécessaires à leur maximisation. Un individu devra alors faire des compromis dans l'allocation de ressources pour ces différents traits, faisant en sorte que ces deux processus (l'acquisition et l'allocation de ressources) fonctionneraient en synergie. Deux types de traits seraient distingués : des traits « non reproductifs »

généralement sélectionnés pour leur capacité à augmenter l'acquisition de ressources ayant pour objectif de maintenir l'individu sain et sauf, et des traits « reproductifs » dans lesquels une quantité de ressource serait dépensée afin d'augmenter la fitness. Ainsi, le statut de santé de l'individu (l'activation du système immunitaire) peut interférer avec l'allocation des ressources servant à l'expression de caractères sexuels secondaires (Møller *et al.* 2000) alors que son statut nutritionnel peut agir sur la quantité et la qualité des ressources utilisées pour l'expression des caractères sexuels secondaires (Andersson 1994). Les différents facteurs étudiés (statut de santé et le statut nutritionnel) sont le plus souvent évalués par le biais d'indices (Stevenson & Woods 2006) qui peuvent ensuite être manipulés expérimentalement en modifiant l'environnement comme, par exemple, la disponibilité alimentaire, l'exposition aux parasites ou par des modifications génotypiques (Cotton, Fowler & Pomiankowski 2004). À travers ces deux processus, il est ainsi sous tendu que les traits peuvent être soumis à l'influence de l'environnement, de la génétique de l'individu ainsi qu'à l'interaction entre les deux (Tomkins *et al.* 2004). La condition sera influencée par tout allèle qui affecte cette capacité des individus à acquérir et allouer leurs ressources.

Ceci nous amène donc à penser que la condition d'un individu est une information importante fournie par les mâles lorsqu'ils émettent des signaux dans un contexte de sélection sexuelle. Ainsi, lors d'interactions intrasexuelles, la condition des mâles peut avoir comme fonction d'indiquer la capacité de ceux-ci à combattre (Olsson 1994) alors qu'en situation d'interactions intersexuelles, elle peut être un indicateur de bénéfices directs et/ou indirects pour les femelles. Par exemple, chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), l'intensité de la couleur du plumage est un bon indicateur de bénéfices directs pour les femelles car elle reflète le niveau de soins paternels prodigués aux jeunes (Senar, Figuerola & Pascual 2002). Chez d'autres espèces, la condition des mâles permettra aussi de favoriser les bénéfices indirects

des femelles tels qu'une meilleure qualité génétique (Hunt *et al.* 2004a; Tomkins *et al.* 2004) et immunitaire (Faivre *et al.* 2003) des mâles choisis pour la reproduction.

3.3.2.3. Qualité et âge

De nombreuses études avaient montré que les femelles émettaient des préférences pour les mâles plus âgés (Burley 1981; Grant & Grant 1987; Côté & Hunte 1993; Hasselquist, Bensch & von Schantz 1996; Sundberg & Dixon 1996). Une première approche fut alors de penser que la viabilité des mâles signalait une certaine qualité génétique et que la manière dont les femelles pouvaient s'assurer de la qualité génétique de leur partenaire était de préférer les mâles plus âgés. D'après la théorie des « bons gènes », les femelles chercheraient à maximiser leurs bénéfices indirects en choisissant les mâles sur la base de leur longévité qui signifierait une bonne qualité génétique (Trivers 1972; Manning 1985). Cependant, cette idée fut l'objet de critiques par le fait que la longévité ne fut pas toujours positivement corrélée avec la fitness (Hansen & Price 1995) et que d'autres études montraient, *a contrario*, que les femelles ne choisissaient pas toujours les mâles les plus âgés (Alatalo, Lundberg & Glynn 1986; Halliday & Verrell 1988; Howard, Whiteman & Schueller 1994; Olsson & Madsen 1995). En effet, de jeunes mâles pouvaient avoir une meilleure reproduction en raison d'une meilleure adaptation à leur environnement car issus de parents ayant subi eux-mêmes une récente sélection. De plus, il a été montré qu'à partir d'un certain âge un effet de sénescence intervenait avec l'accumulation de mutations génétiques délétères éventuellement transmissibles à la progéniture (Trivers 1972; Forslund & Pärt 1995), diminuant la fertilité (Jones, Balmford, & Quinnell, 2000), le tout affectant le succès reproducteur de l'individu (Brooks & Kemp, 2001). Par conséquent, les bénéfices indirects obtenus par les femelles lors du choix de partenaire n'étaient plus aussi évidents.

Au-delà de la qualité génétique, il a été observé que de nombreux caractères sexuels secondaires variaient avec l'âge de l'individu comme la taille du corps chez les lézards (*Anolis garmani*) (Trivers 1972) tout comme chez certains mammifères et oiseaux chez lesquels la maturité sexuelle d'un individu peut se produire avant la fin de la croissance. D'autres caractères comme la taille des ramures chez les cervidés, les cornes chez les ovins et bovins ou bien encore des ergots chez certains oiseaux montrent aussi des corrélations avec l'âge des individus (Manning 1985). Sachant que les femelles peuvent sélectionner leur partenaire sur la base de ces caractères phénotypiques, il a semblé que ces traits phénotypiques en lien avec l'âge pouvaient à leur tour signaler la qualité d'un individu (Trivers 1972; Manning 1985). Par conséquent, la qualité d'un mâle devait être signalée par un plus fort investissement dans ces traits phénotypiques ce qui permettait d'expliquer pourquoi chez certaines espèces les ornements sexuels devenaient plus importants avec l'âge (Sundberg & Dixon 1996; Mountjoy & Lemon 1996; Richardson & Burke 1999).

À partir de ces observations, une seconde approche fut alors d'intégrer les traits d'histoire de vie des individus dans l'évaluation de la qualité. D'après la théorie des traits d'histoire de vie (cf. ci-dessus), la configuration individuelle d'acquisition de ressources et d'allocation de temps et d'énergie pour ces traits se fait tout au long de la vie des individus. Cela signifie que les traits d'histoire de vie varient alors tout au long de la vie des individus prenant en compte l'espérance de vie d'un individu et les changements génétiques et environnementaux. Les traits d'histoire de vie peuvent donc être déterminées par une variation génétique dans le processus d'acquisition et d'allocation de ressources (cf. paragraphe § 3.3.2.2. Qualité & condition). Un investissement pour une reproduction précoce ou tardive peut alors faire l'objet de compromis d'allocation de ressources. En effet, le succès reproducteur d'un individu, qui dépend en partie de sa survie et de son succès d'appariement, rend très difficile la maximisation simultanée de ces deux composantes de la fitness (Reznick,

Nunney & Tessier 2000). Des caractères sexuels secondaires qui favorisent l'appariement sont alors souvent exprimés au détriment d'autres composantes de la fitness comme la longévité. De cette manière, il apparaît clairement la mise en place de compromis dans l'allocation de ressources entre les différentes composantes de la fitness. Ces compromis peuvent alors être la cause de covariance faible voire négative entre la longévité et la fitness d'un individu, permettant aux mâles de « sacrifier » des opportunités de reproductions futures afin de favoriser une reproduction précoce (Hunt *et al.* 2004b; Kokko 1998). Par conséquent, un trait qui signale de manière fiable la qualité d'un individu à un stade de sa vie ne signalera pas nécessairement la qualité de ce même individu tout au long de sa vie (Kokko 1997; Proulx, Day & Rowe 2002). Plusieurs explications ont alors été proposées afin de comprendre les différents patterns reproducteurs observés en fonction de l'âge.

Une première explication réside dans le fait que si des individus ont des âges différents lors de leur première reproduction ou que leur probabilité de survie diffère, alors il y aura une apparition ou une disparition progressive de certains phénotypes à mesure que les cohortes d'individus vieillissent avec pour conséquences des proportions de phénotypes de qualité différente entre les classes d'âge (Forslund & Pärt 1995). Une première hypothèse dite de « sélection » suppose une disparition progressive des individus ayant les plus faibles performances reproductives. Cette disparition des individus les moins performants dans une population serait la conséquence soit d'une plus grande dispersion de ces individus soit d'une plus faible probabilité de survie par rapport aux individus les plus performants. Ainsi, les mâles les plus performants, donc de meilleure qualité phénotypique, se verraient davantage représentés à mesure que l'âge augmente et la performance reproductive se trouverait elle plus élevée chez les individus les plus âgés (Forslund & Pärt 1995). Une seconde hypothèse dite de « reproduction retardée » soutient l'idée que la corrélation positive entre la fitness et l'âge dépendrait du fait que les individus de meilleure qualité phénotypique se reproduiraient plus

tardivement par rapport aux mâles de qualité inférieure en raison d'une plus grande accumulation de ressources ou du fait que les individus de qualité inférieure se reproduiraient plus tôt.

Une seconde explication consiste à prendre en considération l'expérience acquise par les individus au cours de leur vie dans l'évolution des performances reproductives. Cette explication, décrite comme une hypothèse de « contrainte » (Curio 1983), part du principe que les individus acquièrent de l'expérience dans divers comportements comme le fourragement, la compétition (notamment pour l'acquisition de certains territoires ou sites de reproductions) et/ou la reproduction (par exemple le choix de partenaire, les soins parentaux comme l'incubation des œufs, le nourrissage, la couvaison, la protection contre les prédateurs, etc.). Cette hypothèse de contrainte suggère donc qu'une amélioration de ces comportements, par accumulation d'expérience, permettrait une meilleure survie adulte des jeunes reproducteurs ainsi qu'une augmentation de leurs performances reproductives.

Enfin, une dernière explication réside dans l'optimisation de l'effort de reproduction qui consiste en un ajustement individuel des traits d'histoires de vie avec des jeunes qui privilégient, dans un premier temps, leur survie, pour ensuite, favoriser de plus en plus leur succès reproducteur (Forslund & Pärt 1995). Cette optimisation de l'effort de reproduction tiendrait à la quantité de ressources allouées à la reproduction et à la survie. Elle rejoint en partie l'hypothèse de contrainte décrite précédemment car elle considère qu'un jeune individu devra affecter à sa croissance ou au développement de compétence une certaine quantité de ressources qui ne peut aller à l'effort de reproduction. Par conséquent, l'effort de reproduction optimal devrait donc augmenter avec l'âge puisque les ressources allouées à la croissance et aux développements des expériences de vie (cf. ci-dessus : hypothèse de contrainte) deviendront de plus en plus limitées.

L'âge peut ainsi avoir un lien avec la qualité des individus mais ceci montre aussi que des traits liés à l'âge peuvent être porteurs d'informations sur l'émetteur, lesquelles pourraient être d'une importance cruciale pour le receveur. Or, pour que ces informations soient correctement transmises de l'émetteur au receveur, encore faut-il que le signal soit parfaitement adapté aux contraintes de l'environnement.

4. Les contraintes de l'environnement sur la communication

4.1. Généralités

La transmission d'un signal d'un émetteur à un receveur passe par la formation d'un « canal de transmission » ou « canal de propagation ». Le canal de transmission va agir comme un filtre, modifiant ainsi le signal émis. Cette contrainte va donc agir sur toute la communication (Danchin, Giraldeau & Cézilly 2005).

De plus, un signal est le support physique de l'information et peut donc adopter de multiples formes (sons, formes, couleurs, odeurs, champs électriques, contact physique, etc.). L'utilisation privilégiée de certaines modalités de communication ainsi que la portée d'un signal sont le résultat de pressions exercées aussi bien par l'environnement, l'histoire évolutive et les contraintes morphologiques de chaque espèce. Par exemple, dans le cas de la communication acoustique, même si de nombreuses espèces se sont adaptées à leurs différents milieux, il subsiste encore certaines contraintes entravant une propagation efficace des ondes sonores. Tout d'abord, rappelons que le milieu ambiant de propagation peut à lui seul faire varier la vitesse de propagation de l'onde (vitesse moyenne de $340 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans l'air et $1480 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans l'eau). L'absorption d'énergie sonore (c.-à-d. l'atténuation des sons avec la

distance) est plusieurs centaines de fois plus forte dans l'air que dans l'eau. De plus, certaines propriétés même de l'onde sonore comme les fréquences vont agir sur leur propagation. Généralement, l'absorption d'énergie sera facilitée dans le cas de hautes fréquences plutôt que pour de basses fréquences.

4.2. Le bruit comme contrainte

De multiples sources de bruit existent dans la nature (Brumm 2013). Ces sources sont aussi bien biotiques (c.-à-d. vivantes), à l'instar des vocalisations produites par des congénères ou d'autres espèces (par exemple les batraciens, les insectes, les mammifères et les oiseaux), qu'abiotiques (c.-à-d. non-vivantes) comme le vent et ses turbulences sur la végétation, le sol et le corps du récepteur, ou bien encore l'eau (pluie, rivières, chutes d'eau, mers, etc.). À tous ces facteurs préexistants, il vient s'ajouter une nouvelle source de bruit, le bruit urbain ou « bruit anthropique », issu des activités humaines. Ce bruit ambiant se comporte comme un masque sur le signal sonore dont l'impact sera mesuré chez le receveur par un rapport signal sur bruit. Une spécificité de ce bruit, considéré aujourd'hui comme une pollution sonore, tient au fait qu'il tend à augmenter son rayon de nuisance sur la base de l'urbanisation croissante observée depuis un siècle (Barber, Crooks & Fristrup 2010). Enfin, une autre caractéristique particulière de ce bruit urbain tient à sa très forte concentration sur les basses fréquences (Fig. 1). De plus, les zones urbaines sont caractérisées par une hétérogénéité spatiale dans le niveau de bruit (variation diurne prévisible et existence de surfaces réfléchissantes) (Warren *et al.* 2006).

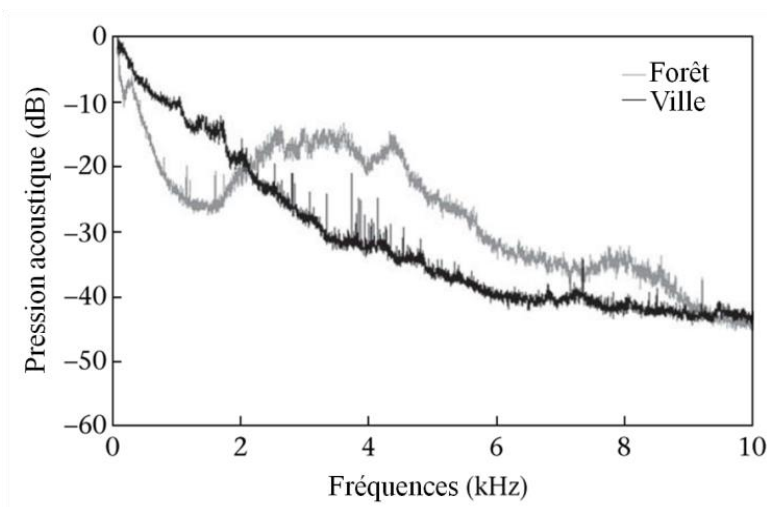


Figure 1. Spectre typique de bruits environnementaux provenant de la ville et d'un territoire forestier (d'après Nemeth & Brumm 2009).

Le niveau de bruit moyen relevé en continu pendant une minute en ville est mesuré à 58.8 dB alors qu'en territoire forestier, le relevé est mesuré à 47.1 dB. En détaillant les différences entre ces deux relevés, il apparaît un bruit en ville plus important entre 0 et 2 kHz correspondant au bruit issu des activités humaines. Tandis qu'entre 2 et 9 kHz, le bruit en territoire forestier prédomine et correspond à la production de bruit biotique.

De nombreuses études empiriques ont montré que le bruit pouvait interférer avec les comportements vocaux. Par exemple, il a été montré que le bruit ambiant affectait la discrimination de signaux acoustiques chez les batraciens, les poissons et les oiseaux (Wollerman 1999; Vasconcelos, Amorim & Ladich 2007; Pohl *et al.* 2009). Dans chacun de ces taxons, il est aussi reporté que cette interférence du bruit avec les vocalisations affectait drastiquement les comportements d'interactions intersexuelles (Appeltants, Del Negro & Balthazart 2002; Halfwerk, Bot & Slabbekoorn 2012) ou d'interactions entre des mâles en compétition (Bee & Swanson 2007; Sebastianutto *et al.* 2011).

5. La communication acoustique des oiseaux chanteurs

Les vocalisations des oiseaux ont été classées en deux catégories : les cris et les chants. Malgré la distinction entre ces deux types de vocalisations, leur différenciation n'est pas toujours évidente. La définition donnée par Catchpole & Slater (2008) décrit les chants comme « plutôt longs, complexes, et essentiellement produits par les mâles en période de reproduction », tandis que les cris seraient généralement « plus courts, plus simples, et produits par les deux sexes tout au long de l'année ».

Cependant, cette définition proposée par Catchpole & Slater reste encore imparfaite en raison de quelques exceptions montrant un chant produit chez les deux sexes comme chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) voire même de nombreuses espèces tropicales ou encore une production de chant hors saison de reproduction chez le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) par exemple.

Les chants peuvent être appris ou liés à des prédispositions. En effet, chez les oiseaux chanteurs, deux groupes sont clairement identifiés sur la base de l'apprentissage du chant ainsi que sur la complexité des chants produits : les oscines et les sous-oscinés (Catchpole & Slater 2008). Les oscines (ou « vrais oiseaux chanteurs ») ont la particularité d'apprendre le chant caractéristique de leur espèce à partir d'un tuteur par rapport aux sous-oscinés chez lesquels mêmes les individus élevés en isolement produisent les chants caractéristiques de leur espèce (Catchpole & Slater 2008).

5.1. Le chant chez les oiseaux chanteurs

Comme il a été précisé précédemment, le chant se caractérise par une suite de sons organisés selon différents niveaux (Fig. 2). Le niveau élémentaire est appelé note ou élément. Une ou plusieurs notes émises de manière répétée dans le même ordre vont constituer une syllabe. L'ensemble des différentes syllabes qu'un individu pourra produire constituera alors son répertoire syllabique.

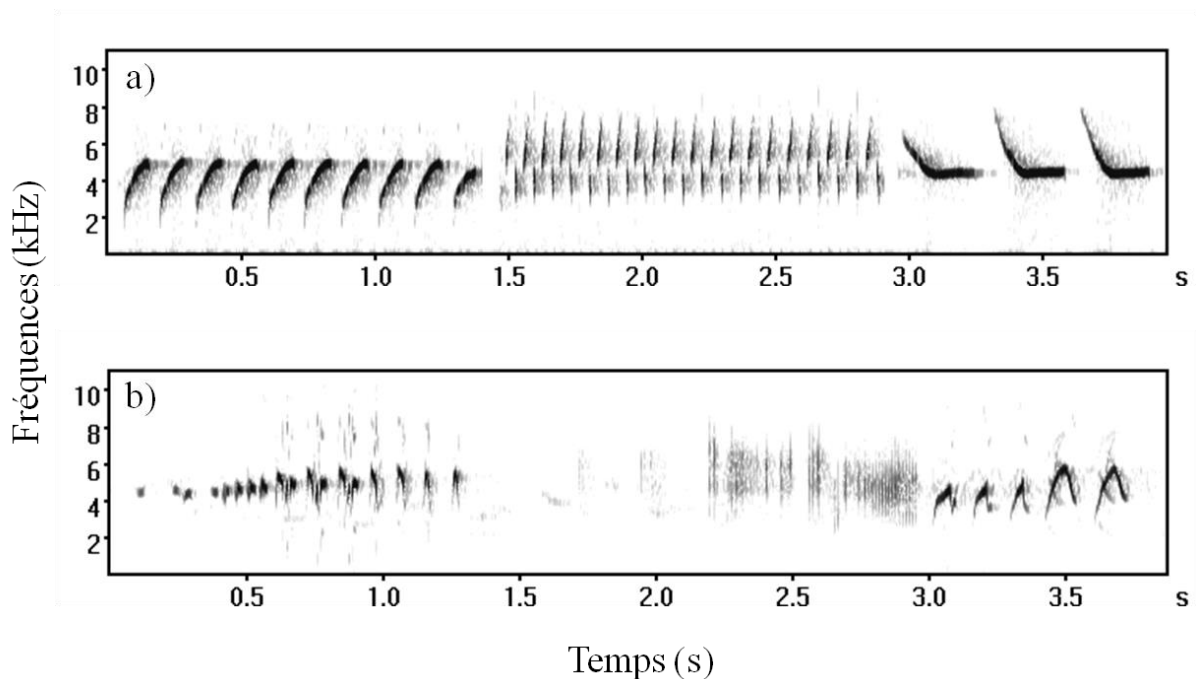


Figure 2. Représentation graphique de chants (la fréquence en fonction du temps).

a) Sonogramme d'un chant de canari domestique (*Serinus canaria*).

b) Sonogramme d'un chant de rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*).

Une phrase (ou trille) correspond à un segment de chant constitué d'une répétition suivant un pattern particulier d'une ou plusieurs syllabes. Enfin, le chant est décrit comme une succession de phrases dont l'ordre pourra être constant ou non selon les individus et les

espèces. À partir de son répertoire de phrases, un oiseau va constituer un ou plusieurs chants, et lorsqu'une espèce produira plusieurs chants, on parlera alors de répertoire de chant.

Le chant est donc un comportement complexe qui varie entre les espèces, avec pour conséquence une multitude de variations dans les paramètres de chant, lesquelles seront chacune assignée à une catégorie (Searcy & Nowicki 2010) : la diversité des chants (taille du répertoire de chant, de strophes, de syllabes et de notes), le rythme de chant, la structure des chants (durées et fréquences des chants ; nombre de syllabes et de notes) ou encore la performance vocale mesurée en tant que déviation vocale – le meilleur compromis entre les fréquences des notes et leurs rythmes de production (Podos, Lahti & Moseley 2009; Wilson *et al.* 2014) ou consistance vocale – la répétition à l'identique de syllabes consécutives (Sakata & Vehrencamp 2012).

5.2. La production des chants

Chez les oiseaux, les vocalisations et en particulier la production de chants sont permises par des spécificités anatomiques situées dans un organe vocal qui leur est propre, la syrinx (Fig. 3). Cet organe, hautement spécialisé dans la production de vocalisations, fonctionne par vibration d'une membrane tympaniforme située à l'embranchement des bronches. Sous l'effet de pressions lors de l'expiration, cette membrane se met à vibrer au passage de flux d'air expulsés des sacs aériens inter-claviculaires. L'expulsion des flux d'air se poursuit ensuite, par le passage de ces flux dans la trachée. C'est par son passage dans la trachée que le flux d'air sera canalisé et que le son sera amplifié. Les modulations, permettant l'obtention de certaines caractéristiques physiques des sons, sont la conséquence de l'activité musculaire autour de la jonction broncho-trachéale. Ces muscles, par leurs contractions,

modifient la forme et le volume trachéal, qui ajoutés à des mouvements du tractus vocal supérieur dont le bec, affectent le passage des flux d'air permettant ces modulations fréquentielles des sons. Les raisons qui expliquent que les oscines sont considérés comme de « vrais oiseaux chanteurs » tiennent au fait que cette structure musculaire, située à la base de la trachée (c.-à-d. le nombre et la complexité des muscles), est plus développée, exactement comme les bases cérébrales qui y sont associées.

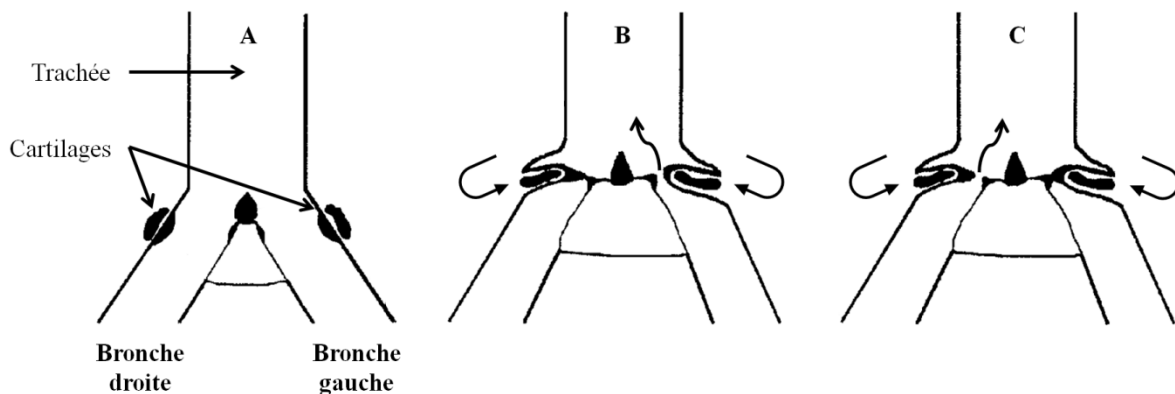


Figure 3. Schéma d'une syrinx d'oiseau chanteur (d'après Suthers, Goller & Pytte 1999).

A : configuration de la syrinx lors de respirations sans vocalisations d'après une vue schématique frontale ; **B et C :** syrinx en position phonatoire. La contraction des muscles syringaux entraîne la rotation des cartilages. La production unilatérale d'un son se produit lorsque l'un des deux embranchements bronchiques est complètement obstrué tandis que l'autre conserve une très légère ouverture. Cette dernière entre alors en vibration sous l'effet du passage de l'air durant l'expiration ce qui permet la production d'un son. Le schéma B représente un son émis par la bronche droite de la syrinx, tandis que le schéma C correspond à la position de la syrinx lors de la production d'un son par la bronche gauche.

5.3. Les fonctions du chant

L'adaptation de ces processus de production et de perception ont permis l'utilisation de ces chants dans de nombreux milieux et contextes. Chez les oiseaux chanteurs, les chants ont alors acquis diverses fonctions, notamment dans les relations sociales, afin de véhiculer des informations sur l'émetteur (Catchpole & Slater 2008). Deux d'entre elle sont généralement décrites comme les plus importantes, à savoir la défense territoriale et l'attraction et la stimulation de partenaires sexuels (Catchpole & Slater 2008; Bradbury & Vehrencamp 2011); sous les latitudes à climat tempéré, le plus souvent les mâles cherchent à attirer et stimuler les femelles en période de reproduction.

Ce manuscrit s'organise en deux parties distinctes mais qui ensemble, tentent d'apporter une vision globale de la communication dans la sélection sexuelle. En effet, au cours de ce doctorat, les deux acteurs de la communication (c-à-d l'émetteur et le récepteur) ont fait l'objet d'investigations chacun dans un contexte précis de la sélection sexuelle (intrasexuelle et intersexuelle). La première partie consacrée aux femelles s'intéressera aux conséquences reproductives de la réception d'un signal (le chant) dégradé par l'environnement comme la présence de bruit urbain, tandis que la deuxième partie de ce manuscrit sera dédiée au codage d'information dans le chant des mâles et plus particulièrement au signalement de l'âge en compétition intrasexuelle.

Partie I

Rôle du bruit urbain dans l'établissement des préférences sexuelles des femelles et ses conséquences dans l'investissement maternel chez le canari domestique

Cette partie est constituée de deux articles.

Article I : Effets du bruit urbain sur les préférences sexuelles des femelles de canari domestique

Article II : Effets du bruit urbain sur l'investissement dans les œufs chez les femelles de canari domestique

Introduction – partie I

1. Le choix de partenaire et les préférences sexuelles des femelles

1.1. Généralités

Le fait que les mâles arborent le plus souvent des attributs plus extravagants que les femelles a fait émerger l'idée que les femelles exerçaient alors un rôle majeur, le choix de partenaire constituant donc un pan de la sélection sexuelle à travers la sélection intersexuelle.

Le choix de partenaire des femelles tolère la présence de mâles exprimant des caractères moins attractifs. Ce phénomène de tolérance chez les femelles exerçant ce choix de partenaire a donc permis une distinction entre la notion de choix et de préférences (Heisler *et al.* 1987; Jennions & Petrie 1997; Cotton, Small & Pomiankowski 2006).

La préférence est un caractère complexe qui détermine des manières d'évaluer les partenaires sexuels potentiels (Cotton, Small & Pomiankowski 2006) sur la base de propriétés sensorielles et comportementales influençant la propension d'un individu à s'apparier avec un certain phénotype. Un premier mode d'évaluation serait une fonction de préférence, qui serait utilisée afin de classer les individus de l'autre sexe à partir de ce qu'appelait Darwin un « standard de beauté » (Darwin 1859). Cela pourrait très bien se représenter comme une courbe décrivant les préférences des femelles en fonction du gradient phénotypique des mâles. Le second mode d'évaluation tiendrait en la stratégie d'échantillonnage et les règles de prises de décisions appliquées par les femelles afin de discriminer les mâles sur la base d'informations précédemment recueillies. Le choix est quant à lui une manifestation des préférences. Tandis que les préférences dénotent une disposition ou une propension chez un individu, le choix correspond à une action (Heisler *et al.* 1987).

Le lien entre les préférences et le choix tient à la sélectivité. La sélectivité se définit comme « l'effort ou l'énergie qu'un individu est prêt à investir dans l'évaluation de ses

partenaires sexuels » (Jennions & Petrie 1997). Ainsi, dans l'hypothèse où la sélectivité sera forte, les choix correspondront aux préférences. *A contrario*, les choix seront aléatoires lorsque la sélectivité sera faible et ce, même si l'individu conserve ses préférences. C'est donc grâce aux variations exprimées lors des décisions d'appariement que la distinction entre ces notions de choix, de préférence et de sélectivité a pu être réalisée.

1.2. La qualité du partenaire sexuel et le choix du partenaire

Comme nous avons pu le voir dans la partie relatant la qualité d'un mâle (cf § 3.3.2. Qualité d'un mâle), dans un contexte intersexuel, les femelles ont intérêt à maximiser leurs bénéfices directs (de bons soins paternels, un bon territoire, etc.) et/ou leurs bénéfices indirects (des descendants de bonne qualité génétique) en sélectionnant des mâles de meilleure qualité (Kirkpatrick & Ryan 1991; Andersson 1994). Les femelles peuvent évaluer ainsi la qualité d'un mâle sur la base de ses attributs physiques. Par exemple, chez les oiseaux, l'exemple très connu du paon bleu (*Pavo cristatus*), montre que les mâles ayant les plus longues traînes sont ceux que les femelles repoussent le moins lors de tentatives d'accouplements (Yasmin & Yahya 1996). Un autre exemple, chez l'hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), montre que les femelles vont davantage choisir des mâles avec le plumage le plus brillant lors de copulations extra-paires, ce même plumage correspondant le plus souvent à des mâles plus vieux (Bitton, O'Brien & Dawson 2007). Parfois, les attributs physiques ne sont pas les seuls indices pris en compte par les femelles. Certains comportements des mâles comme la vigilance (Dahlgren 1990) et les comportements de cour (Hagelin & Ligon 2001) sont aussi jaugés par les femelles.

Chez les oiseaux chanteurs, le chant est également un paramètre important lors du choix du partenaire. Généralement, trois types de réponses sont pris en compte pour évaluer les préférences des femelles : l'approche, les postures de sollicitations à l'accouplement et les comportements de nidification (Kroodsma & Miller 1996).

Par exemple, chez le phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*), les mâles avec un plus large répertoire syllabique s'apparient plus rapidement (Catchpole 1980), alors que chez une souche de canari (*Serinus canarius*), les femelles construisent plus tôt leur nid à l'écoute de larges répertoires de chants (Kroodsma 1976). Aussi chez la mésange bleue, il apparaît que les mâles qui chantent des chants plus longs obtiennent plus de fertilisations extra-paires (Kempnaers, Verheyen & Dhondi 1997).

Chez le diamant mandarin (*Taenyopygia guttata*), les femelles réalisent davantage de copulations extra-paire en présence de mâles produisant des chants à un rythme élevé (Collins, Hubbard & Houtman 1994). De la même manière, les femelles de diamant mandarin s'approchent plus du diffuseur lorsque les chants sont diffusés à un rythme élevé (Collins, Hubbard & Houtman 1994).

D'autres expériences ont aussi montré que les femelles réalisaient davantage de postures de sollicitation à l'accouplement (King & West 1977) à l'écoute de certains types de phrases. Par exemple chez le canari domestique (*Serinus canaria*), les femelles produisent davantage de postures de sollicitations à l'accouplement à l'écoute de phrases qui se caractérisent par une large bande de fréquence et un rythme syllabique élevé (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet, Beme & Kreutzer 1998; Draganoiu, Nagle & Kreutzer 2002). Enfin, plus ces phrases sont diffusées sur de basses fréquences avec une forte intensité sonore plus les femelles répondent par des postures de sollicitations (Pasteau, Nagle & Kreutzer 2009b, 2007).

Le choix de partenaire est un des moyens d'optimiser son succès reproducteur. Cependant, l'investissement reproducteur des femelles ne s'arrête pas au choix de partenaire mais se poursuit ensuite dans les étapes suivantes de la reproduction, à savoir la formation et la ponte des œufs, qui doivent fournir toutes les ressources nécessaires au bon développement de la progéniture, et les soins parentaux.

2. L'investissement parental

L'investissement reproducteur se compose à la fois de l'investissement sexuel et de l'investissement parental (Trivers 1972). L'investissement sexuel correspond donc à l'énergie consacrée à la recherche et à la conquête d'un partenaire sexuel ou conflits entre rivaux, tandis que l'investissement parental inclut tout ce qui concerne les soins aux jeunes c'est-à-dire tout acte prodigué au bénéfice de sa descendance afin d'en accroître sa survie. Cet investissement énergétique dans sa progéniture se fait donc au détriment de l'individu même, puisque l'énergie investie dans sa descendance n'est plus affectée à sa survie immédiate, limitant de fait les descendances ultérieures. Cette théorie, initialement formalisée par Fisher (1930), montre en effet que le succès reproducteur peut être mesuré en prenant en compte les effets des coûts de reproduction (Brommer 2000).

Si on considère les traits d'histoire de vie, les espèces évoluent de manière à développer des stratégies reproductives flexibles permettant aux individus d'ajuster leurs efforts reproductifs en fonction des bénéfices reçus de cet investissement (Roff 1993). Cela suggère donc que l'investissement reproducteur devrait être élevé lorsque les bénéfices attendus en termes de valeur sélective sont hauts. Par conséquent, tout facteur biotique ou abiotique qui affecte ces bénéfices devrait potentiellement affecter l'allocation de ressources

dans la reproduction. Cette hypothèse implique que ces facteurs pourraient générer des variations dans l'investissement reproducteur notamment par des effets maternels sur le développement de la progéniture (Harris & Uller 2009).

3. L'investissement maternel

3.1. Généralités

Les effets maternels se définissent comme tout effet non génétique de la mère sur le développement et donc le phénotype de la prochaine génération (Mousseau & Fox 1998). Ces effets maternels peuvent aussi bien se mesurer par les dates de ponte, la composition des œufs, les soins aux jeunes, la défense du nid, etc., constituant un mécanisme adaptatif de plasticité phénotypique en réponse à l'hétérogénéité de l'environnement, avec des conséquences de cette expérience maternelle en termes de variations phénotypiques dans la progéniture. Ceci permettrait une adaptation plus rapide à l'environnement que des adaptations génétiques (Mousseau & Fox 1998). Ces variations transmises soit par des facteurs cytoplasmiques (par exemple les réserves énergétiques, les concentrations d'hormones, etc.) soit par les soins (par exemple le nourrissage, le toilettage, etc.) peuvent affecter aussi bien la croissance, la condition et l'état physiologique de la progéniture.

Les effets sur les descendants dépendent aussi du moment auquel les effets maternels interviennent. Par exemple, chez le canari domestique, Tanvez *et al.* ont étudié comment les femelles transféraient les bénéfices d'une alimentation avec caroténoïdes à leur progéniture que ce soit lors de la ponte ou lors du nourrissage des jeunes (Tanvez *et al.* 2009). Deux effets ont pu être observés : (i) lorsque les femelles avaient été nourries avec des caroténoïdes avant la ponte de leurs œufs, la croissance des jeunes était favorisée par rapport à un nourrissage

sans caroténoïdes et (ii), lorsque les caroténoïdes étaient fournis aux femelles seulement après la ponte, cela n'avait aucun effet sur la croissance des jeunes. La seule différence observée par cet apport en caroténoïdes après la ponte fut que les jeunes ont développé une meilleure immunité. Ces différences observées dans l'investissement prénatal s'expliquent par le fait que chez les espèces ovipares, les femelles n'ont qu'un intervalle de temps très limité pour allouer des ressources dans les œufs au-delà duquel les femelles ne pourront intervenir sur l'embryogénèse. Cette période critique à l'allocation de ressources à la progéniture avant la ponte est spécifique aux espèces ovipares contrairement aux espèces vivipares chez lesquelles les femelles ont toute la période de gestation pour « ajuster » l'allocation de ressources dans leur progéniture. Puisque cette allocation de ressources se produit exclusivement lors de cette période précédant la ponte, l'embryon n'aura de disponible pour son bon développement que ces réserves de ressources fournis au moment de cette allocation. L'étude des œufs (c.-à-d. la composition) permettra donc d'avoir une vision de l'investissement maternel à travers les ressources allouées.

3.2. L'investissement maternel dans les œufs

La ponte des œufs intervient après la fertilisation des œufs. Cependant, chez de nombreuses espèces, comme le canari domestique, l'accouplement n'est pas indispensable à la ponte.

La taille de ponte varie fortement d'une espèce à l'autre, d'un œuf chez les albatros à plus d'une vingtaine d'œufs chez les cailles. La masse des œufs varie aussi très fortement, de moins d'un gramme chez les oiseaux mouches à plus d'un kilogramme et demi chez l'autruche (*Struthio camelus*) (Winkler 2004). La masse ou la taille des œufs à l'intérieur

d'une espèce est positivement corrélée chez les oiseaux avec les chances d'éclosion, la croissance et la survie des jeunes (Williams 1994; Christians 2002).

La composition globale reste identique quel que soient les espèces, avec une coquille contenant une substance jaune, le vitellus, entouré d'une substance blanche, appelée albumen. Le jaune constitue les réserves énergétiques (c.-à-d. lipides) et protéiques nécessaires à l'embryon pour se développer. Il contient aussi des hormones comme les androgènes, dont fait partie la testostérone. La testostérone peut avoir des effets positifs sur la croissance et le développement musculaires des jeunes (Schwabl 1993; Lipar & Ketterson 2000). L'albumen est le composant majoritaire ainsi que le principal facteur régissant la taille de l'œuf. Le blanc est ajouté autour du jaune lors du trajet dans l'oviducte, il est riche en eau et en protéines dont certaines, comme les lysozymes et les caroténoïdes, ont des fonctions immunitaires (Saino *et al.* 2002; Callewaert & Michiels 2010). Enfin la coquille et ses membranes permettent à l'embryon des échanges gazeux avec le milieu extérieur tout en protégeant l'embryon de la dessiccation.

Les femelles transfèrent une partie de leurs ressources énergétiques à la formation des œufs, ce qui rend leur reproduction particulièrement coûteuse. Ce coût énergétique peut être particulièrement visible à travers l'évolution de leur poids en période de reproduction, puisque certaines femelles peuvent perdre près d'un quart de leur poids pendant la saison de reproduction (Spaans *et al.* 2007), en partie dû à une fonte musculaire (Williams 2005). De ce fait, divers facteurs tels que la condition des femelles, la qualité des mâles et l'environnement des femelles affecteront la taille des couvées ainsi que la taille, le poids et la composition des œufs (c.-à-d. coquille, jaune, blanc, hormones, etc.) avec pour conséquence des variations dans la qualité de la ponte et donc l'investissement dans les œufs avant la ponte.

Comme indiqué précédemment, le choix du partenaire sexuel d'une femelle peut être influencé par l'attractivité des mâles rencontrés. Lorsque les femelles ont la possibilité de choisir leur partenaire par rapport à des choix imposés, elles augmentent l'allocation de ressources dans les œufs. C'est le cas par exemple chez la perdrix grise (*Perdix perdix*), pour laquelle les femelles déposent plus de testostérone dans les œufs lorsqu'elles s'apparient avec un mâle qu'elles ont elles-mêmes choisi en comparaison avec un mâle imposé (Garcia-Fernandez *et al.* 2010).

3.3. La qualité du partenaire sexuel et l'investissement dans les œufs

Comme nous l'avons vu précédemment, les femelles peuvent choisir les mâles avec lesquels s'apparier sur la base de préférences exprimées envers des caractères sexuels. Ces traits sexuellement sélectionnés doivent alors fournir un signal honnête concernant la qualité génétique ou phénotypique des mâles (Zahavi 1977; Andersson 1994). Deux hypothèses existent en ce qui concerne cette allocation de ressources en fonction de la qualité du mâle.

3.3.1. L'hypothèse de l'allocation différentielle

L'hypothèse de l'allocation différentielle postule que l'investissement des femelles dans ses jeunes est en fonction de l'attractivité du mâle (Burley 1988). Ainsi la qualité du mâle stimulerait l'investissement maternel, avec pour conséquence une plus forte allocation de ressources dans les œufs. Ce type d'allocation permettrait de favoriser la croissance et la survie de la progéniture, voire même d'augmenter leurs performances reproductrices (Sheldon 2000). Les femelles adapteraient leur investissement à travers différents paramètres tels que leurs comportements (Kroodsma 1976), le nombre d'œufs pondus (Horváthová, Nakagawa &

Uller 2012), la taille des oeufs (Christians 2002; Bonato, Evans & Cherry 2009; Krist 2011) ou leur composition (Gil 2008).

Cette stratégie d'allocation de ressources a pu être décrite chez différents taxons comme les insectes (Wedell 1996; Head, Hunt & Brooks 2006), les poissons (Kolm 2001), les amphibiens (Reyer, Frei & Som 1999), les reptiles (Olsson, Wapstra & Uller 2005), les oiseaux (Petrie & Williams 1993) ou les mammifères (Gowaty, Drickamer & Schmid-Holmes 2003). Chez les oiseaux, divers critères tels que la taille corporelle, la coloration ou les vocalisations peuvent être des indicateurs honnêtes de la qualité des mâles (Andersson 1994; Santos, Scheck & Nakagawa 2011). Chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*), les femelles pondent des œufs plus gros lors d'accouplement avec des mâles préférés (Cunningham & Russell 2000) tandis que chez le diamant mandarin, il a été montré que les taux d'antioxydants déposés par les femelles dans les œufs (substances essentielles à un bon développement embryonnaire et favorisant la survie des juvéniles) varient positivement avec l'attractivité des partenaires (Williamson, Surai & Graves 2006).

Il a été montré dans différentes études que la simple modification de ces caractères sexuels induisait des changements dans l'investissement reproductif. Chez l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), les femelles appariées avec un mâle dont la queue a été aussi artificiellement allongée augmentent leur productivité (de Lope & Moller 1993) et la concentration d'androgènes dans leurs œufs (Gil *et al.* 2006). De plus, la taille des œufs peut aussi être affectée puisque les femelles de fou à pieds bleus (*Sula nebouxii*), pondent des œufs plus petits lorsqu'elles s'accouplent avec un mâle dont les pattes ont été rendues plus ternes (Velando, Beamonte-Barrientos & Torres 2006; Dentressangle, Boeck & Torres 2008). Concernant la composition des œufs, chez le canari domestique, la concentration en

testostérone dans le jaune augmente lorsque les femelles entendent des chants attractifs (Gil *et al.* 2004).

3.3.2. L'hypothèse de la compensation reproductive

A contrario, une nouvelle hypothèse a émergé suite à des observations à l'encontre de l'allocation différentielle puisque des femelles investissaient davantage dans leur progéniture une fois appariées avec des mâles de piètre qualité. Ces femelles chercheraient à compenser un faible investissement pour les jeunes ou une éventuelle piètre qualité du mâle par un plus fort investissement dans les œufs (Bluhm & Gowaty 2004; Byers & Waits 2006; Gowaty *et al.* 2007).

Chez les oiseaux, reprenant l'exemple précédent des antioxydants, les femelles de roselin familier (*Haemorhous mexicanus*) déposent plus d'antioxydants dans les œufs lorsqu'elles sont appariées avec des mâles peu attractifs (Navara *et al.* 2006). Par ailleurs, chez l'hirondelle rustique, les femelles appariées avec un mâle ayant une queue plus courte pondent des œufs avec une plus grande concentration de caroténoïdes, les caroténoïdes favorisant la croissance des jeunes et la maturation de l'immunité (Saino *et al.* 2002). Chez le gobe-mouche à collier (*Ficedula albicollis*) les femelles déposent davantage de testostérone lorsqu'elles s'accouplent avec de jeunes mâles (Michl *et al.* 2005). Ceci indiquerait que les femelles chercheraient à compenser soit une plus faible qualité génétique, soit une plus courte expérience parentale ou bien encore une motivation limitée dans les soins paternels.

Les patterns d'allocation de ressources diffèrent donc très fortement en fonction des espèces.

3.4. Le contexte environnemental et l'investissement dans les œufs

L'investissement maternel dans les œufs, aussi appelé allocation des ressources dans les œufs, est influencé par l'environnement de la femelle avant et au moment de la ponte (Schwabl 1996). De nombreux facteurs environnementaux peuvent donc interférer avec l'investissement dans les œufs en affectant soit directement la condition des femelles soit à travers une modification de la qualité perçue des mâles.

Un premier facteur environnemental est la disponibilité alimentaire qui, indépendamment des capacités de fourragement, affecte la condition des femelles et la qualité des mâles. C'est par exemple le cas chez les femelles de canard colvert pour lesquelles un supplément protéique dans l'alimentation a pour conséquence une augmentation de la taille des œufs pondus (Eldridge & Krapu 1988; Pehrsson 1991). Chez la mésange charbonnière (*Parus major*), la quantité de nourriture disponible va avoir un effet plus important que sa qualité. Les femelles ayant eu accès à une plus grande quantité de nourriture, quelque soit sa qualité (larves de ténébrion meunier ou graines de tournesol), vont débiter plus tôt la ponte des œufs et pondront davantage d'œufs sans affecter leur volume (Nager, Ruegger & Noordwijk 1997). Pour ce qui est de la qualité du partenaire, il a été montré que l'intensité de la couleur des pattes des mâles de fou à pieds bleus, caractère sur lequel les femelles basent leurs préférences sexuelles et investissement dans les œufs (cf. ci-dessus), dépendait de l'approvisionnement en poisson frais. En 48 heures, la couleur des pattes mâles devenait plus terne lorsque les mâles ne s'étaient pas nourris mais reprenait son éclat lorsque les mâles revenaient d'un nourrissage avec du poisson frais (Velando, Beamonte-Barrientos & Torres 2006).

La température ambiante pourrait aussi être un facteur environnemental agissant sur la qualité de la ponte puisque chez la mésange charbonnière, les femelles abritées dans des

nichoirs refroidis pondaient des œufs 14% plus petits par rapport à des femelles nichant dans des boîtes à température ambiante (Nager & Noordwijk 1992). Ceci laisse donc à penser que des températures trop froides lors du début de la saison de reproduction pourraient affecter la ponte des œufs. De plus basses températures affecteraient soit la disponibilité alimentaire, qui serait insuffisante pour permettre à la fois un maintien des conditions de femelles et un investissement optimal dans les œufs, soit directement les coûts de maintien des conditions des femelles au détriment de la formation des œufs.

D'autres facteurs environnementaux peuvent aussi concourir à ces effets sur la ponte mais ces facteurs dépendent naturellement du type d'environnement dans lequel les individus se reproduisent. L'apparition de nouvelles niches écologiques va ainsi amener les espèces susceptibles de coloniser ce nouveau milieu, à affronter de nouvelles contraintes environnementales auxquelles elles devront faire face pour leur reproduction et leur survie. Un exemple de nouvel environnement apparu récemment dans l'évolution des espèces est le milieu urbain. Suite au développement de ce nouveau milieu, de nouveaux facteurs environnementaux propres à la ville vont alors agir sur les sélections naturelle et sexuelle des espèces qui le colonisent.

4. L'environnement urbain

4.1. Généralités

Un environnement urbain se définit comme une aire de forte densité de population et de construction humaine (Warren *et al.* 2006). Cette définition inclut ainsi des environnements modifiés par l'homme impliquant commerces, industries, banlieues et zones résidentielles suivant généralement un gradient d'urbanisation (Warren *et al.* 2006). Elle

inclut également le phénomène de croissance urbaine qui augmente continuellement le contact entre les fortes densités humaines et le monde sauvage (Warren *et al.* 2006). Dans ce type de milieu, nous retrouvons les pendants des pressions naturelles mais avec en prime des contraintes spécifiques à la ville telles que l'éclairage nocturne ou encore le bruit urbain ou « anthropique » (Swaddle *et al.* 2015).

L'étude de ce milieu anthropique a globalement montré des différences en termes de diversité et de densité des espèces peuplant ce nouvel environnement par rapport à un milieu non urbanisé (Shochat *et al.* 2006). Par conséquent, ces nouvelles contraintes, typiques du milieu urbain, affectent de différentes manières la survie et la reproduction des espèces ayant colonisé cet environnement. Ces deux grands facteurs environnementaux répertoriés en ville, que sont l'éclairage nocturne (Dominoni *et al.* 2013a; Dominoni, Quetting & Partecke 2013b; Fuller, Warren & Gaston 2007; Kempenaers *et al.* 2010; Dwyer *et al.* 2013) et le bruit anthropique, vont agir différemment en intervenant à tous les niveaux de l'organisme en des temps différents que ce soit sur la reproduction ou la survie des espèces (Swaddle *et al.* 2015). Cependant, dans le cadre de ce doctorat je ne m'intéresserai qu'à la nuisance sonore, c'est-à-dire au bruit urbain.

4.2. Le bruit urbain et ses effets sur la reproduction

Malgré une grande diversité d'adaptations chez les émetteurs du signal, encore peu d'études se sont intéressées aux effets du bruit sur le succès reproducteur. Seules quelques études récentes viennent d'isoler le bruit du trafic urbain comme une source d'affaiblissement du succès reproducteur par une diminution de la taille de ponte et du nombre de jeunes à l'envol chez la mésange charbonnière (Halfwerk *et al.* 2011b), un plus grand nombre d'œufs

pondus mais une plus grande mortalité embryonnaire chez le diamant mandarin (Potvin & MacDougall-Shackleton 2015), ou bien encore une réduction du nombre de jeunes au nid dont le poids serait aussi plus faible chez le moineau domestique (*Passer domesticus*) (Schroeder *et al.* 2012), même si ce dernier résultat n'a pas pu être retrouvé ultérieurement (Meillère, Brischoux & Angelier 2015a). Le succès reproducteur d'un individu correspond au nombre de descendants viables qui pourront devenir à leur tour reproducteurs. Nous ne connaissons pas à ce jour les mécanismes proximaux se trouvant à la base de cet effet mais sachant le rôle capital du chant des mâles pour la défense territoriale, l'attraction et la stimulation des femelles (Catchpole & Slater 2008), il est possible d'imaginer que le masquage du chant par le bruit puisse ainsi entraîner une baisse du succès reproducteur. De plus, le bruit a aussi été mis en cause par deux études comme source de diminution du succès d'appariement (l'habileté du mâle à attirer une femelle) chez le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) (Gross, Pasinelli & Kunc 2010) et la paruline couronnée (*Seiurus aurocapillus*) (Habib, Bayne & Boutin 2007).

4.3. Le bruit urbain et ses effets sur le chant des mâles

Le bruit urbain, aussi désigné comme « anthropique », est un facteur environnemental caractéristique des villes car issu des activités humaines telles que les transports, les chantiers, les habitations, et autres sites industriels. Une des caractéristiques de ce bruit est qu'il est de basse fréquence, dominant en dessous de 1400 Hz (Lohr, Wright & Dooling 2003), ce qui le rend particulièrement gênant pour les oiseaux chanteurs (Slabbekoorn & Peet 2003; Patricelli & Blickley 2006; Wood & Yezerinac 2006). De plus, les zones urbaines sont caractérisées par une forte hétérogénéité spatiale dans le niveau de bruit - variations diurnes prévisibles et

l'existence de surfaces réfléchissantes (Warren *et al.* 2006). Ce bruit peut avoir un impact négatif sur la biodiversité (Laiolo 2010), en augmentant le risque de prédation (Quinn *et al.* 2006), en gênant la transmission de signaux de communication (Slabbekoorn & Peet 2003) et en affectant le succès reproducteur (Halfwerk *et al.* 2011b; Schroeder *et al.* 2012).

Chez les espèces d'oiseaux chanteurs ayant colonisé le milieu urbain, le bruit anthropique est un facteur environnemental très important car interférant avec leurs communications vocales. Or chez les oiseaux chanteurs, la communication vocale joue un rôle important, notamment lors de la reproduction avec un choix de partenaire pouvant se faire sur la base de critères acoustiques. Ainsi, les espèces subissant le plus ces effets de bruit sont celles utilisant les basses fréquences.

De nombreuses études ont déjà montré, que chez divers espèces d'oiseaux chanteurs, les mâles ont adopté différentes stratégies d'adaptations au bruit (Brumm & Slabbekoorn 2005). Par exemple, une stratégie employée par les oiseaux pour s'adapter aux conditions bruyantes urbaines est d'émettre leurs signaux en dehors des périodes de bruit. Les oiseaux évitent de cette façon un chevauchement temporel (Brumm & Slabbekoorn 2005). Ainsi, Fuller *et al.* (2007) montrent que le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) chante plus pendant la nuit lorsqu'il se trouve en milieu bruyant.

Autre stratégie, puisque le bruit diminue la distance de détection des signaux et que le transfert d'information de l'émetteur au récepteur dépend finalement du rapport signal/bruit reçu par le récepteur (Warren *et al.* 2006; Pohl *et al.* 2009), est de réduire ce rapport signal/bruit en augmentant l'intensité sonore des chants en fonction du bruit ambiant, ce que l'on appelle l'effet Lombard (Brumm 2004). Par exemple, le rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*) augmente l'intensité sonore de ses chants avec l'augmentation de l'intensité de bruit urbain (Brumm 2004).

Par ailleurs, les mâles appartenant à plusieurs espèces d'oiseaux comme le merle noir (*Turdus merula*), la mésange charbonnière ou le bruant chanteur (*Melospiza melodia*) montrent encore une autre adaptation au bruit, le fait de chanter sur des fréquences plus aiguës en milieu bruyant par rapport à un milieu non perturbé (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Wood & Yezerinac 2006; Ripmeester *et al.* 2010). Cette observation pourrait s'expliquer soit par l'action de la sélection à long-terme des fréquences aiguës soit par une rapide adaptation comportementale, au niveau individuel. Pour trancher, des expérimentations utilisant la diffusion de bruit en conditions naturelles ont montré que les individus appartenant à certaines espèces comme la mésange charbonnière (Halfwerk & Slabbekoorn 2009) ou le pouillot véloce, *Phylloscopus collybita*, (Verzijden *et al.* 2010) montrent une plasticité comportementale, permettant de hausser les fréquences de leurs chants en présence du bruit. Toutefois, il serait aussi possible que cet ajustement vers de plus hautes fréquences soit un effet collatéral de l'augmentation d'amplitude des chants (Nemeth *et al.* 2013), même si cela n'est pas toujours vérifié (Potvin & Mulder 2013).

4.4. Le bruit urbain et ses conséquences sur l'évaluation de la qualité des mâles

Comme nous avons pu le voir chez le fou à pieds bleus (Velando, Beamonte-Barrientos & Torres 2006), une perturbation indirecte telle que la richesse alimentaire de l'environnement affecte la qualité des mâles. Afin que les mâles puissent signaler leur bonne qualité aux femelles, le signal doit être transmis efficacement aux femelles et donc éviter toutes perturbations pouvant nuire à sa communication. Chez les oiseaux chanteurs, le bruit, venant perturber les communications vocales, pourrait très bien être un facteur négatif à la

perception de la qualité des mâles lors de la sélection intersexuelle. Les préférences des femelles ainsi que leur investissement maternel pourraient être perturbés par cette présence de bruit. Alors que beaucoup de recherches ont été menées sur l'émission des signaux par les mâles dans le bruit, il n'existe qu'une seule étude examinant les effets du bruit urbain sur les préférences des femelles. En effet, Swaddle & Page ont montré que des femelles diamant mandarin en couple soumises à un bruit très intense ne montraient plus de préférences pour leur partenaire (Swaddle & Page 2007). Cette expérience permet d'observer l'interférence du bruit chez les individus receveurs des signaux de communication. Cependant, elle ne présente pas un test direct des préférences femelles pour les chants des mâles.

À ce jour, il n'est toujours pas connu si le bruit urbain affecte les préférences sexuelles des femelles pour des traits particuliers du chant des mâles, ni si le bruit peut affecter l'investissement maternel dans les œufs. C'est donc dans ce cadre que s'inscrit cette première partie de manuscrit, dans laquelle il est recherché des mécanismes sous-jacents à la diminution de succès reproducteur chez les oiseaux chanteurs en ville.

5. Objectifs de la partie I

Cette première partie, constituée de deux articles, a pour objectif de mettre en évidence les conséquences reproductives de la dégradation, par le bruit, d'un signal acoustique porteur des informations précieuses en situation de sélection intersexuelle, le chant.

L'article I a pour objectif d'évaluer les conséquences possibles, en terme de choix de partenaire, d'un recouvrement partiel des chants de mâles de canari par du bruit urbain.

L'article II cherche à déterminer les effets sur l'investissement reproducteur des femelles de canari d'une détérioration de la qualité des chants par un masquage de bruit urbain.

5.1. Présentation du modèle d'étude

5.1.1. Taxonomie, aire de répartition, habitat et régime alimentaire

Le canari domestique appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des fringillidés. Il est issu de la domestication – débutée au XV^{ème} siècle – de souches sauvages originaires des îles Canaries et de l'archipel de Madère situés à l'Ouest du Maroc. Le canari sauvage est sédentaire et grégaire. Il peuple les fourrés et vergers jusqu'à une altitude de 1500 m environ et niche dans des arbres touffus ou des buissons (Newton 1972). C'est une espèce granivore et frugivore.

5.1.2. Identification et morphologie

La souche sauvage exhibe un plumage marbré de vert et de brun. Malgré la très grande proximité génétique existante entre les souches sauvages et domestiques (Arnaiz-Villena *et al.* 1999), la domestication et ses diverses sélections basées sur certaines caractéristiques liées à l'espèce ont généré une grande variabilité génétique et phénotypique. Les canaris domestiques montrent ainsi de multiples variations dans l'expression de caractères aboutissant à la création de plus de quarante variétés classées en trois souches : les canaris communs, les canaris de formes et de postures, et les canaris chanteurs. La souche commune a été utilisée pour toutes les expériences présentées dans ce chapitre. Le canari domestique ne présente pas de dimorphisme sexuel. Ainsi sa robe peut se trouver très variable : verte, brune, jaune, grise,

blanche, tachetée, etc. Les individus des deux sexes mesurent environ 15 cm environ (du bec à l'extrémité de la queue) sur une envergure de 25 cm avec un poids variant entre 18 et 28 g.

5.1.3. Comportements

5.1.3.1. Cycle reproducteur

Le canari domestique est une espèce socialement monogame. À la fin de l'hiver, les couples se forment et demeurent unis tout au long de la saison de reproduction débutant au printemps. Cependant en captivité, cette période de reproduction peut être contrôlée grâce à la photopériode (Hinde & Matthews 1958; Follett *et al.* 1973). Les mâles sont non territoriaux mais exercent une défense au nid. Suite à la construction de son nid, la femelle y dépose de deux à six œufs qu'elle couve pendant quatorze jours jusqu'à éclosion (Pomarède 1992). Le canari est une espèce nidicole chez laquelle les jeunes sont élevés au nid jusqu'à environ quinze jours après éclosion. Le nourrissage des jeunes est effectué par les deux parents pendant environ trente jours (au début dans le nid, puis au dehors). Au cours d'une même saison de reproduction, un couple de canaris peut réaliser jusqu'à trois cycles reproducteurs (Voigt & Leitner 1998).

5.1.3.2. Chant

Le chant du canari domestique est produit essentiellement par les mâles. En comparaison avec la souche sauvage (Güttinger 1985), ces chants semblent avoir conservés une organisation similaire basée sur une succession de phrases composées de répétitions de syllabes, elles-mêmes constituées d'une ou de plusieurs notes. Au laboratoire de Nanterre, un

type de phrase particulier a fait l'objet de nombreuses études : les phrases « A » ou « sexy » – Fig. 4 (Vallet & Kreutzer 1995).

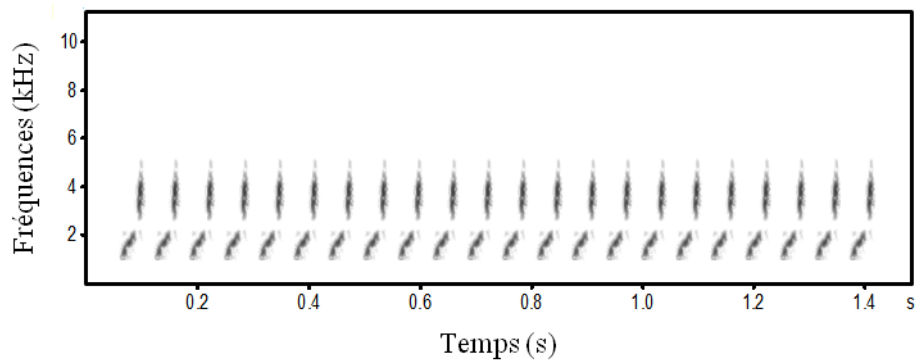


Figure 4. Sonogramme d'une phrase A d'un chant de mâle de canari domestique.

Cette phrase est produite exclusivement en période de reproduction et se caractérise par une répétition de syllabes complexes (constituées de deux notes ou plus) couvrant une large bande de fréquence (quatre kHz) et émises à un rythme de seize syllabes par seconde ou plus (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet, Beme & Kreutzer 1998; Draganoiu, Nagle & Kreutzer 2002). Ces différentes caractéristiques marquent ainsi un compromis dans la performance vocale entre le rythme de production syllabique et l'utilisation des fréquences (Podos, Lahti & Moseley 2009). Cette performance vocale correspondrait à une limite physiologique de l'espèce (Podos 1997). Partant de ce constat, la performance vocale peut être manipulée artificiellement en modifiant le rythme syllabique et/ou la bande de fréquence de ces phrases.

5.1.3.3. Préférences sexuelles

En période de reproduction, les femelles expriment leur réceptivité sexuelle par la réalisation de postures de sollicitation à l'accouplement. Lors de ces postures (Fig. 5), les

femelles arquent le dos relèvent la tête et la queue, écartent et font vibrer leurs ailes, et écartent les plumes entourant le cloaque (King & West 1977).



Figure 5. Posture de sollicitation à l'accouplement (PSA) chez une femelle de canari domestique.

Ces postures de sollicitation à l'accouplement sont aussi facilement observables en réponses à des phrases réactogènes appelées « A » ou phrases « sexy » chez les femelles sexuellement réceptives (Vallet & Kreutzer 1995). Les femelles préfèrent les phrases A avec un rapide rythme syllabique, une grande largeur de bande de fréquences, de basses fréquences, une longue durée et une forte intensité (Vallet, Beme & Kreutzer 1998 ; Draganoiu, Nagle & Kreutzer 2002 ; Pasteau, Nagle & Kreutzer 2007 ; Pasteau *et al.* 2009a ; Pasteau, Nagle & Kreutzer 2009b).

5.1.3.4. Investissement reproducteur dans les œufs

Comme le prédit l'hypothèse sur l'allocation différentielle dans les œufs (Burley 1988), les femelles canari ajustent leur investissement reproducteur, à travers la quantité de

ressources allouées aux œufs, en fonction de la préférence pour le mâle avec lequel elles se sont accouplées (Horváthová, Nakagawa & Uller 2012).

Ces préférences des femelles de canari établies principalement sur des critères vocaux montrent que la simple écoute de chants suffit à stimuler le développement de leurs follicules ovariens (Bentley *et al.* 2000) et à augmenter le nombre d'œufs pondus entre la première et la deuxième couvée au cours d'une saison de reproduction (Leitner *et al.* 2006).

Si un large répertoire de chant pourrait inciter les femelles de canari à construire un nid plus rapidement et à pondre davantage d'œufs augmentant la taille des couvées (Kroodsma 1976), l'adjonction de phrases réactogènes de type « A » ou de stimuli supranormaux dans les chants n'influe aucunement sur la taille des pontes (Gil *et al.* 2004; Tanvez *et al.* 2004; Leitner *et al.* 2006; Garcia-Fernandez *et al.* 2013). Le poids des œufs pondus peut aussi varier sous l'effet de phrases réactogènes (Leitner *et al.* 2006), cependant cet effet n'a pu être observé dans d'autres études (Gil *et al.* 2004; Tanvez *et al.* 2004). Enfin, les femelles augmentent la quantité de testostérone dans le jaune à l'écoute des chants attractifs (Gil *et al.* 2004; Tanvez *et al.* 2004).

5.2. Intérêt du modèle d'étude

Comme nous l'avons vu lors des parties consacrées aux rôles de l'environnement sur la reproduction, le bruit urbain affecte négativement la communication et la reproduction des oiseaux chanteurs. Bien que ces effets aient été observés sur le terrain, aucun lien direct n'a pu être établi entre le masquage des chants par le bruit anthropogénique et ses effets sur la reproduction.

Le canari domestique est une espèce d'oiseaux chanteurs chez laquelle nous savons que le choix de partenaire de reproduction des femelles est principalement dépendant de critères vocaux comme les phrases réactogènes de type « A ». Or, nous savons aussi que ce type de phrase réactogène produit en période de reproduction entre dans la bande de fréquence couverte par le bruit urbain et que les femelles préfèrent les basses fréquences (Pasteau, Nagle & Kreutzer 2007) qui sont le plus sujettes à être recouvertes par ce bruit.

De plus, les conditions de laboratoire nous permettent de contrôler et de suivre continuellement le cycle reproducteur des femelles. La réceptivité sexuelle des femelles de canari peut ainsi être aisément mesurée à travers les postures de sollicitation à l'accouplement en réponse à ces phrases réactogènes afin de mesurer de possibles effets du bruit urbain sur les préférences sexuelles des femelles.

Enfin, nous savons que les femelles ajustent leur investissement reproducteur en réponse à l'attractivité des chants par la modulation d'un critère d'allocation de ressource, à savoir l'augmentation de la concentration en testostérone à l'écoute de phrases réactogènes. Ce lien entre l'attractivité des mâles et l'investissement maternel dans les œufs a donc été évalué afin de mesurer l'influence d'un masquage par le bruit des phrases réactogènes sur l'allocation des ressources dans les œufs.

Pour toutes ces raisons, le canari domestique est un modèle approprié pour répondre aux problématiques de la reproduction des oiseaux chanteurs en condition de bruit urbain.

Article I

Effets du bruit urbain sur les préférences sexuelles des femelles de canari domestique

Article publié dans la revue *Animal Behaviour* :

Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries

Résumé

De nos jours, l'augmentation des niveaux de bruit anthropique représente un défi pour les animaux vivant en milieu urbain. Le bruit urbain a des effets négatifs sur les populations d'oiseaux et entraîne dans certains cas une baisse du succès reproducteur. Chez les oiseaux chanteurs, le bruit interfère avec les vocalisations des mâles, masquant les basses fréquences de leurs chants. Sachant d'une part, le rôle des chants pour l'attraction des partenaires sexuels et d'autre part, l'importance des basses fréquences pour le choix du partenaire, le masquage des basses fréquences pourrait être en partie responsable de la baisse du succès reproducteur. Malgré quelques expériences comparatives, corrélationnelles et expérimentales venant appuyer cette hypothèse, les travaux empiriques étudiant les effets du bruit sur les comportements sexuels sont très largement manquants. Le canari domestique (*Serinus canaria*) est un excellent modèle pour tester les réponses sexuelles des femelles puisque celles-ci ont une préférence pour les basses fréquences et produisent des postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) lors de la diffusion de chants de mâles sans recourir aux implants à l'œstradiol. Au cours de cette étude, nous avons testé si un spectre de bruit typique du milieu urbain, avec une intensité de 77 dB, pouvait affecter les préférences sexuelles des femelles de canaris. Nous avons donc diffusé des chants de basses (1-5 kHz) et de hautes (3-7 kHz) fréquences soit lors d'une période de bruit urbain masquant en partie les chants de basses fréquences (bruit superposé) soit entre deux périodes de bruit (bruit en alternance). Nos résultats montrent que les réponses sexuelles des femelles sont réduites uniquement pour les chants de basses fréquences en condition de bruit superposé, masquant la préférence qu'elles montrent pour ces chants dans la condition contrôle. Notre étude laisse penser que l'on peut attribuer ce résultat à un effet de masquage acoustique. Nous discutons dans quelle mesure nos résultats peuvent être extrapolés aux autres issues d'espèces sauvages et spéculons à

propos de la valeur adaptative du déplacement vers le haut des fréquences des chants retrouvé chez de nombreuses espèces urbaines d'oiseaux.

Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries

Guillaume Huet des Aunay ^a, Hans Slabbekoorn ^b, Laurent Nagle ^a, Floriane Passas ^a, Pierre Nicolas ^c & Tudor I. Draganoiu ^a

^a *Laboratoire Éthologie Cognition Développement, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France*

^b *Behavioural Biology, Institute of Biology (IBL), Leiden University, Leiden, The Netherlands*

^c *MIG, INRA UR1077, Jouy-en-Josas, France*

Abstract

Increasing levels of anthropogenic noise represent a challenge for animals living in urban areas and birds, especially, may suffer from noisy conditions as they use singing to attract mates. Most anthropogenic noise is low in frequency and singing at high frequencies under noisy urban conditions may avoid masking and thus be a good strategy for breeding success in cities. Despite comparative, correlational and some experimental studies supporting this hypothesis, empirical studies on the impact of noise on sexual behaviour are largely lacking. Domestic canaries, *Serinus canaria*, provide an excellent model system to test unequivocal sexual responsiveness as receptive females perform copulation solicitation displays (CSD) to male song. We have previously shown that CSD rate was higher for low- than for high-frequency songs. In the current study, we tested whether a typical urban noise spectrum, with a bias towards low frequencies, could undermine sexual preferences. Using overlapping and alternating noise exposure regimes while broadcasting male songs we found that masking by

urban noise reduced female responsiveness to low-frequency attractive songs. Under the same conditions the responsiveness to high-frequency songs remained unaffected and, consequently, the sexual preference for low- over high-frequency songs had faded because of the urban noise. We discuss to what extent our results can be extrapolated to other wild bird species and speculate about the adaptive value of the typical upward shift in frequency found in many city birds.

Keywords: anthropogenic noise; birdsong; domestic canary; masking; mate choice; *Serinus canaria*

Introduction

Birds use songs for both defending territories and attracting mates (Bradbury & Vehrencamp, 2011; Catchpole & Slater, 2008) and birdsong is known to be a sexually selected trait (Andersson, 1994; Ryan & Keddy-Hector, 1992). Birds can use the acoustic characteristics of songs to recognize conspecifics (Mathevon et al., 2008) and assess an individual's relative threat as a potential competitor (Linhart, Slabbekoorn, & Fuchs, 2012) or suitability as a social or sexual partner (Draganoiu, Nagle, & Kreutzer, 2002). These vocal communication processes may be hampered by both abiotic (Brumm & Slater, 2006) and biotic noise (Aubin & Jouventin, 1998) and especially by anthropogenic noise in an increasingly urbanized world (Barber, Crooks, & Fristrup, 2010).

One important factor associated with the urban environment is the typically low-frequency noise generated by traffic, construction, industrial or recreational activities. Several recent review papers have stressed the challenge that animals face in noisy urban environments, addressing, on the one hand, the negative impacts of noise exposure on vocal

communication (Barber et al., 2010; Dooling & Popper, 2007; Kight & Swaddle, 2011; Warren, Katti, Ermann, & Brazel, 2006) and, on the other, strategies by which animals may counteract detrimental effects of masking (Brumm & Slabbekoorn, 2005; Patricelli & Blickley, 2006; Slabbekoorn, 2013).

Empirical studies have revealed that noise interferes with vocal behaviours that are critical to the success of individual reproduction and population survival. Ambient noise has, for example, been shown to affect the detectability of acoustic signals in a variety of vertebrate taxa, including frogs, fish and birds (Pohl, Slabbekoorn, Klump, & Langemann, 2009; Vasconcelos, Amorim, & Ladich, 2007; Wollerman, 1999). In each of these taxa, there are also reports on how noise interference can result in important changes in agonistic interactions between competing males (Bee & Swanson, 2007; Sebastianutto, Picciulin, Costantini, & Ferrero, 2011) or between vocalizing males and responding females (Appeltants, Del Negro, & Balthazart, 2002; Halfwerk, Bot, & Slabbekoorn, 2012). A choice test that can reveal either a social or a sexual preference has shown that white noise can undermine a female's preference for her own mate in zebra finches, *Taeniopygia guttata* (Swaddle, McBride, & Malhotra, 2006; Swaddle & Page, 2007). These kinds of studies reveal aspects of the behavioural mechanism by which noisy conditions can lead to a reduction in male pairing success (Gross, Pasinelli, & Kunc, 2010; Habib, Bayne, & Boutin, 2007) and in reproductive output (Halfwerk, Holleman, Lessells, & Slabbekoorn, 2011b; Schroeder, Nakagawa, Cleasby, & Burke, 2012). However, there are also behavioural strategies that allow some species to avoid or at least reduce the detrimental effects of noisy conditions.

Birds are especially well known to exhibit noise-dependent behavioural changes that may help them to communicate more efficiently and still reproduce under noisy urban conditions. The masking impact of the ambient noise is determined by the signal-to-noise

ratio on the receiver's side and there are several strategies that may improve this ratio. Singing birds may, for example, increase signal redundancy, by which relatively silent gaps may become exploited (Brumm & Slater, 2006), increase signal amplitude in response to an increase in noise level, the Lombard effect, (Brumm & Zollinger, 2011), decrease the distance to the receiver when it is noisy (Halfwerk et al., 2012), exploit the quieter periods of the day or night (Fuller, Warren, & Gaston, 2007) and avoid the frequency range predominantly covered by the noise (Slabbekoorn & Peet, 2003). Multiple vocal parameters may be interrelated and change at the same time (Montague, Danek-Gontard, & Kunc, 2013; Nemeth et al., 2013).

Singing at higher frequencies under noisy than under quiet conditions has been found in many urban bird species. Noise level-dependent song frequency use is a consistent finding of correlational (Luther & Derryberry, 2012; Potvin, Parris, & Mulder, 2011; Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006) and experimental exposure studies (Bermudez-Cuamatzin, Ríos-Chelén, Gil, & Garcia, 2011; Gross et al., 2010; Halfwerk & Slabbekoorn, 2009; Montague et al., 2013; Verzijden, Ripmeester, Ohms, Snelderwaard, & Slabbekoorn, 2010). The underlying mechanism of the noise-dependent increase in, usually, the minimum frequency or the peak frequency of the lowest song notes varies between species (Slabbekoorn, 2013). It has, for example, been shown to occur by noise-dependent shifts of the same low syllable (Bermúdez-Cuamatzin, Ríos-Chelén, Gil, & Garcia, 2009; Bermudez-Cuamatzin et al., 2011) but also by a noise-dependent tendency to switch from relatively low-frequency to higher-frequency song types from the available repertoire (Halfwerk & Slabbekoorn, 2009).

Singing at higher frequencies under noisy than under quiet conditions may reduce masking by typically low-frequency traffic or industrial noise. Comparative and correlational studies based on occupancy patterns of breeding birds indeed suggest critical benefits for

high- over low-frequency singers in noisy habitats (Francis, Ortega, & Cruz, 2009; Goodwin & Shriver, 2011; Hu & Cardoso, 2009). Psychoacoustic studies in the laboratory on great tits, *Parus major*, also reveal better discrimination abilities for high- than for low-frequency songs under urban noise conditions (Pohl, Leadbeater, Slabbekoorn, Klump, & Langemann, 2012; Pohl et al., 2009). Singing at low frequencies appears to be an important sexual signal in this species as paired males of a nestbox population were reported to sing at their lowest frequencies at the peak of female fertility and low-frequency songs were associated with high female fidelity (Halfwerk et al., 2011a). An experimental exposure test revealed a negative impact of typical urban noise on the low- but not the high-frequency song types (Halfwerk et al., 2011a). These results suggest the noise is interfering with a sexual signal under natural conditions, although the behavioural measurement in this study (female leaving the nestbox in response to male song) is not an unequivocal measure of sexual preference.

A well-established model system to test whether urban noise can affect sexual preferences for low- over high-frequency songs is available in domestic canaries, *Serinus canaria* (Leboucher et al., 2012; Leboucher, Kreutzer, & Dittami, 1994). Receptive female canaries adopt an unequivocal sexual behaviour in response to song playback: a stereotypic Copulation Solicitation Display (CSD). Quantification of the CSD response to sequential exposure of male song has revealed that females consistently prefer special, so-called A-phrases that are characterized by both a large syllable bandwidth and a high syllable repetition rate (Draganoiu et al., 2002; Vallet, Beme, & Kreutzer, 1998; Vallet & Kreutzer, 1995). Furthermore, it has also been shown, with artificially modified songs, that female canaries prefer A-phrases with relatively low frequency ranges over those with high frequency ranges (Pasteau, Nagle, & Kreutzer, 2007) and that their sexual responsiveness decreases with increasing levels of white noise (Appeltants et al., 2002). The impact of typical urban noise spectra on sexual preferences has not yet been investigated in canaries.

We are also not aware of any direct test for the impact of noise on the sexual responsiveness for spectral song variation in any bird species.

In the current study, we investigated the effect of masking under noisy conditions on sexual responsiveness in two experiments with captive canaries. In experiment 1, we assessed the level of urban noise required to reduce female sexual responsiveness to low-frequency A-phrases (1–5 kHz). We then (experiment 2) used the noise level found to decrease female responsiveness most clearly in experiment 1 to test the impact of masking on female sexual preferences for low-frequency (1–5 kHz) A-phrases over high-frequency (3–7 kHz) A-phrases. Owing to the spectral characteristics of urban noise, low-frequency songs should be more masked than high-frequency ones and we expected that the preference would disappear or even reverse in the noisy condition. Such a result would show that urban noise can undermine sexual selection for low-frequency songs.

Methods

Subjects and housing

We used 41 breeding domestic canary females, which were all reared in our own breeding facilities at the University of Paris Ouest Nanterre and were not previously exposed to urban noise stimuli. Our laboratory stock is an outbred group of birds of heterogeneous genetic background. For both experiments, females were kept in individual cages (35 x 20 cm and 23–25.5 cm high) equipped with two perches and placed in individual sound-proof chambers (68 x 51 cm and 51 cm high). We provided females *ad libitum* access to water, food (seeds, mash and apple) and calcium (cuttlebones) and water was equally available for bathing. Full spectrum lighting (6500 K) in experimental rooms was provided by T8 Activa

172 daylight tubes (Sylvania). The arrangement and nature of the sound-proof chambers prevented both visual and acoustic communication between females during our experiments (2 x 20 min per day), but outside the test period we kept the chambers open to allow females to hear each other, to avoid social isolation. The condition and health of all birds were monitored on a daily basis through observation by both experimenters and an animal caretaker and we did not detect any visible effect of isolation during the experimental period.

Before and after the experiments females were housed in social groups, several cages (118 x 50 cm and 50 cm high) being placed in a room where birds could visually and vocally interact with the individuals from other cages. The same conditions were available concerning food and water supply as well as lighting quality. To start their reproductive cycle and to synchronize periods of receptivity, the females were placed on a long-day photoperiod regime (16:8 h light:dark; Leboucher et al., 1994), after being kept for 4–6 months on a short-day photoperiod regime (8:16 h light:dark). Wooden nest bowls were installed in the cages and we provided nest material (cotton lint) to females.

Experiments were carried out after approval and under the licence number Ce5/2010/046 of the Charles Darwin Ethical Committee for Animal Experimentation, Paris, France.

Experimental procedure

We used the CSD (King & West, 1977) as a behavioural index for female preferences. During a complete CSD, females crouch and arch their back, while bringing their tail forwards and tossing their head backwards. During experimental playback, we video recorded and scored female behaviour in the following way: 0 for no display, 0.5 for an incomplete

display and 1 for a complete display (Kreutzer & Vallet, 1991). Canary females typically start to exhibit CSDs after about a week up to several weeks after a shift in photoperiod towards longer days. They perform the display when exposed to a live singing male or playback of male song. The response is particularly strong to specific wideband song types, which have been labelled F-, A- and G-phrases, referring to scale categories of increasing bandwidth (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007; Vallet & Kreutzer, 1995). Our experimental females were exposed to playback of 1 min of a male song once a day; the song contained several different G-phrases, which were not used during the experimental phase, but not A-phrases (see Fig. 1), as these were used in the subsequent test trials. The initial playback procedure just served to reveal when females had become sexually receptive. We began to test a female the day after she had performed her first CSD. Tests continued for each female until she had laid her last egg.

In the pre-experimental period, we exposed all female canaries daily to the urban noise stimulus (see below for details) to limit the possible effect on behaviour of stress from the novelty of the noise exposure during testing. Each day, from the beginning of her isolation until her first display, each female heard 3 x 5 min of noise for experiment 1 at amplitudes of 65 dB, 71 dB and 77 dB SPL and 2 x 3 min of noise for experiment 2 at an amplitude of 77 dB SPL. We turned off the main lights in the experimental room 15 min before testing to limit the influence of the experimenter's presence on stress and behaviour of the female. Therefore, during the test periods females were exclusively exposed to the lights of their soundproof chambers.

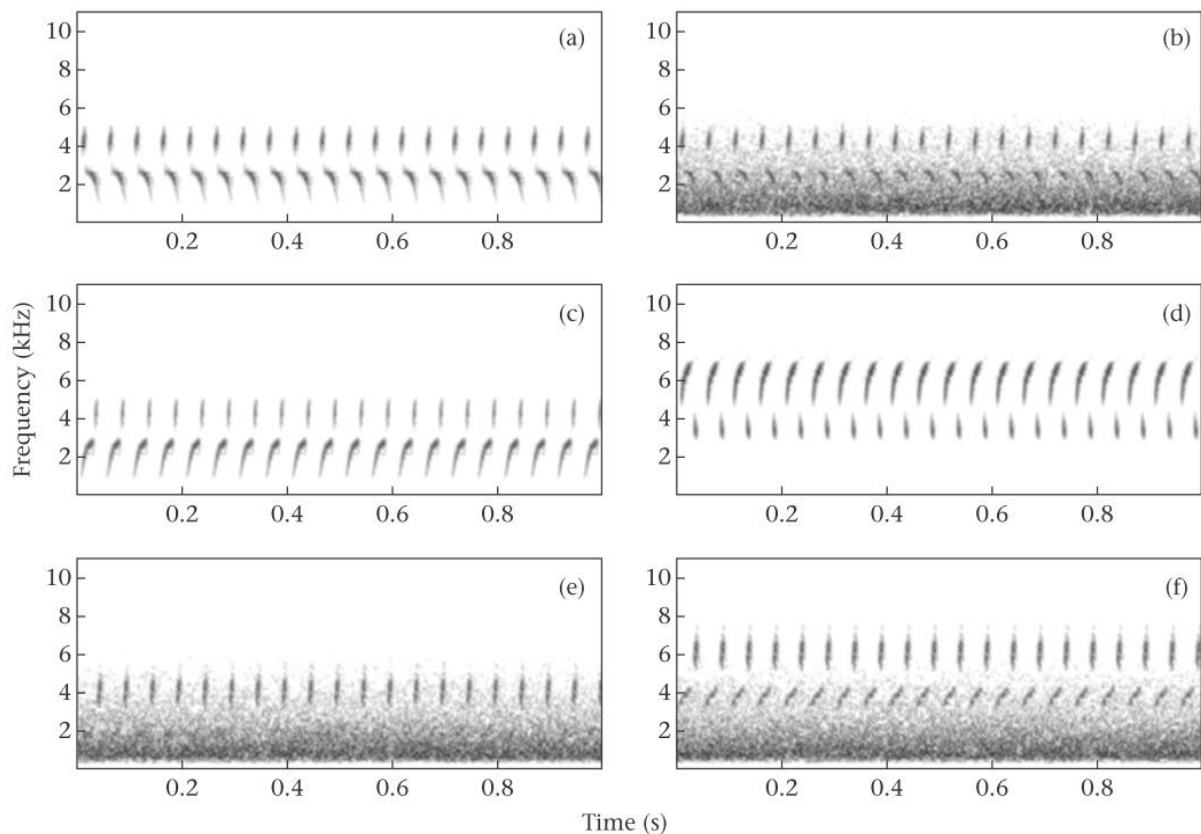


Figure 1. Song stimuli used in our experiments.

LOW frequency A-phrases (1-5 kHz) were tested in Experiment 1 in a control silent situation (a) or with different amplitudes of masking urban noise, here the most extreme one, 77 dB (b). In Experiment 2 females were tested with both *LOW* (1-5 kHz) and *HIGH* (3-7 kHz) phrases either in a control *ALTERNATING* noise condition (c,d), either in an *OVERLAPPING* noise condition (e,f).

Experimental song stimuli and noise spectrum

Experimental song stimuli were generated using recordings from males in our laboratory made with Avisoft SASLabPro, version 5.0.14 (Raimund Specht, Berlin, Germany). The song stimuli were constructed from natural recordings of captive male canaries, unfamiliar to the test females, in the following standardized way: 0.75 s of introductory notes, then a 1.50 s trill of a single A-phrase (the target test component) and 3.75 s of final notes. The A-phrases are known to yield the strongest sexual responses by female

canaries, whereas introductory and final notes are less effective in triggering a CSD (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007; Vallet & Kreutzer, 1995).

We used 16 different A-phrases composed of syllables with two distinctive notes produced at a rhythm of 20 syllables/s, with the following spectral characteristics: frequency bandwidth range = 3700–3980 Hz (mean \pm SE = 3914 \pm 17 Hz, $N = 16$); minimum frequency of the first note = 1038 \pm 9 Hz; maximum frequency of the first note = 2993 \pm 180 Hz; minimum frequency of the second note = 3184 \pm 104 Hz; maximum frequency of the second note = 4951 \pm 18 Hz. We chose a frequency bandwidth, 4 kHz, known to elicit high response levels (Draganoiu et al., 2002) and phrases were manipulated with Avisoft in order to have a minimal frequency around 1 kHz (Fig. 1a). Each song stimulus generated lasted 6 s and was played back at the standardized level of 65 dB (measured with a Ro-LINE SPL meter 1, using A-weighting, at the typical position of the test bird, 20 cm from the loudspeaker).

For the experiments, we used an artificially generated noise recording, which had a spectral energy distribution reflecting typical urban noise profiles (Lohr, Wright, & Dooling, 2003; Pohl et al., 2009). The urban-style noise recording was created by applying a low-pass filter to a white noise file with a random energy distribution, using Matlab 7.5 (Mathworks, Inc., Natick, MA, U.S.A.). The noise file had a high-pass cutoff frequency at 100 Hz and a spectral energy decrease of 6.5 dB/kHz towards the higher frequencies (Halfwerk et al., 2011a; Halfwerk & Slabbekoorn, 2009).

Both song stimuli and noise files were played back with a MARANTZ PMD670 digital recorder (bandwidth: 20 Hz–20 kHz \pm 1 dB) connected to a stereo amplifier PIONEER A-209R and a 60 W Mini ELIPSON Horus loudspeaker (frequency response: 80 Hz–20 kHz). We placed the loudspeaker at the back of the soundproof chamber, 20 cm from the centre of the cage (which is the typical position of the test birds).

Experiment 1

Sixteen sexually mature females were used for the first experiment. A-phrases, as described above, were played back in four noise conditions: 'silent' control at 34 dB, 65 dB (which is the same playback level as for the song stimulus), 71 dB and 77 dB, to determine a noise level high enough to reduce female sexual responsiveness (Fig. 1a, b). These values correspond to values reported in cities or close to highways (Halfwerk et al., 2011b; Verzijden et al., 2010). A test session lasted 20 min and consisted of four periods of 5 min corresponding to the four noise conditions (Fig. 2). Each noise condition was presented an equal number of times in the first, second, third and fourth positions of the time sequence. During each noise condition a different song stimulus was presented three times with 24 s intervals between the end of one stimulus and the beginning of the next; the first presentation of the song stimulus occurred after 3 min and 30 s.

Females were not tested with a single song, but each female was tested with four different A-phrases, one for each noise condition (Fig. 2). In this way, we avoided the possible effect of perceptual improvement in hearing something under noisy conditions that had been heard repeatedly in quiet conditions. The four females in a group heard the same four A-phrases, but for each female each A-phrase was associated with a different noise condition. Overall, we had 16 different song stimuli for the 16 females to reduce problems of pseudoreplication (Kroodsma, 1989; Kroodsma, Byers, Goodale, Johnson, & Liu, 2001).

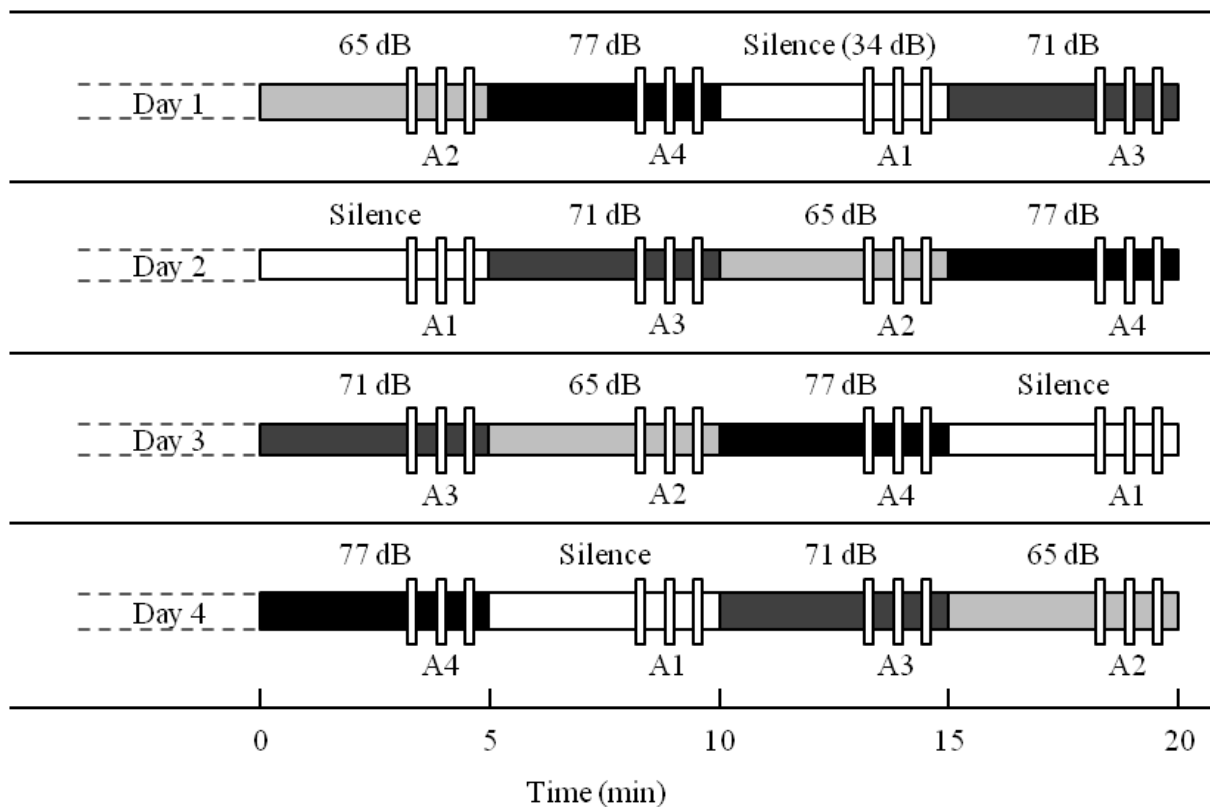


Figure 2. Methodological design of Experiment 1.

Females were tested once during 20 minutes each day with 4 noise conditions (4 x 5 minutes). Each female within a group of 4 was tested with the same 4 different A phrases (A_1 - A_4), one associated with each noise condition but in a different way for each female (for the female in this figure the phrase A_1 was always associated with the silent period).

Experiment 2

Twenty-five sexually mature females were used in experiment 2. In this second experiment we tested whether female preferences for A-phrases of the same frequency bandwidth (4 kHz) but having different absolute frequency ranges, either Low (1–5 kHz) or High (3–7 kHz), were affected by noise exposure. These frequency ranges were chosen based upon observed natural variation of A-phrases recorded in our aviaries across the years ($N = 26$ phrases; average minimal frequency 1643 ± 142 Hz, range 1033–3680; average bandwidth

4121 ± 90 Hz, range 3210–5000). We used the same A-phrases as those used in experiment 1, manipulated with Avisoft software to generate song stimuli with standardized and divergent frequency ranges, either with a downward frequency shift (Low) or with an upward frequency shift (High). We also used the same urban noise spectrum as in the first experiment and we selected the noise level of 77 dB, which decreased female responsiveness for the relatively low-frequency A-phrases significantly and most clearly, still without any indication of noise-related anxiety.

We played back our two stimuli (Low and High) in two conditions: a noisy condition corresponding to the urban noise exposure at 77 dB and again a ‘silent’ condition with the consistently low ambient noise level of 34 dB in the nine available soundproof chambers. Two test sessions were carried out every day: one in the morning and one in the afternoon, separated by at least a 2 h interval. Sessions lasted 12 min and they alternated two noisy periods of 3 min with two silent periods of 3 min: 77 dB/34 dB/77 dB/34 dB. Songs from the two frequency ranges (Low and High) for the same A-phrase were broadcast either in the two noisy periods or in the two silent periods within a single test session (Fig. 1c-f). Consequently, female noise exposure was the same during the two sessions but in one case stimuli were broadcast in the noisy period, creating an Overlapping Noise treatment, and in the other they were broadcast in the silent period, creating an Alternating Noise treatment. In the two periods of a single test session, each stimulus was presented twice with an interval of 24 s between the end of the first presentation and the start of the second. The first stimulus was produced after 2 min (see Fig. 3).

Again, as in experiment 1, we avoided the possible effect of perceptual improvement in hearing something under noisy conditions that had been heard repeatedly in quiet conditions. Each female was now tested with two different phrases, one associated with the

control condition and the other with the noisy condition. We defined groups of two females such that the first female heard a particular A-phrase 1 in the Overlapping Noise treatment and an A-phrase 2 in the Alternating Noise treatment while the reverse was true for the second female. We used 16 different A-phrases for the 25 females to reduce problems of pseudoreplication.

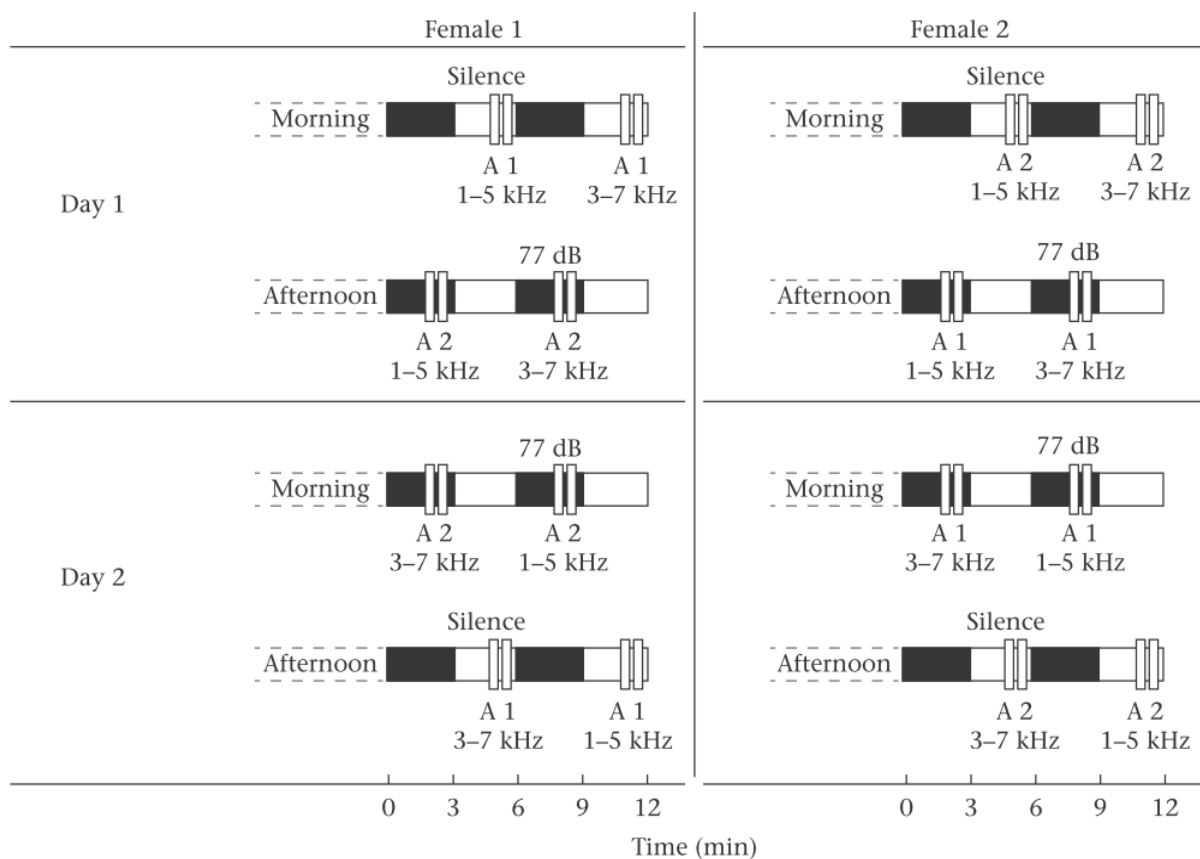


Figure 3. Methodological design of Experiment 2.

Females were tested twice during 12 minutes each day, with both LOW (1-5 kHz) and HIGH (3-7 kHz) A-phrases, once in an ALTERNATING noise condition and once in an OVERLAPPING noise condition. Groups of 2 females were tested with the same 2 different A-phrases (A_1 - A_2) but each one heard a different one associated with the silent period.

Statistical analyses

In experiment 1, we compared mean CSD number in the four noise conditions, using a one-way repeated measures (RM) ANOVA followed by Tukey post hoc tests with significance level set at $P < 0.05$. We used SigmaStat 3.1 (Systat Software Inc., Richmond, CA, U.S.A.) for the statistical analysis of experiment 1.

The data collected in experiment 2 did not pass the normality check required by a two-way RM ANOVA. Therefore we relied on a generalized linear mixed model (GLMM) to test for an effect of the treatment (Overlapping versus Alternating Noise), an effect of the frequency range of the A-phrases (Low versus High), and an interaction effect between these two factors on the female responses (CSD). The use of a binomial GLMM (with logit link) bypassed the need for an aggregation of the data as it directly models the female response after a given stimulus as a binary outcome (presence and absence of a CSD were encoded as 1 and 0, respectively) using a number of explanatory variables that can be integrated as fixed and random effects. This analysis was performed in R version 2.10.1 (The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org>) with the function ‘glmer’ implemented in package ‘lme4’ (version 0.999375-39) that includes computation of estimates, SEs and P values reported here.

This framework equally enabled us to account for environmental factors introduced by the design of the experiment that were suspected to influence the female responses while not of direct interest: stimulus order (first presentation versus second presentation), period order (first test period versus second test period) and test session order (morning versus afternoon).

It was readily noticeable that rate of CSD differed between females, some females being much more response prone than others: female responsiveness (percentage of song

presentations that triggered an incomplete or complete display) varied between 3 and 86%. In view of this individual variation, we incorporated three random effects (on the intercept of the model, on the effect of the treatment and on the effect of A-phrase frequency level). In addition to these random effects, we incorporated three fixed effects that could have determined the individual variation: the delay between the onset of the long-day photoperiod and the beginning of the females' sexual receptivity (number of days before the first CSD), the moment of the reproductive cycle in relation to egg laying (days elapsed since the first CSD displayed) and whether or not females exhibited nest-building behaviour (nest–no nest).

The use of a binomial model could not take into account the incomplete displays (32.2% of our observations). Therefore, we performed two analyses, the first discarding these incomplete displays and the second considering incomplete displays as complete displays. The results of the two analyses were very similar so we only present the data of the first analysis which was restricted to complete displays only. Throughout the paper, means are given \pm SE.

Results

Experiment 1

Of the 16 tested females, 13 displayed CSDs in response to our stimuli; nine of these 13 females built a nest and eight laid eggs. The mean delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD was 20 ± 2.1 days ($N = 13$, range 10–31) and the first egg was laid on average 13.4 ± 2.7 days ($N = 8$, range 7–25) after the first CSD. Females were tested during 14.5 ± 2.1 days ($N = 13$, range 5–29) and displayed an overall mean of 47.7 ± 14.1 CSDs ($N = 13$, range 1.5–190.5, median 40.5).

The average CSD rate decreased as the noise level increased (Fig. 4; one-way RM ANOVA: $F_{3,12} = 9.24$, $P < 0.001$). Females performed significantly more CSDs in the silent condition (14.08 ± 4.1) than in the noisy conditions of 71 dB and of 77 dB but not more than in that of 65 dB. Females also produced significantly more CSDs in the 65 dB noise condition than in the 77 dB one. The most noisy 77 dB condition revealed the strongest effect on female sexual responsiveness for low-frequency A-phrases: 11 of 13 females displayed fewer CSDs during this exposure level than during the silent condition. As we also did not observe any indication of noise-related anxiety at 77 dB, we maintained this level for our second experiment.

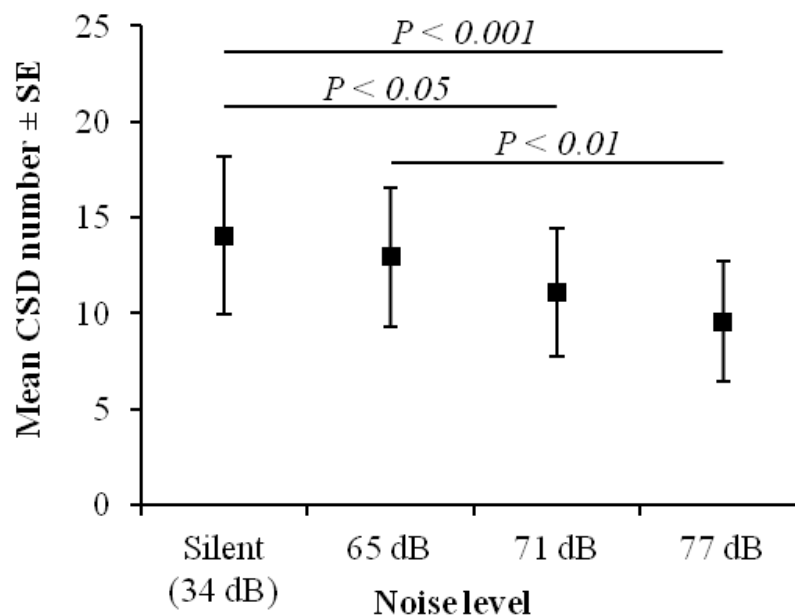


Figure 4. Mean scores \pm SE of female copulation solicitation displays in response to LOW frequency A phrases (1-5 kHz) broadcast in 4 different urban noise conditions: silent (34 dB), 65, 71 and 77 dB.

Experiment 2

Of the 25 tested females, 22 displayed CSDs in response to our stimuli; 12 of these 22 females built a nest and 17 laid eggs. The mean delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD was 14.0 ± 1.4 days ($N = 22$, range 7–30) and the females' first egg was laid on average 7.1 ± 1.3 days ($N = 17$, range 0–16) after their first CSD. Females were tested during $13.6 \text{ days} \pm 1.1$ ($N = 22$, range 6–24) and displayed an overall mean of 36.6 ± 7.1 CSDs ($N = 22$, range 1.5–137.5, median 34). Females ($N = 22$) displayed on average 30% fewer CSDs for the High versus Low A-phrases during the control, Alternating Noise treatment (8.52 ± 1.55 versus 12.02 ± 1.92) whereas they performed similar CSD levels for both High (7.89 ± 1.92) and Low (8.18 ± 2.11) A-phrases under the Overlapping Noise treatment (Fig. 5).

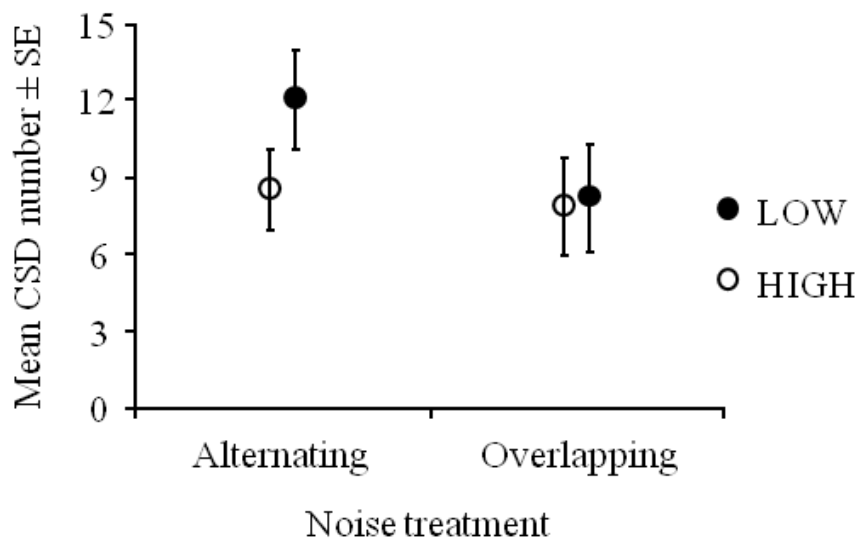


Figure 5. Mean scores \pm SE of female copulation solicitation displays in response to LOW (1-5 kHz) and HIGH (3-7 kHz) A phrases broadcast either in an ALTERNATING urban noise condition either in an OVERLAPPING condition.

The average CSD rate varied significantly between the different noise conditions and between the different A-phrase frequency ranges (Table 1). The GLMM revealed both a treatment effect, with females displaying significantly fewer CSDs in the Overlapping Noise treatment than in the Alternating Noise treatment ($\beta < 0$ in Table 1), and an effect of frequency range, with females displaying significantly fewer CSDs for High A-phrases than for Low A-phrases ($\gamma < 0$ in Table 1). There was also a highly significant interaction effect between the noise treatment and the frequency range, as the preference for the Low versus High A-phrases observed in the Alternating Noise disappeared under the Overlapping Noise treatment ($\delta > 0$ in Table 1). Of the 22 responsive females, 18 displayed more CSDs for the Low A-phrases in the Alternating Noise treatment but only eight of them did so in the Overlapping Noise treatment. The following findings were taken into account in the model on noise treatment, frequency range and interaction effects as reported above (see Table 1 for significance levels). Females performed fewer CSDs during the second stimulus presentation within a period and during the second period of each test session but there was no effect of the test session (morning versus afternoon). The earlier a female performed her first CSD, the more CSDs she displayed. The more a female had advanced in the reproductive cycle towards egg laying, the more CSDs she displayed. Females that had built a nest by the end of the experiment displayed more CSDs.

parameter	biological effect accounted for	estimate	p-value
<i>Fixed effects</i>	<i>population trends</i>		
α	model intercept	0.35	0.66
β	noise	-1.48	1.1e-06
γ	high frequency A-phrase	-0.98	5.8e-06
δ	noise and high frequency A-phrase	0.93	0.00024
ζ_1	second stimulus of the test	-2.68	<2e-16
ζ_2	second test of the session	-0.25	0.044
ζ_3	second session of the day	-0.06	0.64
v_1	day of the first CSD	-0.12 (d ⁻¹)	0.018
v_2	days since the first CSD	0.09 (d ⁻¹)	1.6e-11
v_3	nest at the end of the experiment	1.99	0.0012
<i>Random effects</i>	<i>variability between individual birds</i>		
σ_a^2	disposition to CSD	1.90	-
σ_b^2	sensitivity to noise	1.10	-
σ_c^2	sensitivity to frequency A-phrase	0.33	-

Preference for Low- versus High-frequency A-phrase was measured in two noise treatments (Overlapping versus Alternating). Observation of a CSD after a given stimulus is modeled as the outcome of binary random variable whose log odds (i.e. $\log(p/(1-p))$ where p is the probability of CSD) decomposes into a sum of fixed and random effects. Here, this sum writes as $(\alpha+a) + (\beta+b).\mathbf{1}\{\text{noise}\} + (\gamma+c).\mathbf{1}\{\text{high frequency A-phrase}\} + \delta.\mathbf{1}\{\text{noise and high frequency A-phrase}\} + \zeta_1.\mathbf{1}\{\text{second stimulus}\} + \zeta_2.\mathbf{1}\{\text{second test}\} + \zeta_3.\mathbf{1}\{\text{second session}\} + v_1.(\text{day of the first CSD}) + v_2.(\text{days since the first CSD}) + v_3.\mathbf{1}\{\text{nest}\}$, where $\mathbf{1}\{x\}$ denotes the indicator function (1 if x is true and 0 otherwise). The low frequency A-phrase in absence of noise is taken as the reference in the model intercept (α). Each fixed effect parameters (greek letters) has an associated p-value, small p-value indicates strong statistical support for a non-null value. The random effects a , b and c , have centered Gaussian distributions with specific variances (σ_a^2 , σ_b^2 , and σ_c^2). These three variance parameters do not come with associated p-values but were introduced after an exploratory phase of model comparisons (based on AIC and BIC) that showed an increased fit of the model. Pairwise correlations between random effects are also accounted for by three additional parameters not reported in this table.

Table 1. Results of the statistical analysis of the data collected in experiment 2 with generalized linear mixed models: preference for low vs. high frequency A-phrase is affected by noise exposure.

Discussion

The current results are congruent with several earlier findings and revealed new insights with respect to the potential impact of anthropogenic noise on sexual preferences through masking. In the first experiment, we found that female sexual responsiveness for attractive low-frequency A-phrases gradually decreased with the increase in the urban noise amplitude. In the second experiment, we found that female responsiveness was affected by both the noise exposure and the song frequency level, while there was also a significant interaction.

Only during alternating noise exposure were we able to confirm the higher responsiveness to low- over high-frequency songs as found in an earlier study (Pasteau et al., 2007). The overlapping noise exposure resulted in a decrease in responsiveness to low-frequency A-phrases, but did not affect the already lower responsiveness to high-frequency A-phrases, making the frequency-dependent sexual preference disappear during exposure to urban noise.

Noise impact through masking or stress

The gradual decrease in sexual responsiveness with increasing noise levels, as observed in experiment 1, parallels previous findings showing that behavioural responses such as parent recognition by their offspring (Aubin & Jouventin, 1998) or male singing behaviour (McLaughlin & Kunc, 2013) change gradually with increasing noise levels. This response pattern could be explained either through increasing levels of auditory masking and thus reduced signal to noise ratios (Aubin & Jouventin, 1998) or by an indirect effect of some more general noise-induced stress or distraction mechanism (Kight & Swaddle, 2011). The same mechanisms may account for results from a previous study using white noise exposure

where increasing levels of amplitude triggered a significant decrease in female responsiveness (Appeltants et al., 2002). The magnitude of the effect triggered by the white noise exposure in that study was considerable, with almost an extinction of the CSD response for relative amplitude levels of the noise exposure that were lower than in our experiments.

However, the current results provide more insight into how the two underlying mechanisms proposed above contribute to the negative effects. In our second experiment, all females were exposed to the same noise level, either before (control or alternating noise condition) or during the playback of songs (exposure or overlapping noise condition). Masking occurred in the overlapping condition: in particular for the low-frequency and not for the high-frequency A-phrases. If the decrease in sexual responsiveness was due to stress we would expect to find similar effects of overlapping noise exposure for both low- and high-frequency A-phrases. If the decrease in sexual responsiveness was due to auditory masking only the response to the low phrases should be affected. As we found noise affected CSD levels for low-frequency but not high-frequency A-phrases in the overlapping condition, our results are consistent with auditory masking causing a decrease in sexual responsiveness. As in both our experiments females were exposed to noise shortly before we measured their responses to the A-phrases in the silent conditions one might wonder whether these baseline control values reported here had been affected by the brief noise exposure preceding the stimulation. However, baseline CSD scores from our experiments are comparable and if anything higher than mean values for similar stimuli obtained in previous experiments without noise exposure (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007). This suggests once more that masking plays a critical role in the noise-induced decrease in female sexual responsiveness to auditory stimulation.

Other laboratory studies have shown that also in zebra finches female preferences are eroded by white noise (Swaddle et al., 2006; Swaddle & Page, 2007). In these studies, females also had access to visual cues, either video or live zebra finch males, and one possibility is that females based their decision on visual cues alone during noisy exposure situations. However, the negative effects could again also be the result of stress only instead of auditory masking and more studies are needed for this species to get a better insight into the underlying mechanism.

Spectral compromise on male song function

Although we found that singing at high frequencies may reduce the masking impact on signal efficiency, we argue that under noisy conditions this strategy may not necessarily be advantageous for the singer, as previously suggested (Gross et al., 2010; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008). First, we found that responsiveness to low-frequency A-phrases was negatively affected by noise exposure (Appeltants et al., 2002). However, the masked low-frequency songs still triggered the same number of responses as the well-audible high-frequency songs. As singing at low frequencies appears to be consistently attractive to females (Pasteau et al., 2007), male canaries in noisy urban conditions seem to face a trade-off between singing at high frequencies to be heard and low frequencies to be preferred (Ripmeester, Kok, van Rijssel, & Slabbekoorn, 2010). Intraindividual noise-dependent shifts from relatively low- to higher frequency songs, as found in many species (Hu & Cardoso, 2010; Ríos-Chelén, Salaberria, Barbosa, Macías Garcia, & Gil, 2012; Slabbekoorn, 2013), may therefore mean that variation in interindividual qualities potentially encoded in song frequency variation under quiet conditions will at least be less accessible to females under

noisy conditions. Consequently, those males that have the potential to exploit a low-frequency advantage in seducing females may lose that advantage in noisy city conditions.

A functional compromise of noise-dependent frequency shifts has been found for several other bird species. Great tits provide a very similar situation as in the canaries: the efficiency of triggering a female response by low-frequency, but not high-frequency, song types is negatively affected by urban noise. Although females did not show any preference in the field playback test, paternity data revealed that female fidelity was higher for male birds that had sung with lower weighted frequencies during the fertile period just prior to egg laying (Halfwerk et al., 2011a). European blackbirds, *Turdus merula*, may alter a spectral measure by which they convey a motivational signal to territorial competitors (Ripmeester et al., 2010; Slabbekoorn, 2013), while noise-dependent frequency shifts in European robins, *Erithacus rubecula*, are accompanied by a decline in performance levels for several other potentially important parameters for signalling quality to male competitors or female mates (Montague et al., 2013).

Noise may not only mask male song or affect male song function, but may also interfere with parent–offspring vocal communication (Leonard & Horn, 2012; Schroeder et al., 2012). Effects of noise on maternal investment have been suggested as an explanation for negative effects on reproductive output in great tits (Halfwerk et al., 2011b). Maternal investment can correlate with male attractiveness (Horváthová, Nakagawa, & Uller, 2012), which may further complicate mechanistic explanations. Female canaries are also known to adjust egg size according to the attractiveness of the songs heard (Garcia-Fernandez et al., 2013; Leitner, Marshall, Leisler, & Catchpole, 2006) and we are currently investigating whether urban noise could perturb not only female sexual responsiveness but also maternal investment, in terms of clutch size or egg composition.

Conclusions

We provide experimental evidence that masking by anthropogenic noise undermines natural preference ratios of sexual attractiveness for spectral variation in acoustic signals. Although we studied captive birds and a domesticated species, the canaries provide a convincing model system and an undisputable test for female sexual preferences. Our results are in line with findings from the field in other species and contribute significantly to our understanding of a possible trade-off between singing attractively low- or audibly high-frequency songs. Canary females clearly prefer males that sing low-frequency variants of particular ‘sexy syllables’ and this preference is gone under urban-like noisy conditions. This could mean that the widespread phenomenon of noise level-related upward frequency shifts in acoustic signals of urban birds may reduce masking but is actually not beneficial to either male or female birds. It is clear that many questions remain and more studies are required to get a better understanding of fitness effects of noisy conditions through masking and of masking avoidance through spectral shifts.

Acknowledgments

We are grateful to Philippe Groué who took care of the birds during the experiments and to Wouter Halfwerk for providing the urban noise stimulus. Hansjoerg Kunc and an anonymous referee made useful suggestions for the clarity of the text and Angela Turner improved the English and helpfully edited the manuscript.

References

- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Appeltants, D., Del Negro, C., & Balthazart, J. (2002). Noradrenergic control of auditory information processing in female canaries. *Behavioural Brain Research*, *133*(2), 221–235. [http://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00005-0](http://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00005-0)
- Aubin, T., & Jouventin, P. (1998). Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *265*(1406), 1665–1673. <http://doi.org/10.1098/rspb.1998.0486>
- Barber, J. R., Crooks, K. R., & Fristrup, K. M. (2010). The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(3), 180–189. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2009.08.002>
- Bee, M. A., & Swanson, E. M. (2007). Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, *74*(6), 1765–1776. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.019>
- Bermúdez-Cuamatzin, E., Ríos-Chelén, A. A., Gil, D., & Garcia, C. M. (2009). Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour*, *146*(9), 1269–1286. <http://doi.org/10.1163/156853909X423104>
- Bermudez-Cuamatzin, E., Rios-Chelen, A. A., Gil, D., & Garcia, C. M. (2011). Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biology Letters*, *8*(2), 36–38. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0437>

- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication* (Second Edition by Bradbury J. W. and Vehrencamp S. L.). Sunderland MA: Sinauer Associates. Retrieved from <http://sites.sinauer.com/animalcommunication2e/>
- Brumm, H., & Slabbekoorn, H. (2005). Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 35, pp. 151–209). Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345405350042>
- Brumm, H., & Slater, P. J. B. (2006). Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 475–481.
<http://doi.org/10.1007/s00265-006-0188-y>
- Brumm, H., & Zollinger, S. A. (2011). The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour*, 148(11-13), 1173–1198.
<http://doi.org/10.1163/000579511X605759>
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (2008). *Bird song: Biological themes and variations* (2 edition). Cambridge England ; New York: Cambridge University Press.
- Dooling, R. J., & Popper, A. N. (2007). *The effects of highway noise on birds*. Sacramento: The California Department of Transportation.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., & Kreuzer, M. (2002). Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1509), 2525–2531.
<http://doi.org/10.1098/rspb.2002.2192>

- Francis, C. D., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2009). Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology: CB*, *19*(16), 1415–1419.
<http://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.052>
- Fuller, R. A., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2007). Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, *3*(4), 368–370.
- Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G., & Leboucher, G. (2013). Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Animal Behaviour*, *85*(3), 679–684. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.007>
- Goodwin, S. E., & Shriver, W. G. (2011). Effects of traffic noise on occupancy patterns of forest birds. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, *25*(2), 406–411. <http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01602.x>
- Gross, K., Pasinelli, G., & Kunc, H. P. (2010). Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *The American Naturalist*, *176*(4), 456–464.
<http://doi.org/10.1086/655428>
- Habib, L., Bayne, E. M., & Boutin, S. (2007). Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology*, *44*(1), 176–184. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01234.x>
- Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C., & Slabbekoorn, H. (2011a). Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(35), 14549–14554. <http://doi.org/10.1073/pnas.1109091108>

- Halfwerk, W., Bot, S., & Slabbekoorn, H. (2012). Male great tit song perch selection in response to noise-dependent female feedback. *Functional Ecology*, *26*(6), 1339–1347. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02018.x>
- Halfwerk, W., Holleman, L. J. M., Lessells, C. M., & Slabbekoorn, H. (2011b). Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, *48*(1), 210–219. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01914.x>
- Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2009). A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, *78*(6), 1301–1307. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.015>
- Horváthová, T., Nakagawa, S., & Uller, T. (2012). Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1726), 163–170. <http://doi.org/10.1098/rspb.2011.0663>
- Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2009). Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*, *20*(6), arp131. <http://doi.org/10.1093/beheco/arp131>
- Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2010). Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*, *79*(4), 863–867. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.036>
- Kight, C. R., & Swaddle, J. P. (2011). How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, *14*(10), 1052–1061. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01664.x>

- King, A. P., & West, M. J. (1977). Species identification in the North American cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science*, *195*(4282), 1002–1004.
<http://doi.org/10.1126/science.841321>
- Kreutzer, M. L., & Vallet, E. M. (1991). Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, *117*(1-2), 106–116. <http://doi.org/10.1163/156853991X00148>
- Kroodsma, D. E. (1989). Suggested experimental designs for song playbacks. *Animal Behaviour*, *37*, 600–609. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90039-0](http://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90039-0)
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S., & Liu, W.-C. (2001). Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour*, *61*(5), 1029–1033. <http://doi.org/10.1006/anbe.2000.1676>
- Leboucher, G., Kreutzer, M., & Dittami, J. (1994). Copulation-solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): Are oestradiol implants necessary? *Ethology*, *97*(3), 190–197. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb01039.x>
- Leboucher, G., Vallet, E., Nagle, L., Béguin, N., Bovet, D., Hallé, F., Draganoiu, T. I., Amy, M., Kreutzer, M. (2012). Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the Study of Behavior*, *Volume 44*, 183–223.
- Leitner, S., Marshall, R. C., Leisler, B., & Catchpole, C. K. (2006). Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, *112*(6), 554–563. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01195.x>

- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2012). Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biology Letters*, 8(4), 530–532. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0032>
- Linhart, P., Slabbekoorn, H., & Fuchs, R. (2012). The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. *Behavioral Ecology*, 1338–1347. <http://doi.org/10.1093/beheco/ars127>
- Lohr, B., Wright, T. F., & Dooling, R. J. (2003). Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, 65(4), 763–777. <http://doi.org/10.1006/anbe.2003.2093>
- Luther, D. A., & Derryberry, E. P. (2012). Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour*, 83(4), 1059–1066. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.034>
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., da Silva, M.-L., Sebe, F., & Boscolo, D. (2008). Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PLoS ONE*, 3(2), e1580. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0001580>
- McLaughlin, K. E., & Kunc, H. P. (2013). Experimentally increased noise levels change spatial and singing behaviour. *Biology Letters*, 9(1), 20120771. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0771>
- Montague, M. J., Danek-Gontard, M., & Kunc, H. P. (2013). Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, 24(2), 343–348. <http://doi.org/10.1093/beheco/ars169>
- Nemeth, E., Pieretti, N., Zollinger, S. A., Geberzahn, N., Partecke, J., Miranda, A. C., & Brumm, H. (2013). Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain

why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1754), 20122798.

<http://doi.org/10.1098/rspb.2012.2798>

Pasteau, M., Nagle, L., & Kreutzer, M. (2007). Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, 144(9), 1103–1118. <http://doi.org/10.1163/156853907781871798>

Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk*, 123(3), 639–649.

[http://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.0.CO;2)

Pohl, N. U., Leadbeater, E., Slabbekoorn, H., Klump, G. M., & Langemann, U. (2012). Great tits in urban noise benefit from high frequencies in song detection and discrimination. *Animal Behaviour*, 83(3), 711–721. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.019>

Pohl, N. U., Slabbekoorn, H., Klump, G. M., & Langemann, U. (2009). Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 78(6), 1293–1300. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.005>

Potvin, D. A., Parris, K. M., & Mulder, R. A. (2011). Geographically pervasive effects of urban noise on frequency and syllable rate of songs and calls in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1717), 2464–2469. <http://doi.org/10.1098/rspb.2010.2296>

Ríos-Chelén, A. A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Garcia, C., & Gil, D. (2012). The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(11), 2171–2180. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02597.x>

- Ripmeester, E. A. P., Kok, J. S., van Rijssel, J. C., & Slabbekoorn, H. (2010). Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(3), 409–418. <http://doi.org/10.1007/s00265-009-0857-8>
- Ryan, M. J., & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American Naturalist*, *139*, S4–S35. <http://doi.org/10.1086/285303>
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I. R., & Burke, T. (2012). Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS ONE*, *7*(6). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0039200>
- Sebastianutto, L., Picciulin, M., Costantini, M., & Ferrero, E. A. (2011). How boat noise affects an ecologically crucial behaviour: the case of territoriality in *Gobius cruentatus* (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes*, *92*(2), 207–215. <http://doi.org/10.1007/s10641-011-9834-y>
- Slabbekoorn, H. (2013). Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, *85*(5), 1089–1099. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.021>
- Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006). Cities change the songs of birds. *Current Biology*, *16*(23), 2326–2331. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.008>
- Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, *424*(6946), 267.

- Slabbekoorn, H., & Ripmeester, E. A. P. (2008). Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology*, *17*(1), 72–83. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03487.x>
- Swaddle, J. P., McBride, L., & Malhotra, S. (2006). Female zebra finches prefer unfamiliar males but not when watching noninteractive video. *Animal Behaviour*, *72*(1), 161–167. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.12.005>
- Swaddle, J. P., & Page, L. C. (2007). High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, *74*(3), 363–368. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.004>
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, *55*(2), 291–297. <http://doi.org/10.1006/anbe.1997.0631>
- Vallet, E., & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, *49*(6), 1603–1610. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90082-9](http://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90082-9)
- Vasconcelos, R. O., Amorim, M. C. P., & Ladich, F. (2007). Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *The Journal of Experimental Biology*, *210*(Pt 12), 2104–2112. <http://doi.org/10.1242/jeb.004317>
- Verzijden, M. N., Ripmeester, E. a. P., Ohms, V. R., Snelderwaard, P., & Slabbekoorn, H. (2010). Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *The Journal of Experimental Biology*, *213*(Pt 15), 2575–2581. <http://doi.org/10.1242/jeb.038299>

Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M., & Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*, 71(3), 491–502.

<http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.014>

Wollerman, L. (1999). Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. *Animal Behaviour*, 57(3), 529–536. <http://doi.org/10.1006/anbe.1998.1013>

Article II

Effets du bruit urbain sur l'investissement dans les œufs chez les femelles de canari domestique

Article soumis à la revue Royal Society Open Science :

Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries

Résumé

Chez les oiseaux chanteurs, le chant des mâles a en partie pour fonction d'attirer et stimuler les femelles en vue de la reproduction. De leur côté, les femelles utilisent les chants comme des indicateurs de la qualité des individus, à la fois pour le choix de leur partenaire sexuel et pour l'ajustement de leur investissement maternel (taille de la ponte et composition des œufs). Nous savons que les femelles de canari domestique (*Serinus canaria*) sont spécialement réceptives aux chants à large bande de fréquence (4 kHz) dont les syllabes sont produites à rythme élevé (> 16 syllabes.s⁻¹) et sur de basses fréquences (1-5 kHz). De plus, nous avons précédemment montré qu'un spectre typique de bruit urbain affectait négativement les réponses sexuelles des femelles pour les chants de basses fréquences (entre 1-5 kHz) par un effet de masque auditif sur les chants. Selon l'hypothèse de l'allocation différentielle de ressources (Burley 1988), l'exposition au bruit urbain modifierait la qualité perçue des mâles et devrait également avoir un impact négatif sur l'investissement maternel des femelles. Dans un plan expérimental croisé, nous avons diffusé à des femelles des chants de basses fréquences soit en période de bruit venant ainsi masquer une partie des chants (bruit superposé) soit entre deux périodes de bruit (bruit en alternance). Les résultats montrent que les femelles diminuent à la fois leurs réponses sexuelles et la taille de leur ponte lorsque le bruit masque une partie des chants diffusés. Aucune différence significative n'a été trouvée concernant la taille ou la composition des œufs (masse du blanc et du jaune, et concentration de testostérone). Nous discutons comment il nous est permis d'exclure un impact général des conditions de bruit et de privilégier l'explication d'un impact négatif du bruit urbain par effet de masquage des chants sur le choix de partenaire et la reproduction des oiseaux urbains. Ces résultats suggèrent que les conditions de bruit affectent la communication des oiseaux, ce qui peut aussi expliquer en partie les liens entre le bruit et le succès d'appariement et la réduction des densités de population d'oiseaux dans des zones bruyantes.

Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries

Guillaume Huet des Aunay ^a, Marco Grenna ^b, Hans Slabbekoorn ^c, Pierre Nicolas ^d, Laurent Nagle ^a, Giorgio Malacarne ^b, Gérard Leboucher ^a and Tudor I. Draganoiu ^a

^a *Laboratoire Ethologie Cognition Développement, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre*

^b *Department of Scienze e Innovazione Tecnologica, University of Piemonte Orientale, Alessandria*

^c *Behavioural Biology, Institute of Biology (IBL), Leiden University, Leiden*

^d *Unité MIG, INRA - Domaine de Vivert, Jouy-en-Josas*

Abstract

In oscines male song stimulates female reproduction and females are known to adjust both their sexual preferences and their maternal investment according to song quality. Female domestic canaries are especially responsive to wide frequency bandwidth (4 kHz) male songs emitted with a high-repetition syllable rate and low minimal frequencies (1 kHz). We previously showed that low frequency urban noise decreases female sexual responsiveness for these low frequency songs (1-5 kHz) through auditory masking. Based on the differential allocation hypothesis we predicted that urban noise exposure will equally affect female maternal investment. Using a cross-over design we broadcast low frequency songs to females either in an overlapping noise condition or in an alternating noise condition. Females

decreased both their sexual responsiveness and their clutch size in the overlapping noise treatment relative to the alternative noise treatment. No differences were found concerning egg size or egg composition (yolk and albumen mass, testosterone concentration). Due to our experimental design we can exclude a general impact of noisy conditions and thereby provide evidence for a detrimental effect through masking on avian courtship and reproductive output. These results suggest that noisy conditions may also affect avian communication in outdoor conditions, which may explain field reports on noise-dependent breeding success and reduced breeding densities at noisy sites.

Keywords: Birdsong, Domestic canary, Anthropogenic noise, Maternal investment, Clutch size

Introduction

According to the honest signal theory females select their mates using signals that honestly reveal male overall condition and/or genetic quality [2,3]. Evidence from various taxa shows that female mate choice is often based on signals that are indicators of male quality [4]. The influence of these signals is not limited to the mate choice; they also affect females reproductive effort [5,6]. The differential allocation hypothesis postulates that female investment in a given reproductive attempt is a direct function of their mate attractiveness [1]. This pattern of allocation can increase offspring survival, growth or even offspring reproductive performance [7]. Females adapt their investment in different ways, including behavioural adjustments [8], clutch size [6] and resource allocation towards egg size [9–11] or egg content [12].

Criteria such as body size, coloration or vocalizations have proven to be honest indicators of male quality [4,13] and the modification of male sexual characters in the field or

in the laboratory induced changes in female mate choice and/or their further reproductive investment. For example, males long-tailed widowbirds *Euplectes progne* with artificially elongated tails showed higher mating success than males having normal or reduced tails [14] and female barn swallows *Hirundo rustica* mated to males with experimentally elongated tails increased both their productivity [15] as well as the concentration of androgens in their eggs [16]. Concerning egg size, another measure of maternal investment, females blue footed boobies *Sula nebouxii* laid smaller eggs when their mates feet were rendered duller [17,18]. Manipulating vocal cues can also influence female choice in songbirds. Female canaries are particularly responsive to a phrase made of the fast repetition of a two-note syllable with a large frequency bandwidth, known as the A-phrase [19] and supernormal stimuli maximizing both syllable repetition rate and frequency bandwidth were preferred by females [20].

Signal efficiency was also shown to depend on various environmental conditions. Thus, anthropogenic chemicals disrupt mate choice based on olfactory cues in several taxa [21], water turbidity hampers mate choice in fish [22] and the level of background noise modifies female preferences for male calls in frogs [23].

A well-studied example of environmental impact on signal efficiency comes from songbirds communicating under urban noise conditions. Urban anthropogenic noise has most of its energy below 2 kHz and experimental studies have shown that it differentially affects female response according to the frequency of male song. Singing with low frequencies seems to be important for several songbirds: it was for instance related to female fidelity in great tits *Parus major* [24] and to the level of female sexual responses in domestic canaries *Serinus canaria* [25]. In both species mentioned above urban noise lowered female responses to low-frequency songs but not to high-frequency ones: in a field study females great tits left their nestboxes less in response to male songs in a reproductive context [24] whereas female

domestic canaries performed less copulation solicitation displays (CSD) when songs were partially masked by anthropogenic noise [26]. Another field study with great tits also reported a lower clutch size in noisy areas [27]. This result may be explained either through a more general stress-related mechanism [28] or through a differential allocation caused by differently perceived male attractiveness due to masking of low frequencies by the anthropogenic noise [26].

In order to better understand the mechanism by which urban noise impacts on clutch size we decided to use domestic canaries that provide a well-established model to analyze the maternal investment in experimentally controlled conditions. With this model, previous studies have shown that several characteristics of male song influence maternal investment [29]. For example, females laid larger clutches when exposed to conspecific song with big versus small repertoire size [8]. In a different study females increased egg size when exposed to supernormal songs maximizing syllable rate and frequency bandwidth [30] although this may not be typical for a species with bi-parental care. Indeed, while confirming an increased female reproductive investment when paired to attractive males a recent review paper reveals a tendency for females of species with bi-parental care to increase clutch size and an increase of egg size but not clutch size for females of species with female-only care [6].

We designed our experiment to assess simultaneously how urban noise affects sexual responsiveness and maternal investment in terms of clutch size or eggs characteristics. For this purpose, we exposed females during their reproductive cycle to attractive A-phrases either overlapped or alternated with broadcast urban noise and we measured female sexual responsiveness as well as reproductive investment expressed as clutch size, egg size and testosterone amount in egg yolk. We predicted (1) that females will show less CSDs in the overlapping treatment, as we previously reported in related experimental settings [26] and (2)

that this perceived decrease in male attractiveness will equally affect female reproductive investment. Given that the canary is a species with bi-parental care we expected females to reduce clutch size rather than egg size during the overlapping noise condition, in response to the reduction of the perceived attractiveness of their partner.

Method

Subjects and housing

The experiment involved a total of 15 domestic canary females from an outbred group of birds of heterogeneous genetic background reared in our own breeding facilities at the University of Paris Ouest Nanterre La Défense. The experimental design was approved under the licence number Ce5/2011/041 by the Charles Darwin ethical committee for animal experimentation and it was in line with the guidelines of the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB).

During the experiment, females were housed in individual cages (35 x 20 cm and 23-25.5 cm high) - placed in individual sound-proof chambers (68 x 51 cm and 51 cm high). The arrangement and nature of sound-proof chambers prevented both visual and acoustic communication between females during the test sessions (2 x 2 hours per day) but the chambers were kept open the rest of the time enabling females to hear each other in order to avoid social isolation. Birds were provided *ad libitum* with water, food (seeds, mash and apple) and nest material (cotton lint). In order to start their reproductive cycle and to synchronize periods of receptivity they were placed on a long-day photoperiod regime : 16h light/8h dark [31] after being kept for a 10 to 12 months period on a short-day photoperiod regime (8h light/16h dark).

Experimental song stimuli and noise spectrum

All the songs used during this experiment were computer-edited using Avisoft SASLab Pro, version 5.0.14 (Raimund Specht, Berlin) and were issued from recordings of captive male canaries made in our aviaries. Songs were not familiar to females and had the following structure: each song lasted 6 s and was organized in three parts: 0.75 s of introductory notes, a 1.50 s trill of a single A-phrase (the target test component) and 3.75 s of final notes. The A-phrases are known to elicit a strong sexual responsiveness in female canaries whereas introductory and final notes are less effective in triggering females sexual displays [19,20,25].

We used 14 different A-phrases composed of two-note syllables emitted at a rhythm of 20 syllables per second with the following spectral characteristics: mean \pm se frequency bandwidth of $3906 \text{ Hz} \pm 19 \text{ Hz}$ (range = 3700-3980 Hz; $n = 14$); minimum frequency of the first note of $1041 \text{ Hz} \pm 9 \text{ Hz}$, maximum frequency of the first note of $3119 \pm 182 \text{ Hz}$; minimum frequency of the second note of $3213 \pm 116 \text{ Hz}$, maximum frequency of the second note of $4947 \pm 20 \text{ Hz}$. We chose a frequency bandwidth known to elicit high response levels - 4 kHz [20] and phrases were manipulated with Avisoft in order to have a minimal frequency around 1 kHz. Each song stimulus was played back at the standardized level of 65 dB (measured with a Ro-LINE SPL meter 1, using 'A' weighting, at the typical position of the test bird, 20 cm from the loudspeaker).

An artificially generated noise recording was used for the experimental exposure with a spectral energy distribution reflecting typical urban noise profiles [32,33]. A low-pass filter was applied to a white noise file with a random energy in order to create this urban-style noise recording, using Matlab 7.5 (Mathworks, Inc., Natick, MA, U.S.A). The noise file had a high-pass cut-off frequency at 100 Hz and a spectral energy decrease of 6.5 dB/kHz towards

the higher frequencies [24,34]. Based on values of noise levels reported close to the highways [27,35] and in order to be able to compare current research with results from a previous study [26] we broadcast urban noise with an amplitude level of 77 dB at the bird level.

We played back both song stimuli and noise files with a 60 watts Mini ELIPSON Horus loudspeaker (frequency response: 80 Hz - 20 kHz) placed in the back of the sound proof chamber at 20 cm distance from the center of the cage. The loudspeaker was connected to a stereo amplifier PIONEERA-209R linked itself to a MARANTZ PMD670 digital recorder (bandwidth: 20 Hz - 20 kHz \pm 1dB).

Experimental design

We tested whether female preferences for A-phrases and their maternal investment in the eggs were affected by the noise exposure. We used a crossover design: each female was tested during two consecutive breeding cycles (egg laying in response to photoperiod change and song stimulation without exposure to real males) in two different conditions (overlapping vs. alternating noise) - each one associated with a breeding cycle. The female noise exposure was the same during the two conditions but in one case stimuli were broadcast simultaneously with the urban noise (77dB), creating an overlapping noise treatment and in the other case they were broadcast alternatively with the noise, creating an alternating noise treatment (Fig. 1). Seven females were exposed to the overlapping noise treatment for their first breeding cycle and to the alternating noise treatment for their second breeding cycle (Group 1). Eight other females received the treatments in the reverse order (Group 2). A global overview of the design of the study is found in Table 1.

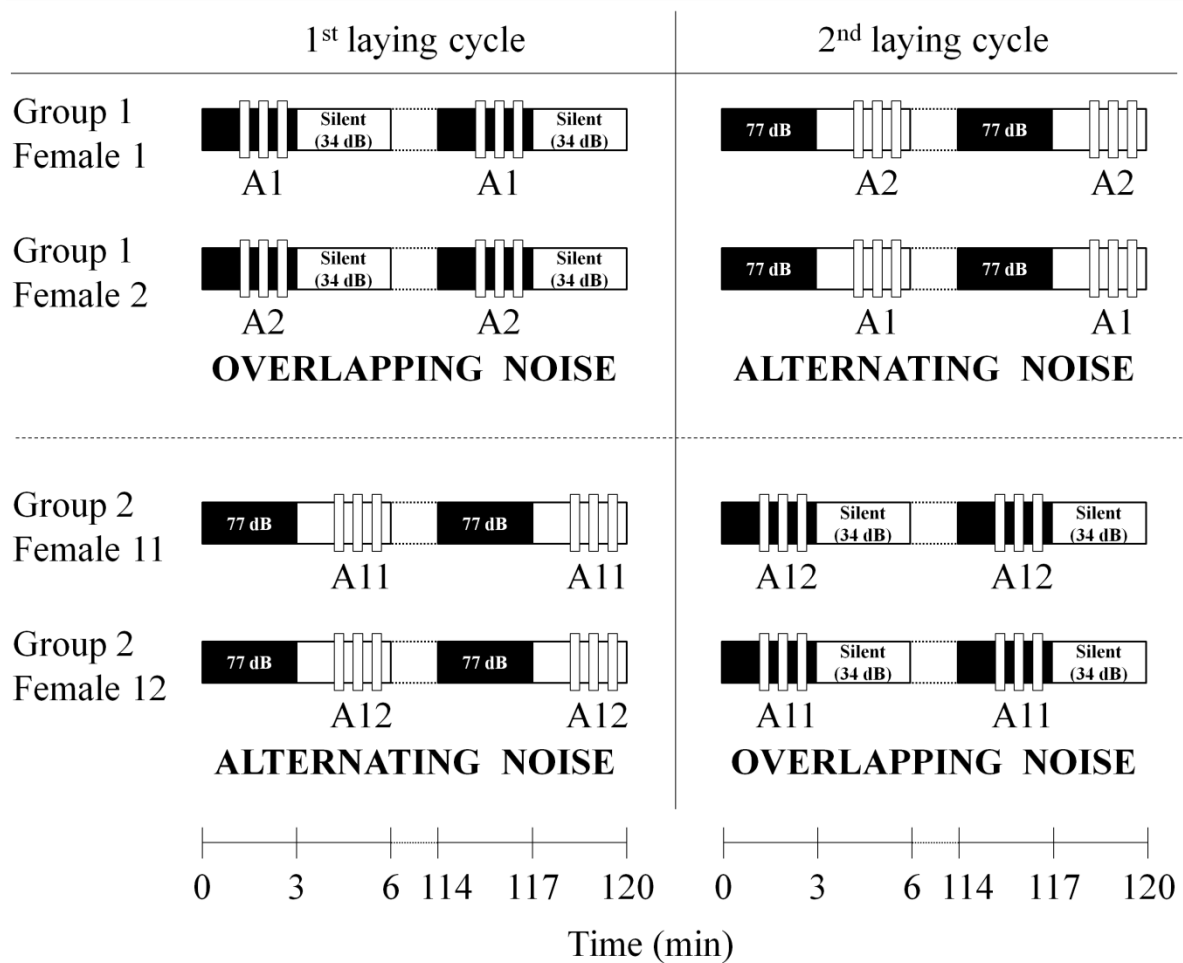


Figure 1. Experimental design.

Females were tested twice during 2 hours each day, with attractive A-phrases, during one breeding cycle in an Alternating Noise condition and during the other breeding cycle in an Overlapping Noise condition. Groups of 2 females (females 1-2 and females 11-12 in this example) were tested with the same 2 different A-phrases (A_1 - A_2 here) but each one heard a different one associated with the silent period. Only the first and the last 3-minutes periods of one test session are shown here.

The experimental treatment started the first day after the photoperiod change and stopped two days after the laying of the last egg. We defined an egg as the latest egg when females did not lay during two consecutive days afterwards. Test sessions were carried out twice a day: once in the morning (10:00 - 12:00) and once in the afternoon (14:00 - 16:00),

separated by at least a two-hour interval. Sessions lasted 2 h and they alternated twenty noisy (77dB) periods of 3 min with twenty silent (34 dB) periods of 3 min. In each of the twenty noisy periods (overlapping treatment) or twenty silent periods (alternating treatment) song stimuli were presented three times.

The first stimulus was emitted after 90 s and a 24 s period of silence separated the end of one presentation and the start of the following one (Fig. 1). Females heard a total of 120 songs daily (60 in the morning and 60 in the afternoon) either alternatively or simultaneously with the urban noise stimulation. Nests were temporarily taken off two days after the laying of the last egg and a period of 2 days without playbacks was allowed before the beginning of the second breeding cycle. For females that did not lay eggs we changed the noise treatment after 62 days of testing.

To avoid the possible effect of perceptual improvement in hearing something under noisy conditions that was already heard repeatedly in quiet conditions each female was tested with two different A phrases, one associated with the control alternating noise condition and the other with the experimental overlapping noise condition. We paired the females such that the first female heard a particular A-phrase 1 in the overlapping noise treatment and an A-phrase 2 in the alternating noise treatment, while the reverse was true for the second female. (Fig. 1). We used 14 different A-phrases for the 15 different females in order to reduce problems of pseudoreplication.

The copulation solicitation display [36] was used as a behavioural index for female sexual preferences. During a complete CSD females crouch and arch their back while bringing their tail forward and tossing their head backward. The response is particularly strong to specific wide-band song types labelled A-phrases [19]. We counted CSDs during the first 3-minutes period of each test session (3 presentations of an A-phrase) and we

awarded a score of 0 for no display, 0.5 for an incomplete display and 1 for a complete display [37].

Nests were inspected daily and laid eggs were removed and substituted by dummy plastic eggs before incubation. Eggs were weighed with a 0.01 g accuracy and we separated and weighed the yolk and albumen before storage at -20°C and subsequent quantification of testosterone concentration in yolk.

Testosterone assays

Yolk concentrations of testosterone were determined by radio-immunoassay at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS, Chizé, France). Yolk samples were homogenised in 1 mL of distilled water. Testosterone was extracted by adding 3 mL of diethyl-ether to the entire yolk sample. We took 300 µL of the mixture that we vortexed and centrifuged 5 minutes at 2000 rpm, at 4°C. The diethyl-ether phase containing steroids was decanted and poured off in an alcohol bath at 37°C after snap freezing the tube. The ether phase was done twice for each yolk and the resultant was then evaporated. The dried extracts were redissolved in 300 µL of phosphate buffer and each hormone was assayed in duplicate. 100 µL of extract were incubated overnight with 4000 cpm of the appropriate ³H-steroid (Perkin Elmer, US) and polyclonal rabbit antiserum. Anti-testosterone was provided by Dr. Picaper (CHU La Source, Orléans, France). Bound and free fractions were then separated by dextran-coated charcoal and centrifuged. The activity was counted on a tri-carb 2810 TR scintillation counter (Perkin Elmer, US). Tests were performed to validate the testosterone assay on egg yolk samples. The lowest detectable testosterone concentration was 2.07 pg/mg. Two yolk samples were serially diluted in the assay buffer and their displacement curves were parallel to the standard curve.

Statistical analysis

The effects of the treatment (Overlapping versus Alternating Noise) on CSDs and egg parameters were analyzed using the statistical framework of Linear Mixed-effects Models (LMMs) and Generalized Linear Mixed Models (GLMMs).

For the CSD analysis (Table 2, second column), we modeled the 0-1 response corresponding to the occurrence of a CSD after a particular stimulus using a Binomial GLMM with a logit link function. We included explanatory variables accounting for 'noise treatment' (overlapping vs. alternating), 'laying cycle' (second vs. first), 'female group' (second vs. first), 'stimuli order' (second or third vs. first), 'advancement in the reproductive cycle' (time since the first CSD), 'delay of the first CSD', 'egg rank' and 'final clutch size'. The use of a binomial model could not take into account the incomplete displays. Therefore, we performed two analyses, the first one discarding those incomplete displays and the second one considering incomplete displays as complete displays.

The clutch size analysis (Table 2, third column) was realized with a Poisson GLMM with loglink function in which we incorporated three fixed effects as 'noise treatment', 'laying cycle' and 'female group'. The analyses of egg mass, the macro-component composition and yolk testosterone deposition in eggs (Table 2, columns 4-7) relied on Gaussian error distribution and identity link function (*i.e.* LMMs). We included five fixed effects in these models: 'noise treatment', 'laying cycle', 'female group', 'egg rank' and 'final clutch size'.

It was readily noticeable that CSD rate and eggs parameters differed between females, so to account for these individual variations, we incorporated two random effects in our GLMMs/LMMs on the intercept of the model and on the noise treatment.

These analyses were performed in R version 2.10.1 (the R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) with the function `lmer` and `glmer` implemented in package `lme4` for GLMMs. Estimates of the coefficients accounting for the different fixed effects are reported \pm SE, and derived p-values allowed to assess their statistical significance (*i.e.* non-null coefficients). Sample means are given \pm SE throughout the results section.

Results

Table 1 provides a global overview of the collected data aggregated by female and breeding cycle. Eleven of the 15 tested females displayed CSDs in response to our stimuli (6 out of 7 females exposed to overlapping noise during their first breeding cycle - Group 1 and 5 out of 8 females exposed to alternating noise during their first breeding cycle - Group 2) and ten out of these 11 displaying females also laid eggs.

Copulation solicitation displays (CSD)

The overlapping noise treatment lasted an average of 39.4 ± 6.5 days ($N = 11$, range 11-62) whereas the alternating noise treatment lasted an average of 21.8 ± 1.8 days ($N = 11$, range 12-33). The mean delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD was of 21.8 ± 5.8 days ($N = 11$, range 4-53) for the overlapping noise treatment and was of 5.8 ± 2.1 days ($N = 11$, range 0-20) for the alternating noise one.

Female	Group /Cycle ^a	Noise treatment	A-phrases used	Exp. length (d)	1st CSD (d)	CSD (#) ^b	Eggs (#)	Characteristics of eggs (mean±SD) ^c			
								Total weight (g)	Albumen weight (g)	Yolk weight (g)	Testosterone (pg.mg ⁻¹)
1	G1/C2	Alternating	A2	19	0	31	5	2.04±0.23	1.18±0.15	0.46±0.04	23.63±0.78
	G1/C1	Overlapping	A1	60	36	10	2	1.99	1.18	0.5	11.96
2	G1/C2	Alternating	A1	14	3	2	5	2.30±0.09	1.42±0.11	0.44±0.01	16.69±3.68
	G1/C1	Overlapping	A2	62	49	3	5	2.20±0.01	1.28±0.10	0.41±0.02	17.98±5.91
4	G1/C2	Alternating	A3	12	0	5	5	1.82±0.06	1.09±0.09	0.34±0.03	18.16±3.55
	G1/C1	Overlapping	A4	55	53	1	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
5	G1/C2	Alternating	A6	24	0	4	4	2.00±0.06	1.05±0.18	0.5±0.01	7.49±2.52
	G1/C1	Overlapping	A5	55	7	2	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
7	G1/C2	Alternating	A8	17	0	27	4	2.14±0.03	1.29±0.04	0.44±0.03	11.83±5.18
	G1/C1	Overlapping	A7	60	29	26	6	2.23±0.05	1.25±0.04	0.42±0.04	8.05±3.38
8	G1/C2	Alternating	A7	24	2	13	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
	G1/C1	Overlapping	A8	55	37	8	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
11	G2/C1	Alternating	A11	33	12	44	5	2.44±0.05	1.54±0.07	0.47±0.03	14.20±2.51
	G2/C2	Overlapping	A12	20	5	31	1	2.05	1.14	0.52	3.90
12	G2/C1	Alternating	A12	25	20	5	5	2.25±0.03	1.41±0.04	0.46±0.02	14.34±4.17
	G2/C2	Overlapping	A11	20	8	3	5	2.44±0.13	1.47±0.07	0.50±0.04	13.70±2.32
14	G2/C1	Alternating	A14	26	14	7	5	2.20±0.05	1.35±0.04	0.43±0.03	11.31±3.14
	G2/C2	Overlapping	A13	11	5	1	2	2.27±0.13	1.43±0.08	0.46±0.03	9.85±2.98
15	G2/C1	Alternating	A15	23	9	20	5	2.29±0.01	1.41±0.04	0.43±0.03	7.37±2.20
	G2/C2	Overlapping	A16	14	7	4	2	2.36±0.01	1.36±0.02	0.5±0.02	4.03±0.61
16	G2/C1	Alternating	A16	23	4	27	5	2.19±0.14	1.35±0.06	0.42±0.06	17.66±9.48
	G2/C2	Overlapping	A15	21	4	19	4	2.23±0.06	1.39±0.07	0.43±0.03	24.48±6.89

^a the females were separated in two groups (G1 and G2) and tested during two reproduction cycles (C1 and C2).

^btotal number of sexual displays: complete and incomplete CSDs (92/293).

^cmean and standard error of measurements made on unbroken eggs (64 out of 75 eggs in total).

n.a. stands for not available.

Table 1. Overview of the data aggregated by female and breeding cycle.

The average CSD rate varied markedly between the different noise treatments with females displaying fewer CSDs in the overlapping noise treatment than in the alternating noise treatment (9.6 ± 3.3 vs. 16.8 ± 4.2 complete CSDs, see Fig. 2). Analysis with the binomial GLMM (Table 2, column 'Total CSDs') confirmed the statistical significance of this observation: the overlapping noise treatment was associated with a negative coefficient and p-value ≤ 0.05 , both when incomplete CSDs were counted as 0 and 1 although only the latter is

reported in Table 2. Several factors were taken into account in the model on the noise treatment (Table 2). Females performed fewer CSDs during the second and the third stimulus presentation of the 3-minutes test period. No significant group effect and effect of the delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD were detected. However there was a significant effect of the breeding cycle with females displaying more CSDs during the second than during the first breeding cycle. Also the frequency of CSDs increased when advancing in the reproductive cycle towards egg laying but decreased with egg rank after the first egg laid.

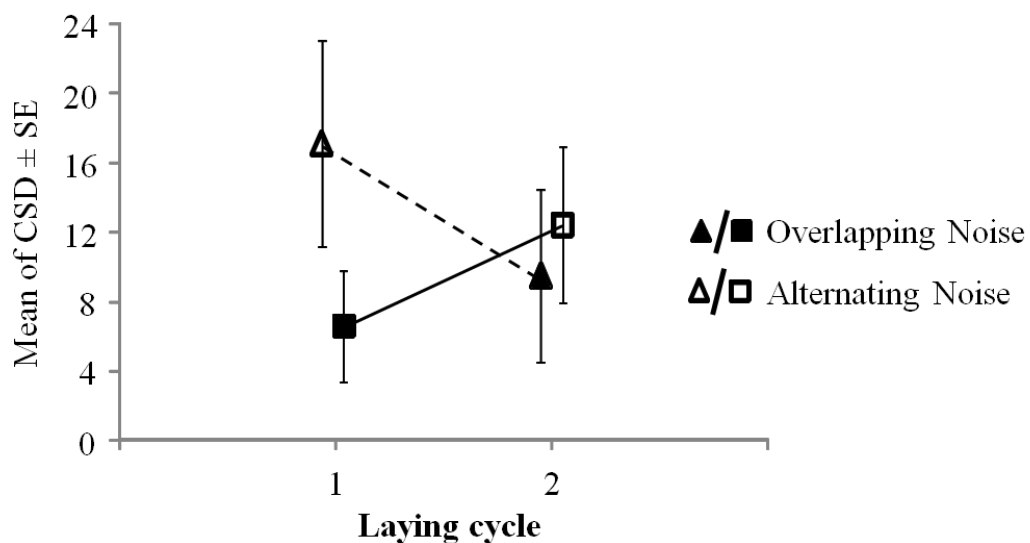


Figure 2. Noise impact on female sexual receptivity.

Mean score ± SE of female copulation solicitation displays (CSD ; complete + incomplete displays) in response to A-phrases broadcasted either in an Overlapping Noise condition or in an Alternating Noise condition. Females in Group 1 (continuous line, n = 6) received the Overlapping Noise treatment during their first breeding cycle and the Alternating Noise treatment during their second breeding cycle. Females in Group 2 (interrupted line, n = 5) received the treatments in the reverse order. This is for an illustrative purpose only, statistic values were obtained using GLMM.

	Total CSDs	Clutch size	Characteristics of eggs			
			Total weight	White weight	Yellow weight	Testosterone
Model	Bernoulli	Poisson	Gaussian	Gaussian	Gaussian	Gaussian
Link function	logit	log	identity	identity	identity	identity
<i>Fixed effects^a</i>						
Intercept	-2.04 ± 1.08	1.27 ± 0.34**	1.81 ± 0.14**	1.03 ± 0.10**	0.47 ± 0.04**	0.52 ± 6.24
Second cycle	1.73 ± 0.74*	0.07 ± 0.32	0.009 ± 0.066	-0.014 ± 0.058	0.015 ± 0.010	3.52 ± 2.10
Second group	1.49 ± 0.83	0.34 ± 0.36	0.19 ± 0.06**	0.18 ± 0.04**	0.017 ± 0.036	1.28 ± 3.79
Overlapping noise	-1.85 ± 0.62**	-0.79 ± 0.35*	0.11 ± 0.07	0.058 ± 0.057	0.0074 ± 0.0099	-0.61 ± 2.12
Egg rank	-0.72 ± 0.10**	-	-0.012 ± 0.008	0.0071 ± 0.0076	-0.015 ± 0.002**	1.97 ± 0.36**
Final clutch size	0.19 ± 0.14	-	0.062 ± 0.023*	0.037 ± 0.017*	0.0000 ± 0.0051	1.05 ± 1.01
Delay of 1 st CSD	0.056 ± 0.032	-	-	-	-	-
Second stimulus	-2.00 ± 0.22**	-	-	-	-	-
Third stimulus	-2.35 ± 0.23**	-	-	-	-	-
Time since 1 st CSD	0.056 ± 0.020*	-	-	-	-	-
<i>Random effects modeling variability between females^b</i>						
Intercept	1.394	0.098	0.145	0.112	0.048	3.882
Overlapping Noise	0.840	0.585	0.174	0.159	0.016	4.149

^aEstimated value and standard error for each model coefficient associated with a fixed effect. Statistically significant effects (*i.e.* non-null) at levels $p \leq 0.05$ and $p \leq 0.005$ are highlighted with * and **, respectively.

^bEstimated standard deviation of the Gaussian random variable added for each female to the “Intercept” and “Overlapping noise” terms. The correlation coefficient between the two random effects is not reported in this table.

Table 2. Summary of the statistical results obtained in the mixed-effects model framework.

Clutch size

Eight of the 11 tested females laid eggs during the overlapping noise treatment and ten of them laid eggs during the alternating noise treatment. The mean delay between the first CSD and their first egg laid was 7.6 ± 1.7 days (N = 8, range 1-12) for the overlapping noise treatment and 7.2 ± 1.7 days (N = 10, range 1-17) for the alternating noise treatment. During the whole duration of the experiment the females laid a total of 75 eggs. Analysis with a Poisson GLMM (Table 2, column ‘Clutch size’) indicates a statistically significant effect of the noise treatment on the clutch size; females laid significantly less eggs during the overlapping noise treatment (2.5 ± 0.7 , N = 11, range 0-6, median 2.0) than during the

alternating noise treatment (4.4 ± 0.5 , $N = 11$, range 0-5, median 5.0) - Fig. 3. No group or breeding cycle effects were detected (Table 2).

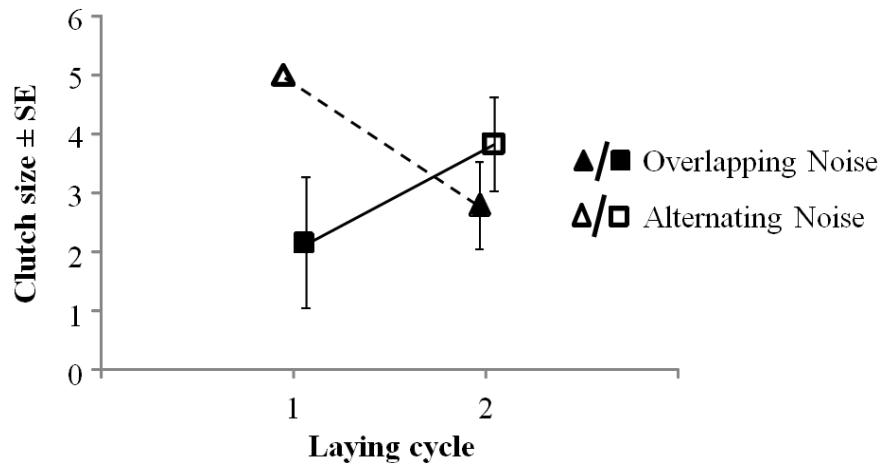


Figure 3. Noise impact on the number of egg laid.

Average clutch size \pm SE of female domestic canaries placed in an Overlapping Noise condition and in an Alternating Noise condition. Females in Group 1 (continuous line, $n = 6$) received the Overlapping Noise treatment during their first breeding cycle and the Alternating Noise treatment during their second breeding cycle. Females in Group 2 (interrupted line, $n = 5$) received the treatments in the reverse order. This is for an illustrative purpose only, statistic values were obtained using GLMM.

Egg mass, composition & testosterone concentration

Eleven out of the 75 eggs laid were found cracked or broken and we could measure the total egg mass, the albumen mass, the yolk mass and the yolk testosterone concentration for 64 eggs only.

The Gaussian model reveals no significant difference in the egg mass between the two noise exposures treatments (columns 'Total weight' in Table 2). However we detected a group effect with females in Group 2 (Alternating noise in the first cycle) laying bigger eggs

and an effect of the final clutch size, females with larger clutches laying bigger eggs. No statistically significant effects of the breeding cycle or egg rank were detected.

The analysis did not reveal any statistically significant differences in terms of albumen mass, yolk mass or yolk testosterone concentration between the overlapping and the alternating noise treatment (columns 'Albumen weight', 'Yolk weight' and 'Testosterone' in Table 2). Albumen mass showed the same statistically significant effects as the total egg weight. Yolk mass did not differ between both groups of females but decreased significantly with egg rank. The testosterone concentration showed exactly the opposite pattern of variations with a significant increase with egg rank (Table 2; Fig. 4).

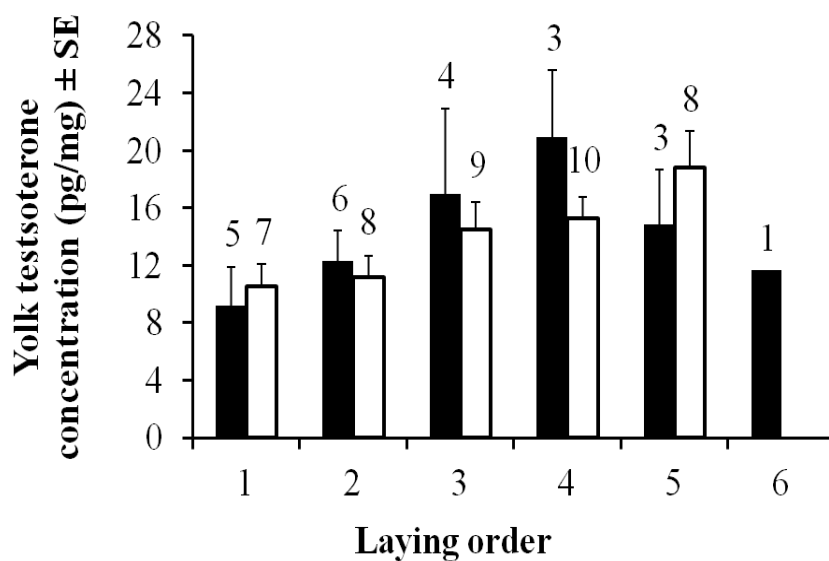


Figure 4. Noise impact on egg investment.

Mean of yolk testosterone concentration (pg/mg) of clutches depending on laying order and noise treatment. The Overlapping Noise treatment is represented by black bars and the Alternating Noise treatment one by empty bars. Above the bars is given the sample size. This is for an illustrative purpose only, statistic values were obtained using LMM.

Discussion

According to our predictions we found that female domestic canaries (1) showed reduced sexual receptivity and (2) laid less eggs when listening to attractive male songs which were partially overlapped by low-frequency urban noise when compared to a control condition where they could listen to the same songs and were exposed to a same amount of urban noise but which this time occurred in alternation and not overlapping the male songs. We did not find any further differences between the egg mass, albumen mass, yolk mass and testosterone yolk concentration between the two treatments - overlapping versus alternating urban noise. We argue here that urban noise reduces female maternal investment by masking male-female vocal communication and negatively affecting the perceived male quality by the female.

Environmental impact on signal efficiency

On a behavioural level, females reduced their sexual receptivity (measured through the rate of copulation solicitation displays which is a direct invitation for the male to copulate) when the songs were overlapped by urban noise relative to a control situation when urban noise was presented in alternation with the songs. This result confirms our previous findings [26] and strengthens the idea that vocal masking and not a general stress effect is responsible for this decrease of female responses. Indeed female canaries prefer songs with a large bandwidth [20] and low frequencies [25]. The songs broadcast in this experiment had a large frequency bandwidth (4 kHz, going from 1 to 5 kHz) and urban noise overlapped the lower part of this spectrum in the overlapping noise condition only. Our results parallel findings obtained in the wild with great tits where females left their nestbox less in response to low-frequency male songs but not to high-frequency songs during the playback of urban noise

[24]. On a larger scale, the current results bring additional support to the emerging framework of environmental impact on signal efficiency and mate choice, applicable to diverse taxa and sensory modalities [21,38].

Noise impact on clutch size

Urban noise equally affected female reproductive investment: females laid smaller clutches when male songs were overlapped by the urban noise compared to a control situation, where the urban noise was broadcast in alternation with the male songs. Once more, the best explanation of the observed reduction in the reproductive output is the partial masking of male songs by the urban noise. As the vocal masking induced a decrease in the male sexual attractiveness [26] ; current results) our results are consistent with the differential allocation hypothesis [1] and a reduction of maternal investment in response to a decrease in perceived mate attractiveness. On a proximate level this can be potentially achieved through differential follicular development, as this aspect of maternal investment was already shown to be positively affected by male song in domestic canaries [39]. Our results are in line with two previous studies showing that females lay more eggs according to male attractiveness: female canaries laid larger clutches when listening to rich versus poor song repertoires [8] and female peacocks *Pavo cristatus* equally laid larger clutches when randomly mated to males having larger trains and considered as more attractive [40].

A field study reported that urban noise levels close to a highway best explained the observed decrease in clutch size in great tits [27]. However, our current results bring the first experimental proof that urban noise can have a negative impact on clutch size in songbirds and provide support for a proximate mechanism suggested earlier [27]. The observed reduction in the clutch size is likely best explained by the partial masking of the male songs

by the noise, which may impede male-female vocal communication. Another field study with corroborative results has shown experimentally that urban noise had a negative impact on the condition of nestlings and the number of fledged young in the domestic sparrow *Passer domesticus* [41]. In that study females showed decreased feeding rates during the noise exposure and one possible explanation of these results is the masking impact on parent-offspring vocal communication. A playback experiment with tree swallows *Tachycineta bicolor* confirmed this impact as chicks begged less in response to calls of their parents during noise exposure than during ambient control conditions [42].

Egg investment

Besides the difference concerning the clutch size females in our study did not modify the egg mass or the egg composition (measured as albumen mass, yolk mass and yolk testosterone concentration) according the experimental treatment. However, we found that females that received the overlapping noise treatment during their first breeding cycle laid on overall lighter eggs than those receiving the overlapping noise treatment during the second breeding cycle. This could suggest that a noisy environment early during the breeding season could have long lasting effects but the observed difference could also be due to other group related differences. Overlapping urban noise induces thus a decrease in both sexual attractiveness of the songs and the number of eggs laid but not into egg size or egg composition.

Previous studies with domestic canaries showed that female canaries could adjust egg size [30,43], yolk weight [30] or testosterone yolk concentration [44,45] to song attractiveness. However, neither of these studies has reported a difference regarding the clutch size. Female canaries seem to have different ways to modify resource allocation according to

song attractiveness, increasing the clutch size [8] ; current study), or modifying the egg size or the egg composition (see studies above). It seems that the system of parental care (biparental versus female care only) cannot explain all the variability observed in the differential allocation patterns as previously suggested [6].

Our measures of testosterone yolk concentration seem to be reliable as we found the same pattern of increasing concentration with laying order as it has been previously described for the domestic canary [44–46]. This increase of yolk concentration with the laying order was suggested to be a mechanism enabling to counterbalance the development of chicks in species with asynchronous hatching [46,47].

Conclusions

Our study reports for the first time a match in the urban noise impact on both courtship behavior (less female CSDs in response to male song) and reproductive investment (decrease of the clutch size). First, we confirm a noise impact on signal efficiency in an explicit courtship context: the same signal (male song) varied in attractiveness across different environmental conditions. Second, we bring evidence for a potential mechanism enabling to explain the observed decrease in the clutch size: the masking of attractive male songs perturbs male-female vocal communication inducing a lower sexual responsiveness and a lower investment concerning the number of eggs laid. Further work is needed in order to establish what are the effects of urban noise on the final reproductive output in domestic canaries (*i.e.* the number of successfully fledged young).

Acknowledgments

We are grateful to Charline Parenteau and her team at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé for radio-immunoassays. We thank also Philippe Groué who took care of the birds during the experiments and to Wouter Halfwerk for providing the urban noise stimulus.

References

1. Burley, N. 1988 The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *Am. Nat.* **132**, 611–628. (doi:10.1086/284877)
2. Zahavi, A. 1977 The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* **67**, 603–605. (doi:10.1016/0022-5193(77)90061-3)
3. Zahavi, A. 1975 Mate selection - A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205–214. (doi:10.1016/0022-5193(75)90111-3)
4. Andersson, M. 1994 *Sexual selection*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
5. Cunningham, E. J. A. & Russell, A. F. 2000 Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* **404**, 74–77. (doi:10.1038/35003565)
6. Horváthová, T., Nakagawa, S. & Uller, T. 2012 Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **279**, 163–170. (doi:10.1098/rspb.2011.0663)
7. Sheldon, B. C. 2000 Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.* **15**, 397–402. (doi:10.1016/S0169-5347(00)01953-4)

8. Kroodsma, D. E. 1976 Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science* **192**, 574–575.
(doi:10.1126/science.192.4239.574)
9. Bonato, M., Evans, M. R. & Cherry, M. I. 2009 Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich, *Struthio camelus*. *Anim. Behav.* **77**, 1027–1032.
(doi:10.1016/j.anbehav.2008.12.019)
10. Christians, J. K. 2002 Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **77**, 1–26.
(doi:10.1017/S1464793101005784)
11. Krist, M. 2011 Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biol. Rev.* **86**, 692–716. (doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00166.x)
12. Gil, D. 2008 Chapter 7 - Hormones in Avian Eggs: Physiology, Ecology and Behavior. In *Advances in the Study of Behavior*, pp. 337–398. Academic Press.
13. Santos, E. S. A., Scheck, D. & Nakagawa, S. 2011 Dominance and plumage traits: meta-analysis and metaregression analysis. *Anim. Behav.* **82**, 3–19.
(doi:10.1016/j.anbehav.2011.03.022)
14. Andersson, M. 1982 Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**, 818–820. (doi:10.1038/299818a0)
15. de Lope, F. & Moller, A. P. 1993 Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* **47**, 1152–1160. (doi:10.2307/2409981)

16. Gil, D., Ninni, P., Lacroix, A., De Lope, F., Tirard, C., Marzal, A. & Pape Møller, A. 2006 Yolk androgens in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of some adaptive hypotheses. *J. Evol. Biol.* **19**, 123–131. (doi:10.1111/j.1420-9101.2005.00981.x)
17. Dentressangle, F., Boeck, L. & Torres, R. 2008 Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 1899–1908. (doi:10.1007/s00265-008-0620-6)
18. Velando, A., Beamonte-Barrientos, R. & Torres, R. 2006 Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia* **149**, 535–542. (doi:10.1007/s00442-006-0457-5)
19. Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995 Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* **49**, 1603–1610. (doi:10.1016/0003-3472(95)90082-9)
20. Draganoiu, T. I., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2002 Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **269**, 2525–2531. (doi:10.1098/rspb.2002.2192)
21. Lürling, M. & Scheffer, M. 2007 Info-disruption: pollution and the transfer of chemical information between organisms. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 374–379. (doi:10.1016/j.tree.2007.04.002)
22. Sundin, J., Berglund, A. & Rosenqvist, G. 2010 Turbidity hampers mate choice in a pipefish. *Ethology* **116**, 713–721. (doi:10.1111/j.1439-0310.2010.01787.x)

23. Wollerman, L. & Wiley, R. H. 2002 Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Anim. Behav.* **63**, 15–22. (doi:10.1006/anbe.2001.1885)
24. Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C. & Slabbekoorn, H. 2011a Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **108**, 14549–14554. (doi:10.1073/pnas.1109091108)
25. Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2007 Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour* **144**, 1103–1118. (doi:10.1163/156853907781871798)
26. Huet des Aunay, G., Slabbekoorn, H., Nagle, L., Passas, F., Nicolas, P. & Draganoiu, T. I. 2014 Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries. *Anim. Behav.* **87**, 67–75. (doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.010)
27. Halfwerk, W., Holleman, L. J. M., Lessells, C. M. & Slabbekoorn, H. 2011b Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *J. Appl. Ecol.* **48**, 210–219. (doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01914.x)
28. Kight, C. R. & Swaddle, J. P. 2011 How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecol. Lett.* **14**, 1052–1061. (doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01664.x)
29. Leboucher, G., Vallet, E., Nagle, L., Béguin, N., Bovet, D., Hallé, F., Draganoiu, T. I., Amy, M. & Kreutzer, M. 2012 Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Adv. Study Behav.* **44**, 183–223.

30. Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G. & Leboucher, G. 2013 Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Anim. Behav.* **85**, 679–684. (doi:10.1016/j.anbehav.2013.01.007)
31. Leboucher, G., Kreutzer, M. & Dittami, J. 1994 Copulation-solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): Are oestradiol implants necessary? *Ethology* **97**, 190–197. (doi:10.1111/j.1439-0310.1994.tb01039.x)
32. Lohr, B., Wright, T. F. & Dooling, R. J. 2003 Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Anim. Behav.* **65**, 763–777. (doi:10.1006/anbe.2003.2093)
33. Pohl, N. U., Slabbekoorn, H., Klump, G. M. & Langemann, U. 2009 Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Anim. Behav.* **78**, 1293–1300. (doi:10.1016/j.anbehav.2009.09.005)
34. Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. 2009 A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Anim. Behav.* **78**, 1301–1307. (doi:10.1016/j.anbehav.2009.09.015)
35. Verzijden, M. N., Ripmeester, E. a. P., Ohms, V. R., Snelderwaard, P. & Slabbekoorn, H. 2010 Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *J. Exp. Biol.* **213**, 2575–2581. (doi:10.1242/jeb.038299)
36. King, A. P. & West, M. J. 1977 Species identification in the North American cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science* **195**, 1002–1004. (doi:10.1126/science.841321)

37. Kreutzer, M. L. & Vallet, E. M. 1991 Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour* **117**, 106–116. (doi:10.1163/156853991X00148)
38. Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. 2015 Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biol. Lett.* **11**, 20141051. (doi:10.1098/rsbl.2014.1051)
39. Bentley, G. E., Wingfield, J. C., Morton, M. L. & Ball, G. F. 2000 Stimulatory effects on the reproductive axis in female songbirds by conspecific and heterospecific male song. *Horm. Behav.* **37**, 179. (doi:10.1006/hbeh.2000.1573)
40. Petrie, M. & Williams, A. 1993 Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **251**, 127–131. (doi:10.1098/rspb.1993.0018)
41. Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I. R. & Burke, T. 2012 Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS ONE* **7**. (doi:10.1371/journal.pone.0039200)
42. Leonard, M. L. & Horn, A. G. 2012 Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biol. Lett.* **8**, 530–532. (doi:10.1098/rsbl.2012.0032)
43. Leitner, S., Marshall, R. C., Leisler, B. & Catchpole, C. K. 2006 Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* **112**, 554–563. (doi:10.1111/j.1439-0310.2006.01195.x)
44. Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. & Kreutzer, M. 2004 Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Horm. Behav.* **45**, 64–70. (doi:10.1016/j.yhbeh.2003.08.005)

45. Tanvez, A., Béguin, N., Chastel, O., Lacroix, A. & Leboucher, G. 2004 Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in canaries (*Serinus canaria*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **138**, 113–120. (doi:10.1016/j.yggen.2004.05.010)
46. Schwabl, H. 1993 Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **90**, 11446–11450. (doi:10.1073/pnas.90.24.11446)
47. Müller, W., Eising, C. M., Dijkstra, C. & Groothuis, T. G. G. 2004 Within-clutch patterns of yolk testosterone vary with the onset of incubation in black-headed gulls. *Behav. Ecol.* **15**, 893–397. (doi:10.1093/beheco/arh091)

Discussion générale – partie I

Cette première partie du manuscrit avait pour objectifs d'étudier l'impact du bruit sur la communication acoustique en s'intéressant à ses effets potentiels sur la reproduction des oiseaux chanteurs. Pour cela, nous avons regardé les effets d'un masquage de bruit urbain sur l'attractivité des chants de basses fréquences et leurs conséquences en termes de (i) réceptivité et préférences sexuelles des femelles et (ii) d'investissement dans les œufs.

Nos résultats montrent que la diffusion de bruit urbain masquant les basses fréquences des chants des mâles diminue l'attractivité sexuelle de ces chants auprès des femelles, bien que ceux-ci soient normalement préférés dans une condition contrôle, où le bruit est présenté en alternance avec les chants. En présence de bruit, la réceptivité sexuelle des femelles pour ces chants de basses fréquences chute alors à des niveaux équivalents à ceux de chants plus aigus mesurés comme moins attractifs en condition non bruitée. Ces résultats rejoignent ceux obtenus précédemment chez la mésange charbonnière, indiquant que les femelles émergeaient moins souvent du nid lorsqu'elles entendaient des chants de basses fréquences recouverts par du bruit (Halfwerk *et al.* 2011a). Ces patterns de réponses peuvent s'expliquer soit par un mécanisme de masquage acoustique c'est-à-dire une diminution du rapport signal/bruit, soit par un effet indirect de stress induit par le bruit, soit un phénomène de distraction affectant l'allocation de ressources attentionnelles (Kight & Swaddle 2011; Francis & Barber 2013). La présence de bruit pour chacune de nos conditions expérimentales a permis de privilégier comme mécanisme sous-jacent un effet de masquage par le bruit des chants de basses fréquences, par diminution du rapport signal/bruit, plutôt qu'un phénomène distrayant ou de stress induit par ce même bruit. Le bruit urbain a un impact négatif sur le succès d'appariement chez le bruant des roseaux et la paruline couronnée (Habib, Bayne & Boutin 2007; Gross, Pasinelli & Kunc 2010; Schroeder *et al.* 2012). Les mâles vivant sur des territoires bruyants étaient plus souvent non appariés au cours de la saison de reproduction. Cependant, ce mécanisme de masquage par le bruit fut mis en concurrence avec un autre

mécanisme possible, lié à la qualité du territoire. Cette dernière hypothèse repose sur le fait que les mâles occupant les zones les moins exposées au bruit étaient aussi ceux les plus expérimentés (Habib, Bayne & Boutin 2007).

Ensuite, nous avons pu mettre en évidence que cet effet de masquage des basses fréquences des chants par le bruit ne se limite pas à la réceptivité et aux préférences sexuelles des femelles mais a également un impact négatif sur l'investissement maternel dans les œufs, venant à l'appui de l'hypothèse de l'allocation différentielle de ressources (Burley 1988). En effet, nous avons pu montrer que les femelles pondaient des couvées réduites lorsqu'elles étaient à l'écoute de chants moins attractifs car recouverts en partie par du bruit de basse fréquence. Ce résultat s'inscrit en droite ligne avec celui observé chez les mésanges charbonnières puisque les femelles pondaient aussi moins d'œufs en présence d'un bruit recouvrant les chants jusqu'à des fréquences de 2 kHz (Halfwerk *et al.* 2011b). Dans cette même étude, il était aussi relevé que ce bruit avait d'autant plus d'effet sur la ponte qu'il était présent au moment de la ponte et de l'incubation des œufs et que cet effet se poursuivait sur le nombre d'oisillons dans la nichée indépendamment de la taille des pontes. Afin d'expliquer ces observations, diverses explications, toutes en relation à différents degrés avec un masquage de signaux par le bruit, étaient alors proposées : (i) une interférence avec l'évaluation acoustique de la qualité des mâles, (ii) une dispersion non aléatoire des individus considérant un territoire bruyant comme de moins bonne qualité, (iii) un stress physiologique induit par une réduction du fourragement ou, concernant le nombre de jeunes, (iv) une perturbation de la communication parents – jeunes avec des adultes ne pouvant répondre de manière adéquate à la demande des jeunes. Nos travaux en laboratoire sur le canari domestique ont ainsi permis de préciser l'effet d'un mécanisme particulier, à savoir que l'altération de l'attractivité des chants de basses fréquences par l'application d'un masque de

bruit urbain suffisait à perturber les préférences sexuelles et l'investissement maternel dans les œufs.

Aujourd'hui encore, seulement quelques études testent des mécanismes à l'œuvre dans la diminution du succès reproducteur observé en milieu urbain (Francis, Ortega & Cruz 2009). Les éléments récoltés restent encore à ce jour limités pour mettre en évidence d'autres effets du bruit sur le succès reproducteur à travers l'impact que cela pourrait avoir sur le choix de partenaire, la période de ponte et de soins parentaux. Des mécanismes physiologiques directs agissant sur le développement des jeunes (Kight & Swaddle 2011) ou des mécanismes indirects interférant avec les comportements parentaux et le nourrissage (Halfwerk *et al.* 2011b; Leonard & Horn 2012; Lucass, Eens & Müller 2016) ont été suggérés comme causes possibles de retard de croissance et de plus faibles taux d'envol du nid en environnement bruyé. Par exemple, il a été montré chez le moineau domestique que les jeunes dont le nid était exposé à une source de bruit avaient une masse corporelle plus faible et un taux de recrutement dans la population plus faible lui aussi (Schroeder *et al.* 2012). Ces résultats suggèrent un effet direct du bruit sur l'efficacité du nourrissage maternel avec des effets majeurs sur le développement des jeunes en milieu bruyé. En effet, il est montré dans cette étude que les femelles situées en zone bruyé ajustent leur fréquence d'approvisionnement des jeunes en nourriture. Sachant que le nourrissage des parents dépend très fortement de la sollicitation des jeunes par leur cris de quémantes alimentaires, il est tout à fait envisageable que le bruit interfère dans la communication parents – jeunes soit par un phénomène de masquage de vocalisations soit en limitant la détection de l'arrivée des parents au nid (Leonard & Horn 2012; Lucass, Eens & Müller 2016). Ce même effet négatif du bruit sur la croissance des jeunes a été rapporté chez le diamant mandarin jusqu'à deux semaines après l'éclosion (Potvin & MacDougall-Shackleton 2015). Toutefois, les mécanismes mis en jeu ne sont pas clairement élucidés puisqu'une seconde explication est évoquée concernant un

mécanisme cognitif de comportements anti-prédateurs qui augmenterait la vigilance des parents mais qui limiterait et réduirait l'efficacité du fourragement et du nourrissage des jeunes (Meillère, Brischoux & Angelier 2015a; Quinn *et al.* 2006; Francis & Barber 2013). Davantage de recherches doivent encore être menées quant aux effets directs et indirects du bruit sur la progéniture de manière à mieux comprendre si l'exposition au bruit urbain engendre, ou pas, le masquage des cris de quémante comme d'autres aspects de la communication parents – jeunes. Enfin, d'autres approches doivent aussi être employées afin de mieux comprendre les effets du bruit car la plupart des travaux sont menés au niveau comportemental mais très peu s'intéressent à l'expression des gènes et au stress physiologique (endocrine et neurobiologique, métabolisme, croissance des gonades, immunité) (Kight & Swaddle 2011; Swaddle *et al.* 2015).

Ce travail de laboratoire vient de ce fait appuyer une autres étude expérimentale utilisant la diffusion de bruit (Schroeder *et al.* 2012) qui suggèrent que le bruit urbain peut être considéré comme un facteur affectant le succès reproducteur des oiseaux urbains car, lors des études menées en terrains urbains et/ou bruités, d'autres facteurs confondants pouvaient à leur tour interférer avec ce bruit. En effet, d'autres facteurs comme l'éclairage artificiel (Longcore & Rich 2004; Navara & Nelson 2007; Kempnaers *et al.* 2010) ou encore la présence de certains composés chimiques pouvaient se substituer voire se confondre aux effets du bruit, et ainsi être privilégiés afin d'expliquer les résultats observés en ville. Cependant, ces autres facteurs conservent aussi leur part d'incertitude quant à leurs effets sur le succès reproducteur des oiseaux urbains.

La pollution lumineuse en ville est effectivement un de ces facteurs puisque, par exemple, la lumière joue un rôle majeur dans la modulation du rythme circadien des animaux (mécanismes endocrines et neurobiologiques) et influence des réponses phénologiques à long-

terme (migration, reproduction, etc.) (Danchin, Giraldeau & Cézilly 2005). Jusqu'à présent, les recherches ont pu montrer les effets néfastes des lumières artificielles des phares et des plateformes pétrolières en haute mer sur l'attraction et la désorientation des oiseaux au cours de migration nocturne (Jones & Francis 2003; Poot *et al.* 2008). Les causes peuvent alors être l'épuisement par une augmentation du temps de vol ou bien encore une collision avec une structure éclairée. Cependant d'autres conséquences négatives ont pu être relevées à d'autres niveaux lorsque les lumières étaient en ville.

Un des effets les plus connus est l'augmentation du temps passé en activité la nuit chez les oiseaux vivants en zone éclairée (Derrickson 1988; Santos *et al.* 2010; Dwyer *et al.* 2013). Par exemple, une activité comme le chant peut se trouver modifiée puisque chez certaines espèces les mâles chanteront plus tôt lors du chorus matinal (Miller 2006; Kempnaers *et al.* 2010) et termineront plus tard au crépuscule (Miller 2006), ce qui peut par la suite empêcher une reproduction optimale en raison d'une stimulation trop précoce de la femelle (Kempnaers *et al.* 2010). Ainsi, la pollution lumineuse pourrait aussi avoir des effets sur le succès reproducteur par le biais des dates de reproduction, de mue et de migration (Dominoni, Quetting & Partecke 2013b; Navara & Nelson 2007). Il est important de noter que chez de nombreuses espèces, ce calendrier est important et dépend d'une fenêtre temporelle optimale qui est relativement courte pour ces activités (Dawson *et al.* 2001). Néanmoins, il est encore trop tôt avec les données actuelles pour tirer toute conclusion car à l'exception du chant, nous n'avons que très peu d'informations disponibles quant aux effets de l'éclairage nocturne sur d'autres activités telles que le choix de territoire (Molenaar, Sanders & Jonkers 2006), le fourragement (Dwyer *et al.* 2013), les soins aux jeunes (Titulaer *et al.* 2012), etc. De plus, de la même manière que pour le bruit, les recherches effectuées sur la pollution lumineuse se concentrent majoritairement sur ses conséquences au niveau comportemental (Swaddle *et al.* 2015).

Les recherches actuelles décrivent les réponses au bruit et à la lumière nocturne à un niveau individuel et à court terme. Deux principaux mécanismes proximaux sont alors décrits, chacun étant perçu comme une norme de réaction, laquelle illustre des variations phénotypiques à travers une variété d'environnements (Swaddle *et al.* 2015). Le premier mécanisme, qui est aussi le plus souvent étudié, est la flexibilité comportementale qui consiste à un ajustement immédiat des comportements et de la physiologie en fonction de conditions particulières ou de changements dans l'environnement (cf. ci-dessus). Le second mécanisme, appelé plasticité développementale, correspond aux effets des conditions environnementales sur l'expression génétique (préfigurant de possibles changements héritables) et l'ontogénèse. Comme nous avons pu le voir précédemment, de nombreux travaux se sont attardés à décrire les effets de la pollution sonore et lumineuse sur la flexibilité comportementale. Toutefois, des recherches sont encore nécessaires afin de comprendre les effets de ces pollutions urbaines sur la plasticité développementale et les relations entre ces changements qui conduiraient à d'éventuels changements héritables via des effets épigénétiques (Swaddle *et al.* 2015).

Ces effets potentiels au niveau génétique doivent donc aussi nous interroger sur de possibles conséquences à plus long terme de ces types de nuisances (Swaddle *et al.* 2015). Des variations génétiques pourraient donc apparaître entre populations vivant sur des gradients différents d'un milieu. En effet, le bruit et/ou la lumière pourraient agir comme des barrières limitant le mouvement des populations lesquelles réduiraient le flux génétique. Cet effet sur la dispersion et la migration des individus pourrait, par la suite, accélérer des adaptations locales voire conduire à une diminution de la variabilité génétique à long terme. De plus, partant du principe que le milieu urbain n'est pas homogène (Warren *et al.* 2006) et qu'il fragmente les populations, il serait alors possible d'observer une réduction de la densité de populations chez certaines espèces par l'instauration d'un goulot d'étranglement dans

lequel la dérive génétique diminuerait la variance génétique. Enfin, ces nuisances urbaines pourraient aussi engendrer des mutations génétiques qui affecteraient aussi bien les tissus que les lignées germinales.

Partant du principe que ces deux sources de nuisances urbaines partagent de nombreuses caractéristiques importantes pour la communication animale (Francis & Barber 2013; Halfwerk & Slabbekoorn 2015), il serait aussi très intéressant de déterminer si ces facteurs agissent indépendamment l'un de l'autre, ou bien, *a contrario*, s'ils agissent en synergie, déterminer la part de chacune de ces nuisances dans les populations suivies. Une large majorité des études ne cherchent qu'à déterminer l'impact de la pollution anthropique à travers un prisme sensoriel unimodal (souvent par le simple biais d'analyse corrélacionnelle), par exemple, le bruit urbain qui interfère avec des signaux acoustiques. Cependant, les animaux ont développé plusieurs canaux sensoriels par lesquels ils communiquent et sur lesquels les nuisances peuvent agir en synergie. Par conséquent, il serait pertinent d'adopter en complément une approche multimodale (par analyse de covariance) afin d'obtenir une évaluation prenant en compte la situation la plus écologique qu'il soit concernant l'impact des activités humaines sur la performance et la perception des animaux (Halfwerk & Slabbekoorn 2015). D'autres facteurs comme la température de l'air (Deviche & Davies 2014), la présence de composés chimiques toxiques (Kociolek *et al.* 2011) fortement liés au milieu urbain pourraient aussi faire l'objet de recherches plus soutenues à l'avenir.

Plus généralement, de plus amples travaux restent indispensables, notamment sur un plus grand nombre d'espèces, afin de fournir une meilleure image de la distribution taxonomique des adaptations à l'environnement urbain et mieux cerner l'ampleur des coûts et bénéfices engagés dans ces adaptations. Cela nécessitera l'intégration d'une évaluation à court terme de la flexibilité comportementale et de la plasticité développementale avec une

évaluation à long terme des conséquences associées pour le succès reproducteur. Il sera aussi important de cerner les effets individuels de chaque facteur environnemental sans négliger la part multimodale de l'environnement urbain. Puisque ces nuisances urbaines semblent être des pressions de sélection particulièrement efficaces, l'ensemble de ces travaux revêt donc une importance capitale pour la compréhension de notre espace, la conservation des espèces et la gestion de la biodiversité en ville. Même si l'évolution se produit à une échelle qui paraît en contradiction avec l'immédiateté de la conservation des espèces, ces nuisances peuvent, parfois, conduire à des changements évolutifs rapides et brutaux. Ainsi, la compréhension de ces facteurs (e.g. le bruit et l'éclairage nocturne) et de leurs mécanismes à l'œuvre dans la sélection est une priorité dans un monde en croissante urbanisation.

Partie II

Rôle de l'âge dans la production des chants en compétition intrasexuelle chez le rougequeue noir

Cette partie est constituée de deux articles.

Article III : Paramètres liés à l'âge dans le chant de rougequeue noir

Article IV : L'âge comme critère d'ajustement des réponses territoriales chez les mâles de rougequeue noir

Introduction – partie II

1. Le développement et l'apprentissage du chant

Chez les oscines, la production du chant demande un apprentissage précoce. En effet, après avoir élevé des juvéniles en situation d'isolement acoustique, des études ont pu montrer que ces individus étaient capables de produire des chants mais que ces chants avaient une structure et des intonations de notes différentes de leurs congénères élevés en présence de tuteurs malgré des similitudes dans la longueur, l'empan fréquentiel et le rythme syllabique (Marler & Slabbekoorn 2004). Ces résultats mettent ainsi bien en valeur la différence entre des prédispositions et un apprentissage précoce.

L'apprentissage se divise en deux phases distinctes : une phase sensible de mémorisation suivie d'une phase sensori-motrice (Pytte & Suthers 2000).

Lors de la première phase, la mémorisation, les jeunes écoutent puis mémorisent la composition et la structure des chants des congénères situés à proximité. Ensuite commence la deuxième phase, sensori-motrice, lorsque les jeunes vont produire leurs premières vocalisations (« subsongs »), semblables à des sons désordonnés (Brenowitz, Margoliash & Nordeen 1997). Puis, ces premières imitations et l'apprentissage des spécificités vocales de leur espèce amènent les jeunes à produire des chants « plastiques ». Soumis à des poussées d'hormones stéroïdiennes, les jeunes vont poursuivre cette seconde phase par la production de chants soit de plus en plus complexes en augmentant leur taille de répertoire, soit par une restriction du répertoire de chant. Enfin, la phase sensori-motrice se termine par la cristallisation du chant c'est-à-dire le moment auquel le jeune stoppe son apprentissage de chant. Le chant sera alors, à la fin de cette phase sensori-motrice, très proche de celui qu'il produira une fois adulte et intégrera les caractéristiques vocales propres à son espèce. Il est à noter que la durée de ces phases et les étapes d'acquisition diffèrent d'une espèce à l'autre.

Cependant, le chant sera le plus souvent définitivement appris avant la fin de la première année (Hultsch & Todt 2004a; b).

Les facteurs sociaux jouent un rôle fondamental sur le développement et l'apprentissage du chant. Malgré ce modèle d'apprentissage de chant chez les juvéniles basé sur l'existence au préalable de prédispositions, il demeure encore de nombreuses questions concernant l'apprentissage à l'âge adulte. Nous savons par exemple que certaines espèces, comme le diamant mandarin, développent leur chant lors de la phase sensible et le conservent presque à l'identique tout au long de leur vie, ce qui font d'eux des espèces appartenant aux « close-ended learners » (c-à-d. à un apprentissage limité dans le temps) tandis que d'autres espèces, comme le canari domestique conservent la possibilité de revenir sur la cristallisation de leurs chants en intégrant de nouveaux éléments à leur chant au début de chaque saison de reproduction faisant d'eux des « open-ended learners » (c-à-d. un apprentissage possible tout au long de leur vie) (Catchpole & Slater 2008).

2. L'effet de l'âge sur la production des chants

De multiples paramètres tels que la complexité des chants (Soma & Garamszegi 2011), la taille de répertoire (Searcy & Marler 1984), l'utilisation de syllabes spécifiques (Vallet, Beme & Kreutzer 1998), la performance vocale mesurée en tant que déviation vocale, à savoir la capacité à produire des trilles sur une large bande de fréquences à un rythme rapide (Ballentine, Hyman & Nowicki 2004) ou la consistance des trilles, soit la capacité à reproduire la même similarité spectrale de trilles consécutives dans un même chant (Byers 2007), la période d'activité vocale, par exemple le fait de chanter plus tôt à l'aube (Poesel *et*

al. 2006), ou bien encore des paramètres combinés (Suter *et al.* 2009) peuvent indiquer la qualité des mâles.

À cela d'autres études ont indiqué que les caractéristiques des chants n'étaient pas seulement en relation avec le succès reproducteur (Nemeth *et al.* 2012) mais qu'elles variaient aussi avec l'âge des mâles (Garamszegi *et al.* 2005; Kipper & Kiefer 2010). En effet dans une méta-analyse, il a été reporté que les mâles plus âgés ont de plus grands répertoires de chants que les mâles plus jeunes (Garamszegi *et al.* 2007). Par exemple, chez le rossignol philomèle, les mâles âgés d'un an ont des répertoires de chant plus petits et partagent moins de types de chants avec leurs voisins que les mâles plus âgés (Kiefer *et al.* 2006). De plus, comme chez le vacher à tête brune (*Molothrus ater*), les jeunes mâles d'un an augmentent leur taille de répertoire entre leur première et leur deuxième année tout en partageant plus de types de chants avec leurs voisins (O'Loughlen & Rothstein 1995; Kiefer *et al.* 2009; Kipper & Kiefer 2010). Chez la paruline flamboyante (*Setophaga ruticilla*) et le troglodyte barré (*Thryophilus pleurostictus*), la taille de répertoire ne varie plus mais les mâles montrent une plus grande versatilité de leur répertoire (ajout et suppression de types de chants) entre leur première et leur deuxième année (Lemon, Perreault & Weary 1994; Vehrencamp *et al.* 2007). Le pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*) montre de son côté la même croissance de taille de répertoire avec, en plus, un rythme syllabique plus élevé (Gil, Cobb & Slater 2001). Chez les mâles d'hirondelle rustique, les jeunes d'un an produisent des chants plus courts que les mâles plus âgés (Galeotti *et al.* 2001; Garamszegi *et al.* 2005).

Sur d'autres paramètres vocaux comme ceux indiquant la performance vocale des mâles, une étude a montré que chez le bruant des marais (*Melospiza georgiana*), les mâles plus âgés s'approchent davantage de leurs limites vocales (c.-à-d. une plus faible déviation vocale soit une meilleure capacité à produire des trilles sur de larges bandes de fréquences à

un rythme rapide) en produisant des chants avec un meilleur compromis rythme des trilles/largeur des bandes de fréquences (Ballentine 2009). Chez le moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*), le troglodyte barré et la mésange charbonnière, les mâles plus âgés produisent des trilles plus stéréotypés que les mâles plus jeunes ce qui indique une meilleure performance dans la consistance des trilles (de Kort *et al.* 2009b; Botero *et al.* 2009; Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens 2010). Enfin chez le troglodyte barré, les mâles plus âgés montrent globalement une meilleure performance vocale que les plus jeunes en ayant une plus faible déviation vocale et une meilleure consistance des trilles (Vehrencamp *et al.* 2013). Même si les mâles tendent à reproduire avec plus de consistance les notes de trilles, ce pattern n'est pas toujours uniforme pour tous les types de chants des mâles. Certains individus montrent par exemple une plus faible consistance pour certains types de chants mesurés sur plusieurs années. Cela suggère que l'augmentation de la consistance n'est pas seulement le produit d'une longévité plus importante en raison d'une meilleure qualité génétique mais plutôt la conséquence de la pratique du chant et donc de l'expérience accumulée (de Kort *et al.* 2009b). Tandis que ces travaux portaient sur l'étude des paramètres vocaux des émetteurs, d'autres recherches ont testé la perception de ces différences acoustiques liées à l'âge par la méthode de la repasse.

Dans un contexte de défense territoriale, les expériences de repasse montrent que les mâles sont capables de discriminer les chants diffusés sur la seule base des performances vocales, à savoir la déviation vocale (Illes, Hall & Vehrencamp 2006) et la consistance des trilles (de Kort *et al.* 2009b; Botero *et al.* 2009).

Lorsque les expériences de repasse tiennent compte à la fois de l'âge de l'émetteur et du receveur comme cela a été fait chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) et le rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*), on peut observer que la diffusion d'un

répertoire issu d'un jeune mâle provoque des réponses plus fortes chez les jeunes, alors que la diffusion d'un répertoire issu d'un mâle plus âgé occasionne plus de réponses chez les mâles âgés (Cucco & Malacarne 1999; Poesel & Nelson 2012). Ces patterns de réponses suggèrent donc que les jeunes peuvent signaler leur âge à travers leur chant dans un contexte de compétition intrasexuelle. Ces résultats permettent aussi de mettre en évidence le fait que les mâles exploitent ce type d'information et qu'ils sont capables d'adapter leurs comportements en fonction de l'âge du compétiteur. Par conséquent, le chant peut transmettre des informations relatives à l'âge.

3. La maturation retardée du chant

Comme nous avons pu le voir précédemment, la production et le développement du chant chez les oiseaux chanteurs sont des sujets étudiés depuis longtemps, ce qui en font des sujets bien répertoriés à ce jour (Catchpole & Slater 2008). Comme nous avons pu le voir, l'apprentissage du chant suit deux phases : une phase de mémorisation et une phase sensori-motrice (cf. §1.1. Développement et apprentissage du chant).

Il est généralement admis que suivant les espèces, les individus cristallisent leur chant soit quelques mois après l'envol du nid (par exemple environ 90 jours chez le diamant mandarin), soit jusqu'à la fin de leur première année ou bien encore sont capables de cristalliser un nouveau chant à chaque saison de reproduction (Brainard & Doupe 2002). Dans cette classification, peu d'études avaient pu mettre en évidence des différences dans les chants entre les mâles âgés d'un an et ceux plus âgés alors que des différences claires peuvent apparaître dans les traits d'histoires de vie (Cucco & Malacarne 2000). C'est alors, qu'à l'instar de la maturation retardée du plumage (cf. ci-dessous), Cucco et Malacarne (2000) ont

tenté de savoir si ce même phénomène de maturation retardée s'appliquait au chant, à savoir quelles espèces présentaient un chant distinct au cours de leur première reproduction en vue d'établir un lien de corrélation entre la maturation retardée du plumage et ce retard dans l'apprentissage du chant, appelé maturation retardée du chant.

Malgré les études disponibles sur le développement et l'apprentissage du chant, l'hétérogénéité des données ainsi que les variations entre les espèces a contraint les auteurs à clarifier leur définition d'une maturation retardée du chant (Fig. 6). Cinq modalités ont alors été créées afin de prendre en compte tous les mécanismes dans l'apprentissage des chants, d'une cristallisation « définitive » à de multiples apprentissages tout au long de la vie. Il est à noter que dans cette classification il est très important de considérer les grandes et les petites différences des paramètres de chant entre les années. La première modalité (a) représente le modèle classique de cristallisation du chant dans lequel l'espèce cristallise définitivement son chant avant sa première reproduction. La deuxième et la cinquième modalité (b et e) représentent les espèces chez lesquelles le chant change d'une année sur l'autre. Toutefois, le deuxième modèle (b) ne prend en compte que des changements légers et inconsistants dans les paramètres de chants (comme ajouter autant d'éléments dans son répertoire qu'il en est supprimé) qui ne peuvent servir à l'évaluation de l'âge d'un individu. Le cinquième modèle quant à lui concerne les espèces chez lesquelles on observe de très larges changements dans les paramètres de chants entre les années permettant une évaluation de l'âge des individus. Enfin, les modèles trois et quatre (c et d) représentent le phénomène de maturation retardée du chant car le chant des individus de première année est significativement différent des individus plus âgés. Ces modèles se caractérisent aussi par le fait que le chant se cristallisera définitivement après la première saison de reproduction, même si dans le cas de la modalité (d) le chant pourra inclure quelques modifications à la marge qui, cependant, ne pourront pas servir à l'évaluation de l'âge des individus.

Modèle	Catégorie de chants reconnaissables			
	A	B	C	...
(a) éclosion →	1, 2, 3, ...			
(b) éclosion →	1 → 2 → 3 → ...			
(c) éclosion →	1	→ 2, 3, ...		
(d) éclosion →	1	→ 2 → 3 → ...		
(e) éclosion →	1	→ 2	→ 3	→ ...

Les différences entre les années incluent des ajouts, des suppressions et des modifications dans des paramètres de chant.

Les nombres 1, 2, 3, ... signalent l'âge des oiseaux en année.

La virgule (e.g. 1, 2) signifie qu'aucune différence significative n'apparaît entre les années.

La flèche courte (e.g. →) avertit de petites différences significatives entre les années reconnaissables seulement sur les paramètres de chant d'un même individu.

La longue flèche (e.g. →) indique des différences marquées reconnaissables en comparant des paramètres de chants de deux individus d'âge différent sélectionnés au hasard.

Figure 6. Représentation des cinq modèles de cristallisation et de modifications des chants d'oiseaux chanteurs (d'après Cucco & Malacarne 2000).

Néanmoins chez de nombreux oiseaux chanteurs, le signalement de l'âge ne se fait pas exclusivement avec les vocalisations. En effet, certaines espèces peuvent aussi se servir de signaux visuels comme le plumage pour indiquer leur âge (Cucco & Malacarne 2000). On parlera alors, chez ces espèces d'oiseaux chanteurs, d'un signalement de l'âge basé sur de multiples traits sexuels. Ainsi chez certaines espèces, les individus arboreront des plumages aux colorations particulières en fonction de leur âge, lesquels pourraient avoir des fonctions en termes de signalement de l'âge pour la survie et la reproduction.

4. La maturation retardée du plumage

4.1. Généralités

Chez plusieurs espèces de passereaux, les mâles exhibent une coloration de plumage spécifique à leur âge. Ce phénomène de coloration de plumage est appelé maturation retardée du plumage (DPM en anglais). La maturation retardée du plumage est définie comme « l'acquisition retardée d'un pattern et d'une coloration de plumage définitifs à la suite d'une éventuelle première saison de reproduction » (Hawkins, Hill & Mercadante 2012). Les mâles conservent alors un plumage de type juvénile, très souvent similaire à celui des femelles, tout au long de leur première année. Et c'est en général au cours de leur deuxième année que ces jeunes mâles muent pour la première fois vers un plumage définitif souvent de couleurs vives. Cette définition fait alors entrer en ligne de compte un aspect de cette maturation qui est le développement sexuel des individus.

Chez les passériformes, les individus qui présentent un délai de maturation du plumage, en l'occurrence les mâles, ont un développement gonadique suffisant pour se reproduire malgré ce plumage de type juvénile (Selander 1965; Hill 1994; Graves 2004). Cependant, il a été constaté que les mâles à plumage juvénile avaient des testicules de taille inférieure à ceux de mâles présentant un plumage adulte (Selander 1965; Hill 1994; Graves 2004). Le développement sexuel et la maturation retardée du plumage feraient alors partie d'une stratégie reproductive.

De nombreuses explications ont ainsi été proposées afin de comprendre ce phénomène de maturation retardée du plumage (Cucco & Malacarne 2000; Hawkins, Hill & Mercadante 2012). Ces différentes explications peuvent se classer en deux hypothèses générales : l'hypothèse de la mue contrainte décrit comme un épiphénomène non adaptatif et l'hypothèse

d'une stratégie adaptative liée à l'histoire de vie associée à une stratégie d'investissement reproducteur retardé (Fig. 7).

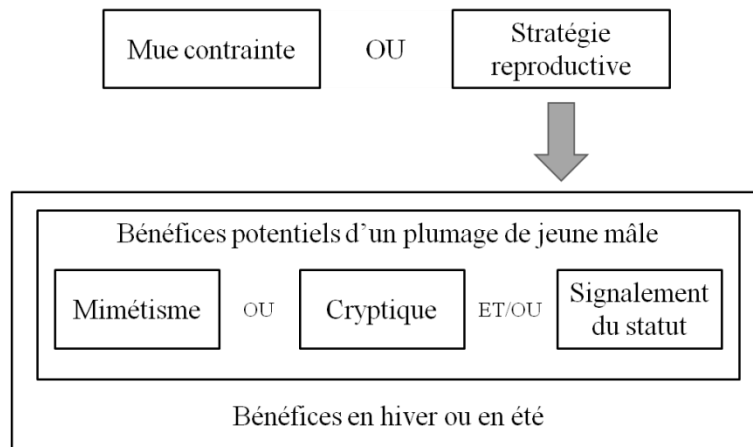


Figure 7. Représentation schématique des hypothèses proposées concernant le fonctionnement de la maturation retardée du plumage (d'après Hawkins, Hill & Mercadante 2012).

Toutes ces hypothèses sont soit des hypothèses de développement contraint soit d'investissement reproducteur retardé. Sous l'hypothèse d'un investissement retardé dans la reproduction, trois bénéfices potentiels pour l'expression de plumage non adulte sont suggérés afin d'aider les jeunes individus à leur survie et leur fitness (Fig. 7) : (i) le mimétisme, (ii) l'aspect cryptique et (iii) le signalement du statut. Nous aborderons ci-dessous, ces deux hypothèses principales ainsi que les trois bénéfices suggérés.

4.2. L'hypothèse de la mue contrainte

L'hypothèse de la mue contrainte (Fig.7) considère que la maturation retardée du plumage n'est qu'une période transitoire, mais toutefois nécessaire, de développement parmi une série d'étapes morphologiques immatures (Rohwer & Butcher 1988; Hawkins, Hill & Mercadante 2012). La possibilité de contraintes sur la mue tient au fait que, chez certaines espèces, des oiseaux âgés d'un an ont un plumage de type post-juvénile au cours de l'hiver qu'ils conservent au cours de l'été, alors qu'ils ont quand même subi une mue partielle prénuptiale (Rohwer & Butcher 1988). Cette séquence ne s'explique que si les mâles d'un an sont contraints de subir la même mue que les mâles plus âgés. Ces contraintes pourraient soit limiter l'acquisition de ressources suffisantes pour subvenir à la production de plumes soit être de type phylogénétiques qui empêcheraient une mue prénuptiale des oiseaux dans leur première année (Rohwer & Butcher 1988; Hawkins, Hill & Mercadante 2012).

4.3. L'hypothèse d'une stratégie reproductive

Une stratégie reproductive (Fig. 7) est employée lorsque les mâles d'un an ne se reproduisent pas, ou seulement si l'occasion se présente, alors qu'ils ont potentiellement des gonades fonctionnelles au moment de leur première saison de reproduction (Rohwer, Fretwell & Niles 1980; Studd & Robertson 1985a). Dans ce cadre, le développement sexuel et la maturation retardée du plumage sont alors deux stratégies complémentaires d'investissement reproducteur retardé ayant des coûts et bénéfices qui diffèrent. En effet, chez la paruline flamboyante ou l'huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), un investissement limité dans la reproduction peut quelques fois conduire à la production de progéniture tout en fournissant

une expérience reproductive utile pour les saisons de reproduction suivantes (Ficken & Ficken 1967; Bruinzeel & Pol 2004).

Un premier mécanisme serait que cette maturation retardée permettrait d'influer sur la durée de vie grâce à une limitation des risques de compétition. En effet, il a été observé que les espèces ayant une maturation retardée du plumage ont aussi une durée de vie plus longue que celles n'en présentant pas (Montgomerie & Lyon 1986; Cucco & Malacarne 2000). En lien avec cette longévité, chez des espèces comme le jardinier satiné (*Ptilonorhynchus violaceus*) et le manakin fastueux (*Chiroxiphia linearis*), qui basent leurs relations sociales sur des rapports hiérarchiques complexes, le temps pour atteindre les plus hauts rangs hiérarchiques va conduire les individus de ces espèces à avoir plusieurs mues intermédiaires avant d'acquérir un plumage de type adulte (Collis & Borgia 1993; Doucet *et al.* 2007).

De plus, si la limitation des risques de compétition permet un accroissement de la durée de vie moyenne des individus d'une espèce, cela va permettre d'agir sur les bénéfices potentiels de l'investissement. Toutefois, la compétition pour des ressources limitées (disponibilités des partenaires sexuels et des territoires de reproduction) va quand même influencer sur les coûts et les bénéfices d'une éventuelle première reproduction (Studd & Robertson 1985a). Par exemple, avoir un site de reproduction de haute qualité permettra aux individus d'augmenter leur succès reproducteur futur. Cependant, il est très souvent observé que les individus avec un plumage de type juvénile s'installent sur des territoires de moins bonne qualité en périphérie de territoires de mâles adultes. Ces jeunes mâles au cours de leur potentielle première saison de reproduction chercheraient ainsi à collecter des informations locales sur un territoire. Il a été montré que des individus devenus familiers avec un site s'installeront plus aisément sur ce même site laissant penser que la collecte d'informations locales permettrait une meilleure acquisition du territoire (Bruinzeel & Pol 2004). Ceci aurait

même des conséquences ensuite sur l'accès aux partenaires sexuels, puisque la défaite de jeunes mâles ou l'acquisition de territoires de moins bonne qualité pourraient être responsables d'un investissement reproducteur réduit (Hawkins, Hill & Mercadante 2012).

Enfin, en lien avec la longévité des espèces, le délai de maturation du plumage pourrait être une stratégie favorisant la survie et donc le succès reproducteur car les individus au plumage juvénile subiraient moins d'agressions de la part des mâles adultes (Lyon & Montgomerie 1986). Ceci permettrait un meilleur accès aux ressources et un plus long temps d'apprentissage des parades, des techniques de fourragement et des compétences de reproduction (Hawkins, Hill & Mercadante 2012).

Si on considère la maturation retardée du plumage comme une stratégie reproductive alors trois sous hypothèses sont avancées pour expliquer les bénéfices supposés que cette maturation octroie : l'hypothèse de mimétisme, l'hypothèse cryptique et l'hypothèse de signalement du statut.

4.3.1. L'hypothèse du mimétisme

Deux points de vue sont avancés à partir de cette hypothèse. Un premier développé par Rohwer *et al.* part du principe que le plumage des jeunes cherche à mimer le plumage adulte de type femelle (Rohwer, Fretwell & Niles 1980). Ce signal serait un indice trompeur du sexe de l'individu (Fig. 7). Ce plumage permettrait à ces jeunes mâles d'exploiter la tendance des mâles adultes à ne pas attaquer les femelles surtout lors des périodes de reproduction. En période de reproduction, cette stratégie favoriserait la survie des jeunes, un meilleur accès à diverses ressources normalement réservées aux femelles (nourritures, territoires, sites de nidification, etc.) et une plus grande proximité avec des femelles pour des copulations extra-

paire (Brown 1984). Par exemple, chez le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), les adultes ne semblent pas différencier un plumage de jeune mâle d'un plumage de type femelle ce qui peut expliquer de bonnes potentialités de reproduction chez les jeunes (Hakkarainen *et al.* 1993).

Un deuxième point de vue serait que les mâles gardent un plumage juvénile ce qui permettrait de subir encore moins d'agressions que s'ils étaient des femelles (Foster 1987). Cependant, jusqu'à présent aucun exemple n'a pu être décrit.

4.3.2. L'hypothèse cryptique

Cette hypothèse (Fig. 7) défend l'idée que le plumage terne de première année permettrait à ces jeunes mâles de retirer un bénéfice à être moins visible vis-à-vis des prédateurs et des autres congénères (Selander 1965, 1972). En diminuant les risques de mortalité par prédation, par interactions agonistiques et par inexpérience, ces jeunes individus amélioreraient leur reproduction. Là encore, peu d'études soutiennent cette hypothèse car il est très difficile de tester un tel paramètre morphologique. Cependant lors de la migration printanière, l'épervier d'Europe (*Accipiter nisus*) est le prédateur du pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et du gobemouche noir. Il a été montré que l'épervier attaque davantage les femelles de gobemouche noir au plumage cryptique que les mâles au plumage plus apparent. Alors que pour les pinsons des arbres, l'épervier attaque plus fréquemment les mâles au plumage adulte plus coloré (Götmark 1993). Cette étude montre bien qu'il n'existe pas de lien évident entre la coloration du plumage et le risque lié à la prédation.

4.3.3. L'hypothèse d'un signalement du statut

Cette hypothèse (Fig. 7) prévoit que les jeunes mâles subissent moins d'agressions des mâles adultes durant la saison de reproduction parce que leur plumage serait un signal honnête d'un statut inférieur (Lyon & Montgomerie 1986). Ils signaleraient leur sexe, leur âge et leur inexpérience reproductive. Ces individus seraient donc considérés comme moins menaçants et subiraient, par conséquent, moins d'agressions (Lyon & Montgomerie 1986; Dale 2006). En diminuant le risque associé aux agressions durant leur 1^{ère} année, ils peuvent se reproduire si l'occasion se présente et aussi augmenter leurs chances de survie pour avoir une deuxième saison de reproduction ce qui augmentera le succès reproducteur à long terme (Lyon & Montgomerie 1986).

Un pré-requis de cette hypothèse est que les femelles émettent des préférences sexuelles pour des mâles ayant un plumage de type adulte plutôt que sur la base de leur territoire. Si le choix des femelles se faisait sur la qualité des territoires alors les mâles chercheraient à écarter tous les autres mâles qu'ils soient sur ou à proximité de leur territoire (Lyon & Montgomerie 1986; Rohwer & Butcher 1988). Cette hypothèse fonctionne dans un contexte de compétition pour les ressources et de choix de partenaire (Senar 2006). À partir de la théorie du signal honnête, le délai de maturation du plumage peut être vu comme un signal faisant partie d'une stratégie plus vaste d'un investissement reproducteur réduit.

De nombreuses études menées sur des espèces différentes vont dans ce sens (Cucco & Malacarne 1999; Hawkins, Hill & Mercadante 2012). Cependant, le contraire a été aussi observé avec des adultes qui ne réduisaient pas leurs agressions faces aux jeunes comme chez le rougequeue noir (Cuadrado 1995; Landmann & Kollinsky 1995b; Schwarzová 2009).

Comme nous avons pu le voir jusqu'à présent, chez les oiseaux chanteurs, l'âge peut très bien être signalé par un trait vocal (le chant) et un trait visuel (le plumage). Il existe donc

un signalement multi-sensoriel de l'âge par lequel un mâle émetteur peut indiquer sa qualité génétique, sa condition physique et ses expériences à un receveur que ce soit lors d'interactions intersexuelles qu'en situation de compétition intrasexuelle.

5. Objectifs de la partie II

Cette seconde partie, constituée de deux articles, a pour objectif de déterminer, chez une espèce à maturation retardée du plumage, si le chant peut être lui aussi un trait utile au signalement de l'âge notamment en situation de compétition intrasexuelle.

L'article III est dédié à l'étude du chant de mâles de rougequeue noir afin de déterminer l'existence de variations liées à l'âge. L'article IV cherche à déterminer dans un contexte de défense territoriale, si les mâles de rougequeue noir sont capables d'évaluer l'âge d'un compétiteur à partir de leur chant.

5.1. Présentation du modèle d'étude

5.1.1. Taxonomie, aire de répartition, habitat et régime alimentaire

Le rougequeue noir appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des Muscicapidés. C'est une espèce chez laquelle les individus sont très majoritairement migrateurs et dont l'espace de vie s'étend sur tout le pourtour du bassin méditerranéen et le continent européen, à savoir des rives de la Scandinavie jusqu'aux pays du Maghreb puis du Maroc jusqu'aux montagnes du Caucase. Son habitat originel se situe en montagne, sur des pentes à blocs rocheux, falaises et pierrailles. Mais à plus basses altitudes, dans les villes et les villages, le rougequeue noir a su s'adapter aux constructions humaines dont les bâtiments

fournissent une très grande diversité d'endroits où nicher. Pour ces raisons, le rougequeue noir est aujourd'hui une espèce très commune en milieu anthropisé. C'est une espèce insectivore consommant aussi vers de terre, baies et autres petits fruits (Erard 1994).

5.1.2. Morphologie et identification

En France et en Europe centrale, la sous-espèce de rougequeue noir la plus commune est la forme *gibraltariensis*. C'est un petit passereau qui mesure entre 13 et 14.5 cm de long (du bec à l'extrémité de la queue) sur une envergure de 25 cm avec un poids variant entre 15 et 20 g. Chez cette espèce, tous les individus quelque soit le sexe ont des plumes sous-caudales et les rectrices rousses. Cependant, il existe chez le rougequeue noir un dichromatisme sexuel marqué puisque les femelles présentent un plumage brun alors que les mâles exhibent un plumage noir grisâtre avec une nette tâche alaire blanche. Une autre particularité liée à la coloration du plumage chez le rougequeue noir tient au fait que les mâles adultes de première année ne portent pas de tâche alaire et ont une coloration de plumage gris brunâtre, similaire aux femelles. Cette différence de coloration de plumage entre les mâles adultes de première année et ceux plus âgés tient à une maturation retardée du plumage.

5.1.3. Maturation retardée du plumage

Chez le rougequeue noir, les mâles adultes peuvent exhiber deux types de coloration de plumage en fonction de leur âge (cf. ci-dessus). Cette différence provient d'une mue intervenant à la fin de la première saison de reproduction avant le départ en migration pour les quartiers d'hivernage fin septembre-début octobre (Fig. 8). Les mâles adultes dans leur

première année passent alors d'un plumage gris brunâtre à un plumage de coloration définitive, noir grisâtre accompagnée d'une tâche alaire blanche.

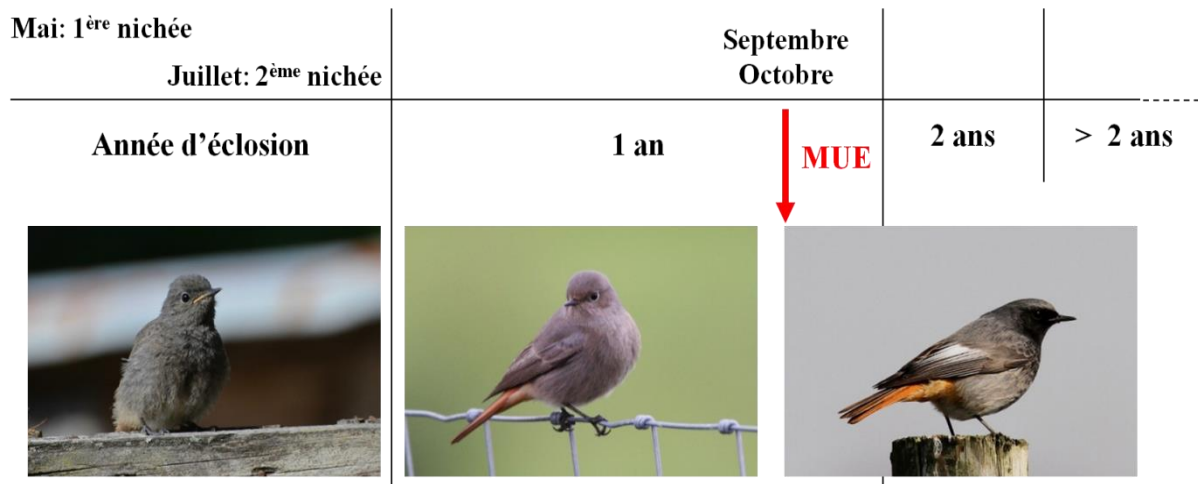


Figure 8. Illustration de la maturation retardée du plumage chez les mâles de rougequeue noir.

5.1.4. Comportements

5.1.4.1. Cycle migratoire

L'aire de répartition du rougequeue noir fait que même si certains individus sont sédentaires, la plupart migrent selon une orientation Nord-Sud. Ce comportement migratoire est observé selon une direction Nord-Sud au mois d'octobre lorsque les oiseaux rejoignent leurs quartiers d'hivernage sur tout le pourtour méditerranéen, puis au début du printemps (courant mars), les oiseaux entament un retour migratoire dans les zones de nidification plus au nord (Cramp 1988; Erard 1994). Au printemps, les mâles arrivent quelques jours avant les femelles dans les zones de nidification. De plus, il a été observé que l'âge des mâles pouvait aussi influencer sur les périodes d'arrivée des mâles adultes sur les sites de nidification puisque

dans certaines populations, les mâles noirs arrivent quelques jours avant les mâles gris de première année pour établir un territoire (Wegglar 2001; Musseau 2007).

5.1.4.2. Cycle et comportements reproducteurs

Dès l'arrivée sur le site de nidification au début du printemps, les mâles vont chercher à établir un territoire pour leur reproduction. Ce territoire fera l'objet d'une défense vis-à-vis de rivaux potentiels par la production de chants à partir de postes situés en hauteur (poteaux électriques, lampadaires, toitures, etc.) puis, si nécessaire, des comportements d'attaque physique. Il existe une forte fidélité des oiseaux adultes des deux sexes à leurs territoires de reproduction (Draganoiu 2005; Musseau 2007).

Le rougequeue noir est une espèce essentiellement monogame avec, cependant, l'existence de cas de bigamie (Frost, Herringshaw & McKay 1982). La période pré-migratoire d'automne semble importante pour la stabilité des couples puisque les individus appariés à cette période se retrouvent pour la saison de reproduction l'année suivante (Wegglar 2000). Ainsi seuls les mâles noirs et les femelles expérimentées se retrouvent dans ce cas ce qui peut expliquer les observations de couples appariés en fonction de leur âge (Wegglar 2001) avec de jeunes femelles appariées le plus souvent avec de jeunes mâles. Un couple élève en général deux nichées par an et les pontes contiennent entre 4 et 6 œufs. Il est noté des différences de succès reproducteur entre jeunes adultes et ceux plus âgés puisque de jeunes mâles ou femelles produisent moins d'oisillons lors de leur première saison de reproduction ceci en raison d'un nombre plus faible de couvées au cours de la saison (Wegglar 2001). La femelle couve en moyenne pendant 14 jours jusqu'à éclosion et s'en suit une période de 17 jours en moyenne de nourrissage au nid par les parents (Géroutet 1984; Erard 1994) avant une

seconde phase de nourrissage de deux semaines supplémentaires après envol (Draganoiu 2005).

5.1.4.3. Chant

Chez le rougequeue noir seuls les mâles chantent. Un chant se compose d'une strophe de début et d'une strophe de fin, séparées par un silence suivi d'un son à large bande de fréquence, lequel est généralement décrit comme semblable à un bruit de papier froissé (appelé ici « harsh »). Chaque strophe a deux parties, le pré et le trille (c-à-d. la répétition d'une syllabe qui parfois peut être suivie par la répétition d'une syllabe différente). Ces syllabes correspondent soit à une note soit à un groupe de notes (Cramer 2013). Dans l'exemple présenté ci-dessous, le trille de début est composé de trois répétitions d'une syllabe composée de deux notes (Fig. 9a). Il peut arriver que les mâles produisent seulement une strophe de début ou une strophe de fin accompagnée du harsh, appelés « chants tronqués » (Fig. 9b et c).

5.2. Intérêt du modèle d'étude

Le rougequeue noir est une espèce d'oiseau chanteur chez laquelle il existe une maturation retardée du plumage permettant de discriminer l'âge des mâles reproducteurs sur une simple observation visuelle de la coloration du plumage, à savoir différencier les mâles d'un an de ceux ayant deux ans ou plus.

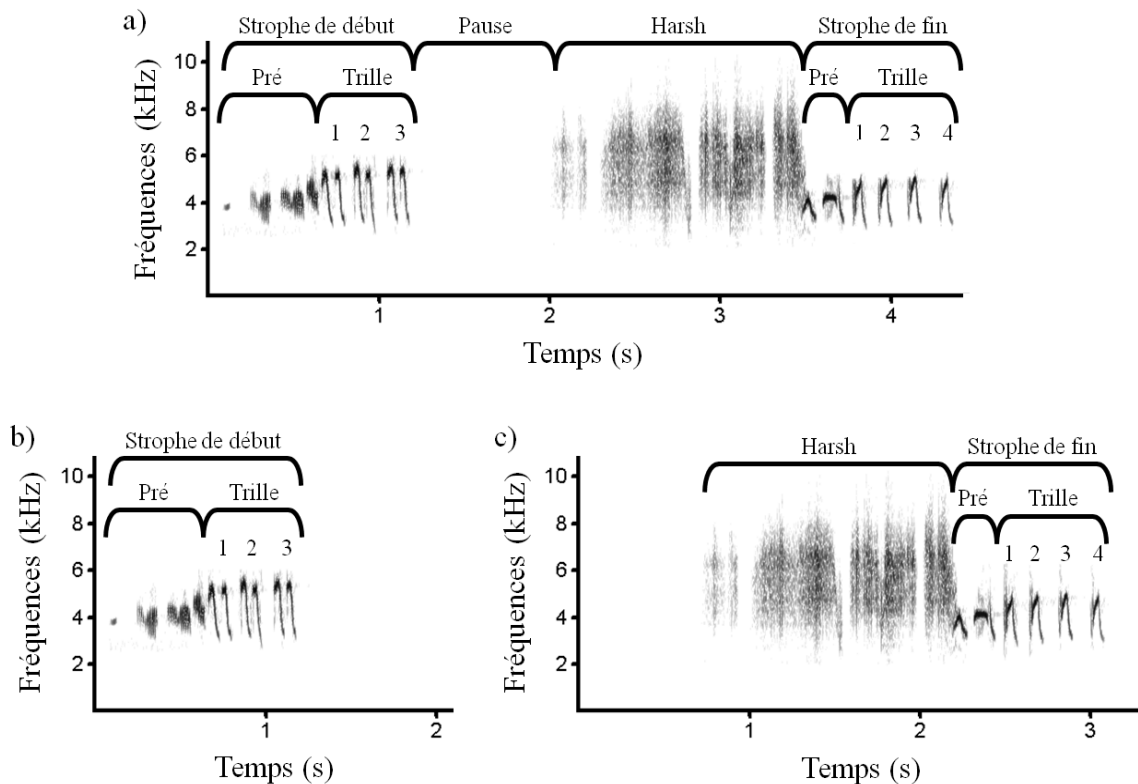


Figure 9. Représentation graphique d'un chant de rougequeue noir (sur Avisoft-SASLab Pro, Fenêtre : FlatTop ; FFT length : 256 ; Frame size 100% ; Overlap : 50% ; seuil de sensibilité 78).

a) Sonogramme décomposé d'un chant de rougequeue noir

b) Sonogramme d'un chant tronqué composé de la seule strophe de début

c) Sonogramme d'un chant tronqué correspondant à une strophe de fin accompagnée du harsh

De plus, les mâles âgés d'au moins deux ans retrouvent très souvent le même territoire d'une année sur l'autre (Draganoiu 2005; Musseau 2007) et conservent un répertoire de strophes et une signature individuelle stables entre deux saisons de reproduction (Draganoiu *et al.* 2014). Ces informations permettent donc de discriminer les mâles sans interférer directement avec les oiseaux au début de la saison reproductive par le biais de marquages individuels par bagues.

Le rougequeue noir est une espèce ayant une forte activité vocale à l'aube, lors du chorus matinal. Elle a pour particularité d'être une des premières espèces à chanter lors du chorus ce qui diminue le masquage des chants par les vocalisations des autres espèces.

Par ailleurs, les mâles de rougequeue noir établissent un territoire à leur arrivée sur le site de nidification. Ces mâles, une fois installés, montrent une défense territoriale lors d'intrusion d'autres mâles conspécifiques. L'intrusion d'un mâle sur un territoire pouvant se traduire par la production de chants par un rival, il est donc possible d'observer des réactions de défense territoriales en réponse à ses intrusions. La simulation d'intrusions par la diffusion de chants permettra donc de tester les capacités de discrimination des mâles sur la base de signaux acoustiques tels que des chants. Ceci nous indiquera si les chants de rougequeue noir peuvent être porteurs d'informations relatives à l'âge qui pourraient ensuite être exploitées dans le cadre de compétition intrasexuelle.

Enfin, la maturation retardée du plumage chez le rougequeue noir ne montre pas de valeur adaptative pour les jeunes mâles puisque celle-ci ne permet pas de réduire le nombre d'agressions subies par les mâles d'un an (Cuadrado 1995; Landmann & Kollinsky 1995b).

Pour toutes ces raisons, le rougequeue noir est un modèle approprié pour répondre à la problématique du signalement de l'âge sur la base de signaux acoustiques.

Article III

Paramètres liés à l'âge dans le chant de rougequeue noir

Article en préparation :

No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstarts

Résumé

Chez les oiseaux chanteurs, le chant et le plumage fournissent des informations à propos de diverses caractéristiques physiologiques et de traits d'histoire de vie. Ces deux traits sélectionnés reflètent à la fois la qualité et les expériences de vie des mâles et pourraient donc être liés à l'âge. De plus, les mâles les plus âgés montrent souvent un avantage compétitif par rapport aux plus jeunes. Par conséquent, les mâles peuvent donc signaler leur âge par leur plumage et/ou leurs chants. Suivant les espèces, ces traits ont souvent été considérés séparément avec soit une maturation retardée du plumage soit des paramètres de chants variant avec l'âge.

Puisque les chants et une maturation retardée du plumage peuvent être des stratégies adaptatives pour signaler l'âge d'un individu, nous avons recherché par une approche transversale si de multiples paramètres vocaux étaient reliés à l'âge chez une espèce présentant une maturation retardée du plumage, le rougequeue noir. Deux classes d'âge ont été identifiées en fonction du plumage : les mâles âgés d'un an (gris) et les mâles de deux ans et plus (noirs). J'ai mesuré l'activité de chant et la diversité des chants ainsi que la structure temporelle et fréquentielle des chants et des trilles, et deux mesures de la performance vocale (la déviance vocale et la consistance des chants).

Globalement, les résultats n'indiquent aucune différence significative en termes de performance vocale, de diversité des chants, d'activité et de structure des chants entre les mâles d'un an et ceux plus âgés. Après corrections pour des tests multiples, la structure des trilles ne varie pas entre les deux classes d'âge. Cependant, certains contrastes fiables indiquent que les mâles plus âgés tendent à produire plus de syllabes sur un rythme plus élevé lors de leur trille de début. Nos résultats montrent des variations peu claires entre les deux catégories d'âge, suggérant que les paramètres vocaux ne peuvent refléter à eux seuls l'âge

des mâles. Nous discutons ces mécanismes qui peuvent contraindre le développement et la valeur adaptative des chants au regard de l'hypothèse du signalement de l'âge.

No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstart

Guillaume Huet des Aunay, Wim Bonckaert, Louise Peckre, Thibaut Marin-Cudraz, Marine Cuminet, Miléna Mathez-Loïc, Laurent Nagle & Tudor I. Draganoiu

Laboratoire Éthologie Cognition Développement, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.

Abstract

In songbirds both the plumage and the vocalizations may carry information about many morphological features and life history traits. In males these two sexually selected traits reflecting male quality and life experience are age related and older males often show a competitive advantage over younger ones. Most often visual and vocal traits had been considered separately showing either delayed plumage maturation (DPM) in some species or age-dependent song features in others. As vocal features and DPM could be adaptive life-history strategies carrying status signalling, we investigated in a cross-sectional approach if multiple song features were related to age in a species exhibiting a DPM, the black redstart. Two age classes were identified in relation to their plumage coloration: 1Y old (grey) males and older (black) males. Many vocal parameters were analyzed in terms of song diversity, song activity, temporal and frequency song structure as well as vocal performance. In overall our results show no differences in the vocal performance, the song diversity, the activity and

the song structure between 1Y old males and older ones. After corrections for multiple testing, the trill structure did not differ between age classes. However some reliable contrasts may indicate that older males tend to produce more syllables with a higher song rate into beginning trills and longer length of the first syllable interval into ending trills. We discuss mechanisms that may constrain the development and the adaptive value of the songs regarding to the status signal hypothesis.

Keywords: Birdsong, age difference, black redstart, delayed maturation, *Phoenicurus ochruros*

Introduction

Honest signalling theory proposed that sexually selected traits honestly reflect male quality and may be used both in mate choice and assessing rivals fighting abilities (Zahavi 1975, 1977). In songbirds both plumage (Hill & McGraw 2006) and vocalizations (Catchpole & Slater 2008) are defined as sexually selected traits and carry information about sex (Hill & McGraw 2006), diet (McGraw 2005), immunocompetence (Møller *et al.* 2000; Saks, Ots & Hõrak 2003), body size (Hall, Kingma & Peters 2013; Linhart & Fuchs 2015) or dominance (Hoeschele *et al.* 2010; Tringali & Bowman 2012). We know that organisms change permanently during their lifetime, displaying age-related variations in various morphological and life history traits (Monaghan *et al.* 2008). These age-dependent phenotypic changes involve development or maturation (Monaghan *et al.* 2008). Accordingly, the expression of secondary sexually selected traits can be related to age (Trivers 1972) reflecting both higher survival and experience (Manning 1985; Andersson 1994). Thus older individuals often have a competitive advantage over younger ones in terms of reproductive success in relation with age-dependent performance (Kipper & Kiefer 2010).

In many passerine species older males show larger or more intense traits (Andersson 1994) and are clearly distinguishable from one-year-old males (1Y) by their different plumage. For example, older long-tailed manakins, *Chiroxiphia linearis*, have longer central rectrices and more intense plumage coloration (McDonald 1989). The plumage coloration is one of the most apparent age-related visual traits. For example, in house finches, *Carpodacus mexicanus frontalis*, yearling males have a drabber plumage than older males (Hill 1996). In other species, 1Y old males express immature or female-like phenotypes with a typically dull plumage and delay the acquisition of their definitive plumage only after their first potential breeding period. Species where colouration and/or plumage patterns consistently differ between 1Y old males and older members of the same sex in definitive plumage are known as species with a delayed maturation plumage or DPM (Hawkins, Hill & Mercadante 2012). A DPM was reported in cassin's finches, *Carpodacus cassinii*, painted bunting, *Passerina ciris*, black redstart, *Phoenicurus ochruros* as in several other species (Hawkins, Hill & Mercadante 2012). Several hypotheses were proposed in order to explain the evolution of DPM (Cucco & Malacarne 2000; Hawkins, Hill & Mercadante 2012). These hypotheses explain the evolution of DPM either by developmental constraints (Rohwer & Butcher 1988) or by an adaptive life-history strategy in which the young temporary plumage may be beneficial because it functions in mimicry (Rohwer, Fretwell & Niles 1980; Foster 1987), crypsis (Selander 1965, 1972; Procter-Gray & Holmes 1981), or honestly signalling a subordinate status (Lyon & Montgomerie 1986). In cases when young males develop functional gonads during their first breeding season, the DPM is considered as an adaptive strategy of reproductive investment leading sometimes to a direct reproductive success and/or breeding experience (Bruinzeel & Pol 2004) as well as a survival strategy, older males reducing aggressions towards younger ones (Lyon & Montgomerie 1986; Karubian 2008) during competition for available resources

as food (Beauchamp 2003), nest and mate (Orians 1961; Selander 1965; Ficken & Ficken 1967).

In songbirds, songs are other sexually selected traits signalling age that enable a rapid assessment by female receivers in mate choice and by male receivers in competition over resources. Age-related information can be encoded in many acoustic structures and may signal the male quality through performance-related traits with likely consequences in terms of mate choice, breeding success and social interactions (Gil & Gahr 2002). Some relevant differences in song performances between 1Y old and older males have already been described (Kipper & Kiefer 2010). In nightingales, *Luscinia megarhynchos*, 1Y old males have smaller repertoire size and share fewer song types with neighbors than older males (Kiefer *et al.* 2006) but increase their repertoire size and song sharing with neighbours between year 1 and 2 (Kiefer *et al.* 2009, 2010). Willow warblers, *Phylloscopus trochilus*, increase both the repertoire size and the song element rate with age (Gil, Cobb & Slater 2001) whereas in barn swallows, *Hirundo rustica*, 1Y old males sing shorter songs compared to older ones (Galeotti *et al.* 2001; Garamszegi *et al.* 2005).

The vocal deviation is a measure of vocal performance defined as the ability to perform trills with high syllable rates and broad frequency ranges (Podos, Lahti & Moseley 2009). In swamp sparrows, *Melospiza georgiana*, older birds produce songs with higher vocal deviation (Ballentine 2009) and females respond stronger to high-performance versions of the same song type (Ballentine, Hyman & Nowicki 2004). Another performance-based signal revealing age differences is the trill consistency, defined as the spectral similarity between consecutive trill syllables within songs (Sakata & Vehrencamp 2012). Recent studies have found that in banded wrens, *Thryophilus pleurostictus* and great tits, *Parus major* older birds produce more stereotyped trills than younger ones (de Kort *et al.* 2009; Rivera-Gutierrez,

Pinxten & Eens 2010) and that males that obtained extra-pair fertilizations tended to be older and had both lower vocal deviation and greater vocal consistency than the males they cuckolded (Byers 2007; Botero *et al.* 2009). Evidence for the importance of communicating age came during the last decade from playback studies showing different bird reactions in relation with the age of the emitter (de Kort *et al.* 2009; Cucco & Malacarne 1999; O'Loughlen & Rothstein 2003; Vehrencamp *et al.* 2007; Osiejuk, Łosak & Dale 2007; Ballentine 2009; Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens 2011; Poesel & Nelson 2012).

As both age-related differences in birdsong and DPM could be adaptive life-history strategies, we investigated in the black redstart, a small passerine exhibiting a DPM, if multiple song characteristics were correlated to plumage variations between 1Y old males and older males. In black redstarts, 1Y old males begin their first breeding season with a clearly distinguishable plumage coloration from older males. Males in their second breeding season or more display a dark grey to black plumage with white edges on flight feathers, while 1Y old males have female-like grey-brown plumage without any black feathers or white wing panels. We measured song rates, vocal repertoires, song temporal and frequency parameters as well as two measures of vocal performance, the vocal deviance and the trill consistency both in the songs of 1Y old males and older males during a three-year field study in an urban population in the city of Nanterre, France. According to the age signalling hypothesis (Lyon & Montgomerie 1986), 1Y old males, displaying age-dependent plumage, should also show vocal variations in some song features revealing an age-related vocal pattern (Cucco & Malacarne 1999, 2000).

Material and methods

Study population and song recording

We studied a migratory population of black redstarts in an urban environment (Nanterre, France, N 48° 53' 56", E 2° 11' 49") with various habitats such as residential or industrial areas. Birds arrive on their breeding grounds in March and leave back at the end of October. We used a cross-sectional approach as 1Y old ('grey') and older males ('black') were recorded during the first month of spring (27th of March – 25th of April) during three consecutive breeding seasons (2012-2014). A total of 52 males were recorded: 27 black males (9 in 2012, 10 in 2013 and 8 in 2014) and 25 grey males (9 in 2012, 9 in 2013 and 7 in 2014).

We recorded songs during the dawn chorus period (04:30-08:00) with a Telinga Pro4B microphone (frequency bandwidth: 40 Hz – 18 kHz) mounted on a parabola and connected to a Marantz PMD670 solid state recorder (frequency bandwidth: 20 Hz – 48 kHz \pm 1 dB). Our recordings were digitized with 16-bits accuracy at a sampling rate of 22050 Hz.

Acoustic analyses

Complete songs (Fig. 1) can be divided into two distinct strophes, further called the beginning strophe and the ending strophe. The main difference between the two is that the ending strophe is preceded by a large frequency bandwidth sound further called harsh. In some cases, males produce only the beginning strophe and more rarely only the ending strophe only (Draganoiu *et al.* 2014). These shorter songs are defined as truncated songs. Most strophes are used exclusively at the beginning or at the end of the song but a few strophes can be sung as well as beginnings or endings – called mobile strophes. All strophes

have a 'pre' part composed of one or more introductive syllables and the 'trill' part in which one or two syllable types are repeated (Fig. 1).

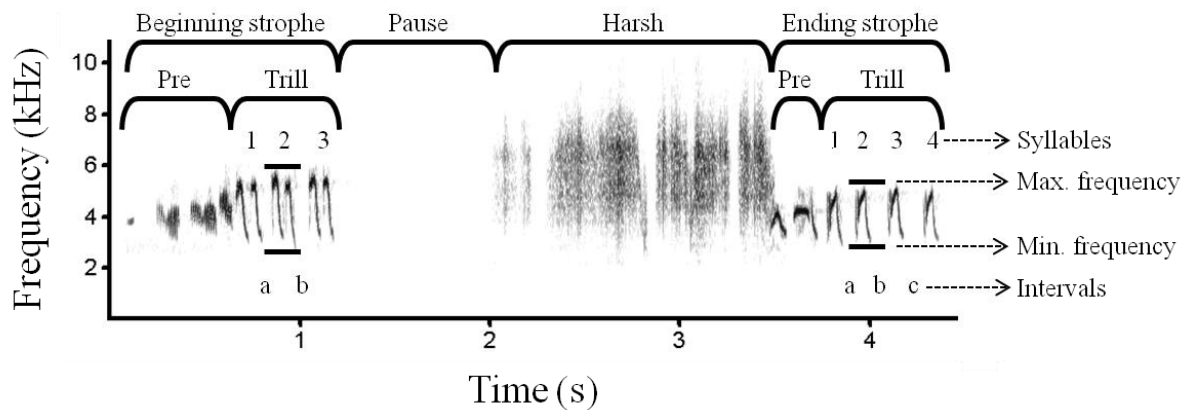


Figure 1. A song of a black redstart illustrating the acoustic song parameters analyzed in our study

(Spectrogram: Avisoft-SASLab Pro, sample rate 22 050 Hz, FFT=256 points, FlatTop-window, Overlap: 50%).

Measurements were realized with the Avisoft SASLab-Pro software version 5.2.07 (Raimund Specht, Berlin, Germany). The size of the vocal repertoire was measured (settings: sample rate 22 050 Hz, FFT length: 512 points, frame size: 100%, FlatTop-window, overlap: 93.75) both as the number of different strophes (strophe repertoire) and the number of combinations of those strophes (song type repertoire). Repertoire sizes were determined by analysing a mean of 92 ± 8 (data are given as mean \pm SE) songs/black male ($N = 27$, range 31-179) and a mean of 84 ± 9 songs/grey male ($N = 25$, range 30-166). We counted a total of 104 different song types in our sample (an average of 2.0 ± 0.2 song types per male, range 1-8). These 104 different song types were composed of 145 different strophes: 61 beginning strophes, 79 ending strophes and 5 mobile strophes. The song rhythm was measured as the

number of strophes per minute (complete songs counted as two strophes and truncated songs counted as one strophe) performed by males during five consecutive minutes into their spontaneous dawn chorus. The proportion of truncated songs was also calculated based on the recordings made during this period of five consecutive minutes of spontaneous dawn chorus.

We further selected complete songs with sufficient quality to measure the song structure. Nine of the 104 song types issued from seven males (three 1Y old and four older males) were removed from our analyses because of insufficient quality of the recordings. Total song durations as well as durations of strophes ('beginning' and 'ending'), strophe subparts ('pre' and 'trill'), harsh and pauses between strophes were measured for 95 song types ($N = 52$ males) with an average of 7.1 ± 0.3 distinct renditions per song type (range = 1-10).

Trill structure was analyzed for a total of 145 strophes ($N = 52$ males, 62 beginning and 83 ending strophes) with an average of 8.4 ± 0.2 different renditions per strophe (range = 1-10). We measured the mean syllable and inter-syllable durations, the syllable number and syllable rhythm as well as minimum frequency, maximum frequency and frequency bandwidth (Fig. 1). Syllables were defined as a sound or group of sounds that was separated from other sounds by more than 0.015 s of silence. All retrieved duration measurements were manually realized with Avisoft parameters maximizing the temporal resolution - 0.73 ms (FFT length: 256, frame size: 100%, FlatTop-window, overlap: 93.75). All frequency measurements were manually realized with Avisoft parameters maximizing the frequency resolution - 22 Hz (FFT length: 1024, frame size: 100%, FlatTop-window, overlap: 93.75).

The vocal deviation was calculated as described by Podos (Podos 1997, 2001). We calculated an upper-bound regression from the plot of frequency bandwidth as a function of syllable rate. Trills were binned by syllable rate in 0.5 Hz increments, and then a regression

was performed on the subset of data points representing the maximum frequency bandwidth within each trill rate bin (28 bins beginning at 5.5 Hz). This upper-bounded regression represents an estimate of the performance limit boundary for the trade-off between the rate and the magnitude of beak movement during trill production (Podos 1997). The 'vocal deviation' was calculated as the minimum orthogonal distance, from each point to the upper-bound regression line (Podos 2001). The vocal deviation measures the relative vocal performance, with lower values (point closer to the line) representing higher performance songs.

Trill consistency was measured for a total of 102 strophe types (with an average of 8.9 ± 0.2 renditions per strophe, range = 2-10) containing trills containing a syllable repeated at least three times: 51 beginning strophes issued from 22 grey males and 24 black males and 51 ending strophes issued from 20 grey males and 19 black males. Each syllable was manually cut with Avisoft software. Then we subjected syllables in a given strophe to spectral cross-correlation (SPCC). SPCC provides a measure of similarity between syllables by comparing the spectral information in a spectrogram display. SPCC coefficients were computed with Avisoft-CORRELATOR software version 3.1 (Raimund Specht, Berlin, Germany). An SPCC coefficient of 0 indicates no similarity while an SPCC coefficient of 1 implies that two syllables are identical (Clark, Marler & Beeman 1987). Each trill syllable was compared to each other within the same strophe resulting in a triangular cross-correlation matrix. The first measurement conserved was the mean of the correlation matrix, resulting in a consistency value for each strophe (average consistency). The second value was the SPCC coefficient representing trill similarity between the first and the last syllable in trill (first-last syllable consistency). This procedure was repeated for each strophe and averaged for each strophe type per individual.

Statistical analyses

The song diversity parameters such as the song type repertoire, the strophe repertoire and the repertoire of beginning, ending and mobile strophes were analysed with QuasiPoisson Generalized Linear Models (GLM) using a log link function. The analysis of the song rhythm was realized with a GLM based on a Gaussian distribution with an Identity link function for the strophe rate and a QuasiBinomial GLM using a logit link function for the proportion of truncated songs. We included explanatory variables such as the 'age class' (1Y old versus Older) and the 'sampling year' (2012 versus 2013 versus 2014) as well as the interaction effect between these two factors. However, because non significant, the sampling year factor and the interaction effect were removed with backwards elimination from subsequent GLMs.

Durations (whole songs, beginning strophes, ending strophes, pres, trills, harsh and pauses between strophes) were modeled with Gaussian Generalized Linear Mixed Models (GLMM) using a loglink function in which the 'age classes' (1Y old versus Older), the 'sampling year' (2012 versus 2013 versus 2014), and the interaction effect between these two factors were added as fixed factors. These two last factors being non significant in our first models, we decided to remove them in subsequent models.

The analyses of the trill structure (syllable and inter-syllable durations, syllable number, minimum and maximum frequencies and frequency bandwidth) and the vocal performance (syllable rate, vocal deviation, syllable consistency) relied on Gaussian error distribution and identity link function (i.e. LMMs). The syllable number for ending strophes did not passed the normality and was modeled with a Gaussian GLMM using a loglink function. We included four fixed effects in our models: 'age class', 'sampling year', 'interaction effect between these two factors' and 'syllable number (expected for its own model)'. However in full models, the sampling year and the interaction remained not

significant (expected for three features into ending trills: the frequency bandwidth, the vocal deviation and the average consistency) and were removed from the final models. As our data have very different scales (compared to the syllable number), a Z correction was applied on dependent variables and the covariable ('syllable number') to avoid convergence warnings in our models. Z correction was defined as $Z = [x - \text{mean}(x) / \text{standard error}(x)]$.

When necessary, we applied statistical transformation on data in relation with their initial skewness to meet normality and homoscedasticity criteria. Hence, durations of the beginning pre part and the harsh part were square-transformed, while the beginning trill part duration was transformed by a fourth root method. Concerning features in the trill structure, both maximum frequencies were square root-transformed, while the minimum frequency into ending trill was transformed with a cube root method.

As males sang several song types, in our LMMs and GLMMs, subject identities were included as random intercepts to control for repeated measures.

Data analysis were performed in R version 3.2.0 (R Core Team 2015) with the function 'lmer' and 'glmer' implemented in package 'lme4' for LMMs and GLMMs (Bates *et al.* 2014). Estimates of the coefficients accounting for the fixed effect are reported \pm SE, and derived p-values assessing their statistical significance (i.e. non-null coefficients), given that all tests were two tailed. Sample means are given \pm SE throughout the results section.

To control for multiple testing when comparing the trill structure and its vocal performance, we applied the Benjamini-Hochberg false discovery rate method and provide adjusted p-values in addition to the uncorrected p-values (Benjamini & Hochberg 1995).

Results

One-year-old and older males had similar repertoire sizes, both regarding the total number of strophes (either the strophe repertoire or the beginning, ending and mobile strophe repertoires) and the combinations of those strophes, the song type repertoire (Table 1). The two age classes sang during the dawn chorus with similar song rhythms and used similar percentages of truncated songs (Table 1).

	1Y-old males, mean \pm se (N = 25)	Older males, mean \pm se (N = 27)	Estimate \pm se	t	p
Song type repertoire ^a	2.28 \pm 0.34	1.82 \pm 0.15	-0.23 \pm 0.17	-1.31	0.196
Strophe repertoire ^a	2.92 \pm 0.20	2.63 \pm 0.11	-0.10 \pm 0.08	-1.321	0.193
Strophe rate ^b	11.92 \pm 0.42	12.82 \pm 0.42	0.90 \pm 0.59	1.53	0.133
Proportion of truncated songs ^c	12.76 \pm 2.07	10.48 \pm 1.23	-0.37 \pm 0.26	-1.41	0.164

^aModel Quasipoisson link function Log

^bModel Gaussian link function Identity

^cModel Quasibinomial link function Logit

Table 1. Overview of the song diversity (repertoires) and song density (strophe rate and production of truncated songs) between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus.

The temporal song structure did not vary between the two age classes: neither the total song duration nor durations of any song subparts were different between 1Y-old males and older ones (Table 2).

<i>Duration (s)</i>	1Y-old males, mean ± se (N = 25)	Older males, mean ± se (N = 27)	Estimate ± se	t	p
Total song duration	3.57 ± 0.05	3.63 ± 0.05	0.02 ± 0.03	0.670	0.506
Beginning strophe duration	0.99 ± 0.02	0.98 ± 0.02	-0.02 ± 0.05	-0.418	0.676
Beginning pre part duration	0.49 ± 0.03	0.42 ± 0.03	-0.09 ± 0.26	-0.342	0.733
Beginning trill part duration	0.59 ± 0.05	0.52 ± 0.03	-0.02 ± 0.04	0.491	0.623
Pause duration	0.65 ± 0.03	0.78 ± 0.04	0.08 ± 0.06	1.366	0.172
Harsh duration	1.13 ± 0.04	1.17 ± 0.03	0.04 ± 0.13	0.300	0.764
Ending strophe duration	0.67 ± 0.02	0.70 ± 0.02	0.01 ± 0.06	0.107	0.914
Ending pre part duration	0.25 ± 0.02	0.23 ± 0.02	-0.13 ± 0.14	-0.928	0.353
Ending trill part duration	0.40 ± 0.02	0.43 ± 0.02	0.10 ± 0.10	0.948	0.343

Test statistics of GLMMs using Gaussian error distribution with a log link function

Table 2. Overview of the temporal song structure between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus.

Before the Benjamini-Hochberg corrections, two song characteristics varied between the two age classes. Older males had a higher syllable number and syllable rate for the beginning trills (Table 3). Older males also tended to have a greater average consistency for the beginning trills. However after the p-value adjustment, no trill parameter showed a significant difference between the two age classes (Table 3).

	1Y-old males, mean ± se (N = 25)	Older males, mean ± se (N = 27)	Estimate ± se	t	p	P adjusted
<i>Into beginning trills</i>						
Sum of syllables durations (s)	0.290 ± 0.016	0.306 ± 0.017	-0.12 ± 0.23	-0.542	0.590	0.957
Sum of intervals durations (s)	0.106 ± 0.008	0.133 ± 0.010	0.07 ± 0.17	0.391	0.699	0.957
Mean duration of syllables (s)	0.076 ± 0.004	0.069 ± 0.004	-0.11 ± 0.24	-0.466	0.643	0.957
Mean duration of intervals (s)	0.037 ± 0.002	0.037 ± 0.002	0.17 ± 0.26	0.650	0.519	0.957
First interval duration (s)	0.031 ± 0.002	0.033 ± 0.002	0.44 ± 0.25	1.727	0.091	0.255
Last interval duration (s)	0.044 ± 0.002	0.046 ± 0.003	0.08 ± 0.27	0.308	0.759	0.957
Number of syllables	3.94 ± 0.21	4.67 ± 0.24	0.76 ± 0.33	2.322	0.025	0.238
Syllable rate (Syllables.s⁻¹)	10.27 ± 0.43	11.09 ± 0.55	0.30 ± 0.08	2.247	0.034	0.238
Minimum frequency (Hz)	3069 ± 63	3063 ± 68	-0.02 ± 0.27	-0.054	0.957	0.957
Maximum frequency (Hz)	5749 ± 72	5640 ± 65	-0.01 ± 0.17	-0.080	0.937	0.957
Frequency bandwidth (Hz)	2680 ± 95	2577 ± 85	-0.03 ± 0.27	-0.102	0.919	0.957
Vocal deviation	8.09 ± 1.74	9.25 ± 1.68	-0.04 ± 0.27	-0.132	0.895	0.957
Average consistency	0.77 ± 0.01	0.80 ± 0.01	0.57 ± 0.30	1.922	0.062	0.255
First/last syllable consistency	0.70 ± 0.02	0.73 ± 0.02	0.52 ± 0.29	1.781	0.082	0.255
<i>Into ending trills</i>						
Sum of syllables durations (s)	0.260 ± 0.014	0.297 ± 0.017	0.02 ± 0.14	0.117	0.907	0.907
Sum of intervals durations (s)	0.087 ± 0.007	0.108 ± 0.006	0.12 ± 0.14	0.881	0.383	0.788
Mean duration of syllables (s)	0.093 ± 0.003	0.092 ± 0.004	-0.03 ± 0.23	-0.130	0.897	0.907
Mean duration of intervals (s)	0.049 ± 0.002	0.051 ± 0.003	0.32 ± 0.23	1.387	0.172	0.788
First interval duration (s)	0.043 ± 0.002	0.048 ± 0.003	0.45 ± 0.22	2.068	0.044	0.616
Last interval duration (s)	0.054 ± 0.002	0.055 ± 0.003	0.15 ± 0.25	0.599	0.552	0.857
Number of syllables ^a	2.84 ± 0.14	3.27 ± 0.16	0.12 ± 0.09	1.345	0.179	0.788
Syllable rate (Syllables.s ⁻¹)	8.41 ± 0.23	8.39 ± 0.30	0.05 ± 0.14	0.336	0.739	0.907
Minimum frequency (Hz)	2751 ± 63	2684 ± 83	0.02 ± 0.10	0.201	0.842	0.907
Maximum frequency (Hz)	5678 ± 75	5545 ± 72	-0.05 ± 0.10	-0.511	0.612	0.857
Frequency bandwidth (Hz)	2927 ± 106	2861 ± 127	0.33 ± 0.37	0.891	0.375	0.788
Vocal deviation	1.92 ± 0.42	2.27 ± 0.56	-0.28 ± 0.37	-0.768	0.445	0.788
Average consistency	0.78 ± 0.01	0.81 ± 0.01	0.31 ± 0.41	0.768	0.450	0.788
First/last syllable consistency	0.74 ± 0.02	0.76 ± 0.02	0.31 ± 0.29	1.084	0.287	0.788

Test statistics of LMMs using Gaussian error distribution with an identity link function

^aTest statistics of GLMMs using Gaussian error distribution with a log link function

Significant p-values before the Benjamini-Hochberg correction are given in bold

Table 3. Overview of the structure of beginning and ending trill (durations, frequencies and number of syllables) and their vocal performances (syllable rate, vocal limits and consistencies) between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus.

The sum of the syllables durations was positively related to the syllable number both for the beginning and for the ending trills (respectively, LMM: estimate = 0.78 ± 0.07 , $t = 10.727$, $p < 0.001$; LMM: estimate = 0.78 ± 0.12 , $t = 4.630$, $p < 0.001$) and the same relationship was found for the sum of the inter-syllable durations (respectively, LMM: estimate = 0.76 ± 0.07 , $t = 10.573$, $p < 0.001$; LMM: estimate = 0.78 ± 0.08 , $t = 9.398$, $p < 0.001$). The mean syllable duration was negatively related to the syllable number into beginning trills (LMM: estimate = -0.45 ± 0.12 , $t = -3.767$, $p < 0.001$) and the mean inter-syllable interval duration was negatively related to the syllable number for both beginning and ending trills (respectively, LMM: estimate = -0.28 ± 0.13 , $t = -2.171$, $p = 0.034$; LMM: estimate = -0.40 ± 0.11 , $t = -3.782$, $p < 0.001$). The frequency bandwidth showed a negative relationship with the number of syllables for the beginning trills (LMM: estimate = -0.29 ± 0.12 , $t = -2.361$, $p = 0.022$).

The third year of sampling ('2014') appeared as a significant effect in our models on the frequency bandwidth, the vocal deviation and the average consistency of ending trills (respectively, LMM: estimate = 1.05 ± 0.39 , $t = 2.708$, $p = 0.008$; LMM: estimate = -0.98 ± 0.39 , $t = -2.538$, $p = 0.013$; LMM: estimate = 0.95 ± 0.45 , $t = 2.088$, $p = 0.044$).

Discussion

Our results revealed no age-related vocal differences between 1Y old and older males. After correcting for multiple testing no significant differences occurred either in terms of song rate, song diversity, song and trill temporal and frequency structure neither in two vocal performance measures, the vocal deviance and the song consistency.

Unlike other species such as the European starling, *Sturnus vulgaris* or the common nightingale (Eens, Pinxten & Verheyen 1992; Kiefer *et al.* 2006), our study found no differences in the repertoire size between 1Y old and older males. Strophe repertoire size is similar with previous values described in a French rural population (Draganoiu *et al.* 2014). A longitudinal study with marked individuals is needed to establish if males black redstarts are able to modify their song repertoires after their first reproductive season or if song repertoire remains stable as it has been described for other species such as song sparrows, *Melospiza melodia* (Nordby, Campbell & Beecher 2002). As found in some other studies (Birkhead *et al.* 1997; Galeotti *et al.* 2001) the song rate did not vary between age classes in the black redstart.

The song structure did not reveal variations either in the length of songs or in their constitutive parts (strophe, pause, harsh, pre and trill). Unlike us, a study of an Italian population revealed that 1Y old males sang shorter beginning trills with fewer syllables and longer ending trills with more syllables compared to older males (Cucco & Malacarne 1999), suggesting a relationship between the syllable number and the trill durations. The relationship between the trill length and the syllable number was confirmed by our study while considering the syllable number as a covariant. Before correcting for multiple parameter analysis we found that older males sang beginning strophes with a higher number of syllables as well as with a high syllable rate. The increasing of element rate was already found in a longitudinal study between the first and the second year but not in a cross-correlational approach in willow warblers (Gil, Cobb & Slater 2001). A higher syllable rate could be related to physiological limits reinforcing the honesty of signals as supported by the idea of 'sexy syllables' (Vallet, Beme & Kreutzer 1998). Thus singing close to a limit set by respiratory or phonetic motor constraints could render signals uncheatable (Suthers 2004).

One year old males did not differ from older birds regarding two measures of vocal performance, the vocal deviation and the trill consistency. Several studies found lower values of vocal deviation (reflecting a higher vocal performance) for older versus first-year males (Ballentine 2009; Vehrencamp *et al.* 2013) as well as an increase of vocal consistency in several longitudinal approaches (de Kort *et al.* 2009; Botero *et al.* 2009; Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens 2010; Vehrencamp *et al.* 2013). Longitudinal studies suggest that trill consistency reflects vocal practice rather than genetic-quality. Song consistency as well as vocal deviation might require sensory-motor skill development controlled by syrinx and beak movements (Sakata & Vehrencamp 2012). Despite less lack of practice, 1Y old males in our population performed as well as older males.

Overall our results did not show clear evidence of age-related different vocal patterns even if some differences through the rate and the number of syllables into beginning strophes and the first interval durations into ending strophes occurred between age classes before the p-value correction. Black redstarts show a delayed plumage maturation and a previous review found that differences in song between one year old and older males occurred more frequently in species displaying a delayed maturation plumage (Cucco & Malacarne 2000). In an Italian population of black redstarts a cross sectional study revealed many differences related to age, concerning both temporal and frequency parameters (Cucco & Malacarne 1999). Despite the divergent findings in these two populations and the absence of differences for the parameters we considered in this study males in our population discriminated between the songs of one-year old and older males in a playback experiment (Huet des Aunay unpublished data), suggesting the existence of subtle age-related differences in the songs of the black redstart in our population that we could not detect here.

Previous studies showed that cross sectional and longitudinal approaches can yield different results (Gil, Cobb & Slater 2001; Forstmeier *et al.* 2006) but also that differences exist between two populations of a same species (Forstmeier *et al.* 2006). A longitudinal approach is therefore necessary to draw firm conclusions about the evolution of song between one year old and older males in the black redstart.

References

- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Ballentine, B. (2009) The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Animal Behaviour*, **77**, 973–978.
- Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S. (2004) Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, **15**, 163–168.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv:1406.5823 [stat]*.
- Beauchamp, G. (2003) Delayed maturation in birds in relation to social foraging and breeding competition. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 589–596.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995) Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **57**, 289–300.
- Birkhead, T.R., Buchanan, K.L., Devoogd, T.J., Pellatt, E.J., Székely, T. & Catchpole, C.K. (1997) Song, sperm quality and testes asymmetry in the sedge warbler. *Animal Behaviour*, **53**, 965–971.

- Botero, C.A., Rossman, R.J., caro, L.M., Stenzler, L.M., Lovette, I.J., De Kort, S.R. & Vehrencamp, S.L. (2009) Syllable type consistency is related to age, social status, and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal behaviour*, **77**, 701–706.
- Bruinzeel, L.W. & Pol, M. van de. (2004) Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behavioral Ecology*, **15**, 290–296.
- Byers, B.E. (2007) Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology*, **18**, 130–136.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (2008) *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 2 edition. Cambridge University Press, Cambridge England ; New York.
- Clark, C.W., Marler, P. & Beeman, K. (1987) Quantitative analysis of animal vocal phonology: an application to swamp sparrow song. *Ethology*, **76**, 101–115.
- Cucco, M. & Malacarne, G. (1999) Is the song of black redstart males an honest signal of status? *The Condor*, **101**, 689–694.
- Cucco, M. & Malacarne, G. (2000) Delayed maturation in passerine birds: an examination of plumage effects and some indications of a related effect in song. *Ethology Ecology & Evolution*, **12**, 291–308.
- Draganoiu, T.I., Moreau, A., Ravaux, L., Bonckaert, W. & Mathevon, N. (2014) Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the black redstart. *Behaviour*, **151**, 435–453.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R.F. (1992) No overlap in song repertoire size between yearling and older Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, **134**, 72–76.

- Ficken, M.S. & Ficken, R.W. (1967) Age-specific differences in the breeding behavior and ecology of the American redstart. *The Wilson Bulletin*, **79**, 188–199.
- Forstmeier, W., Hasselquist, D., Bensch, S. & Leisler, B. (2006) Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 634–643.
- Foster, M.S. (1987) Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution*, **41**, 547–558.
- Galeotti, P., Saino, N., Perani, E., Sacchi, R. & Møller, A.R. (2001) Age-related song variation in male barn swallows. *Italian Journal of Zoology*, **68**, 305–310.
- Garamszegi, L.Z., Heylen, D., Møller, A.P., Eens, M. & Lope, F. de. (2005) Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology*, **16**, 580–591.
- Gil, D., Cobb, J.L.S. & Slater, P.J.B. (2001) Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, **62**, 689–694.
- Gil, D. & Gahr, M. (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 133–141.
- Hall, M.L., Kingma, S.A. & Peters, A. (2013) Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE*, **8**, e56717.
- Hawkins, G.L., Hill, G.E. & Mercadante, A. (2012) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 257–274.

- Hill, G.E. (1996) Subadult plumage in the house finch and tests of models for the evolution of delayed plumage maturation. *The Auk*, **113**, 858–874.
- Hill, G.E. & McGraw, K.J. (eds). (2006) *Bird Coloration, Volume I: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hoeschele, M., Moscicki, M.K., Otter, K.A., van Oort, H., Fort, K.T., Farrell, T.M., Lee, H., Robson, S.W.J. & Sturdy, C.B. (2010) Dominance signalled in an acoustic ornament. *Animal Behaviour*, **79**, 657–664.
- Karubian, J. (2008) Changes in breeding status are associated with rapid bill darkening in male red-backed fairy-wrens *Malurus melanocephalus*. *Journal of Avian Biology*, **39**, 81–86.
- Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C. & Kipper, S. (2010) Singing the popular songs? Nightingales share more song types with their breeding population in their second season than in their first. *Ethology*, **116**, 619–626.
- Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C., Kipper, S. & Mundry, R. (2009) Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *Journal of Avian Biology*, **40**, 231–236.
- Kiefer, S., Spiess, A., Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H. & Todt, D. (2006) First-year common nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology*, **112**, 1217–1224.

Kipper, S. & Kiefer, S. (2010) Chapter 3 - Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? *Advances in the Study of Behavior* pp. 77–118.

Academic Press.

de Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A. & Vehrencamp, S.L. (2009)

Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 2315–2321.

Linhart, P. & Fuchs, R. (2015) Song pitch indicates body size and correlates with males'

response to playback in a songbird. *Animal Behaviour*, **103**, 91–98.

Lyon, B.E. & Montgomerie, R.D. (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds:

reliable signaling by subordinate males? *Evolution*, **40**, 605–615.

Manning, J.T. (1985) Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical*

Biology, **116**, 349–354.

McDonald, D.B. (1989) Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking

bird. *The American Naturalist*, **134**, 709–730.

McGraw, K.J. (2005) Interspecific variation in dietary carotenoid assimilation in birds: Links

to phylogeny and color ornamentation. *Comparative Biochemistry and Physiology*

Part B: Biochemistry and Molecular Biology, **142**, 245–250.

Møller, A.P., Biard, C., Blount, J.D., Houston, D.C., Ninni, P., Saino, N. & Surai, P.F. (2000)

Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence

or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, **11**, 137–159.

Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D.H. & Ricklefs, R.E. (2008) The evolutionary

ecology of senescence. *Functional Ecology*, **22**, 371–378.

- Nordby, J.C., Campbell, S.E. & Beecher, M.D. (2002) Adult song sparrows do not alter their song repertoires. *Ethology*, **108**, 39–50.
- O’Loughlen, A.L. & Rothstein, S.I. (2003) Female preference for the songs of older males and the maintenance of dialects in Brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**, 102–109.
- Orians, G.H. (1961) The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monographs*, **31**, 285–312.
- Osiejuk, T.S., Łosak, K. & Dale, S. (2007) Cautious response of inexperienced birds to conventional signal of stronger threat. *Journal of Avian Biology*, **38**, 644–649.
- Podos, J. (1997) A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537–551.
- Podos, J. (2001) Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin’s finches. *Nature*, **409**, 185–188.
- Podos, J., Lahti, D.C. & Moseley, D.L. (2009) Chapter 5 - Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Advances in the Study of Behavior* pp. 159–195. Academic Press.
- Poesel, A. & Nelson, D.A. (2012) Delayed song maturation and territorial aggression in a songbird. *Biology Letters*, **8**, 369–371.
- Procter-Gray, E. & Holmes, R.T. (1981) Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution*, **35**, 742–751.
- R Core Team. (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. (2010) Multiple signals for multiple messages: great tit, *Parus major*, song signals age and survival. *Animal Behaviour*, **80**, 451–459.
- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. (2011) Songs differing in consistency elicit differential aggressive response in territorial birds. *Biology Letters*, **7**, 339–342.
- Rohwer, S. & Butcher, G.S. (1988) Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *The American Naturalist*, **131**, 556–572.
- Rohwer, S., Fretwell, S.D. & Niles, D.M. (1980) Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist*, **115**, 400–437.
- Sakata, J.T. & Vehrencamp, S.L. (2012) Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 201–209.
- Saks, L., Ots, I. & Hõrak, P. (2003) Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia*, **134**, 301–307.
- Selander, R.K. (1965) On mating systems and sexual selection. *The American Naturalist*, **99**, 129–141.
- Selander, R.K. (1972) Sexual selection and dimorphism in birds. *Sexual selection and the descent of men 1871-1971*, B. Campbell pp. 1980–230. Adline Press, Chicago, IL.
- Suthers, R.A. (2004) Chapter 9 - How birds sing and why it matters. *In Nature's Music: the science of birdsong*, Elsevier pp. 272–295. Marler, P. and Slabbekoorn, H., New York.
- Tringali, A. & Bowman, R. (2012) Plumage reflectance signals dominance in Florida scrub-jay, *Aphelocoma coerulescens*, juveniles. *Animal Behaviour*, **84**, 1517–1522.

Trivers, R. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual selection and the descent of men 1871-1971*, B. Campbell pp. 136–179. Adline Press, Chicago, IL.

Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M. (1998) Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, **55**, 291–297.

Vehrencamp, S.L., Hall, M.L., Bohman, E.R., Depeine, C.D. & Dalziell, A.H. (2007) Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology*, **18**, 849–859.

Vehrencamp, S.L., Yantachka, J., Hall, M.L. & Kort, S.R. de. (2013) Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**, 409–419.

Zahavi, A. (1975) Mate selection - A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205–214.

Zahavi, A. (1977) The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, **67**, 603–605.

Article IV

L'âge comme critère d'ajustement des réponses territoriales chez les mâles rougequeue noir

Article en préparation :

Young versus old: does age matter in intrasexual aggressive interactions in a territorial songbird, the black redstart?

Résumé

Tout au long de la vie, l'âge et l'expérience peuvent affecter les comportements d'un individu et signaler sa qualité. Chez divers passereaux, l'hypothèse du signalement de l'âge est souvent mise en avant sur la base de contrastes visuels observés entre les jeunes mâles et ceux plus âgés en raison d'une maturation retardée du plumage. Cependant, chez d'autres espèces d'oiseaux chanteurs, le chant peut aussi servir à l'évaluation de l'âge des congénères.

Le test de repasse, qui consiste à simuler une intrusion territoriale par la diffusion de chants à un congénère, est une bonne méthode d'évaluation des capacités discriminatoires d'un individu. Cette méthode permet de rechercher l'utilisation de signaux vocaux lors d'interactions mâle-mâle. Nous avons mené une expérience de repasse chez une espèce à maturation retardée du plumage, le rougequeue noir. Ceci nous a permis de vérifier l'expression de patterns comportementaux signalant une discrimination liée à l'âge sur la base de signaux acoustiques. Les mâles testés ont été classés en deux catégories d'âge en fonction de leur plumage : les mâles d'un an (gris) et les mâles deux ans et plus (noirs). Pour ces deux catégories d'âge, j'ai simulé une intrusion territoriale par la diffusion de chants des mâles gris et des mâles noirs.

Nos résultats montrent que les mâles sont capables de discriminer l'âge des intrus sur la base de leurs chants. Deux stratégies comportementales ont été observées : les mâles d'un an vocalisent davantage lors des repasses de mâles noirs plus âgés, tandis que les mâles plus âgés approchent davantage le diffuseur lors de la repasse de chant de mâles gris. Nous discutons les mécanismes possibles conduisant à ces patterns comportementaux.

Young versus old: does age matter in intrasexual aggressive interactions in a territorial songbird, the black redstart?

Guillaume Huet des Aunay, Wim Bonckaert, Thibaut Marin-Cudraz, Louise Peckre, Marine Cuminet, Miléna Mathez-Loïc, Laurent Nagle & Tudor I. Draganoiu

Laboratoire Éthologie Cognition Développement, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France.

Abstract

Throughout lifetime, age and experience could affect behaviours and signal the quality of individuals. The age signalling hypothesis was developed to explain the visual contrasts observed between the plumage of younger and older males in several songbirds as a result of the delayed plumage maturation (DPM). In other songbird species, it was found that acoustic cues such as songs features could also indicate age. We investigated through a playback experiment the males' aggressiveness controlling for both the age of the tested birds and the age of the simulated intruders in a species exhibiting DPM, the black redstart. In a cross-sectional approach, tested males were classed in two age categories according to their plumage coloration: 1Y old (grey) and older (black) males. In a crossover design, playback experiments consisted to simulate territorial intrusion with songs of grey males and black males for both age classes. Males discriminated the age of the simulated intruder and showed different age related response patterns: whereas 1Y old males vocalized more than older

during playback of older males, older males displayed more approaches towards the playback of young males. We discuss the possible mechanisms leading to the observed patterns of behavioural responses.

Keywords: Age difference, territory defense, status signalling, black redstart, *Phoenicurus ochruros*

Introduction

Throughout the lifetime, age and experience may affect behaviours in many species. It is therefore likely that individual signals vary with age for assessment by conspecifics. Genetic quality might be honestly signaled by a long life span (Manning 1985; Kokko 1998) demonstrating viability. Moreover, older individuals might acquire more foraging (Desrochers 1992) and reproductive experiences (Komdeur *et al.* 2005; Poesel *et al.* 2006). Therefore some differences in age-signalling characteristics might be used as age or experience indicators which could be some aspects of individual quality with potential fitness consequences.

The expression of secondary sexually selected traits was often reported to be age-related (Trivers 1972; Manning 1985). In several songbird species sexually mature males exhibit age related differences in plumage coloration known as delayed plumage maturation (DPM). The DPM was defined by Hawkins *et al.* (2012) as ‘the delayed acquisition of definitive plumage coloration and pattern until after an individual’s first potential breeding season’. Several hypotheses were proposed in order to explain the occurrence of DPM and comparative evidence is perhaps strongest for the winter adaptation hypothesis because the DPM should reduce aggression from older conspecifics allowing thus a greater access to

territories and food resources (Rohwer & Butcher 1988). In the same way, the subordination signalling in contests over winter resources should also work in contests over mates and territory resources in the breeding season. Of the proposed explanations for the DPM adaptations in the breeding season two explanations are based on the reduction of aggressive behaviours from older males. The mimicry hypothesis (Rohwer, Fretwell & Niles 1980) suggests that the female-like plumage makes young males harder to distinguish from females reducing thus attacks of older males, while the status signalling hypothesis (Lyon & Montgomerie 1986) suggests that the DPM should honestly signal the age, the sex and the inexperience of young males (Lyon & Montgomerie 1986) compared to older and experienced members of the same sex. By this honest signalling, young males become less of a threat to challenge for mates and resources and are consequently subject to less aggression. Moreover this reproductive strategy allows breeding for young males when low-cost opportunities are available and may increase their survival (Lyon & Montgomerie 1986).

In songbirds repertoire size as well as temporal and spectral song characteristics were reported to be age dependent (review in Kipper & Kiefer 2010). For example a meta-analysis reported a bigger repertoire size in older males than in yearlings (Garamszegi *et al.* 2007). In case of unchanged repertoire size among years as found in American redstart, *Setophaga ruticilla*, or banded wrens, *Thryothorus pleurostictus*, males show a higher turnover of song types between their first and second breeding season (Lemon, Perreault & Weary 1994; Vehrencamp *et al.* 2007). Moreover older males in common nightingales, *Luscinia megarhynchos* and brown-headed cowbirds, *Molothrus ater* share more song types with their neighbours than yearlings (O'Loughlen & Rothstein 1995; Kiefer *et al.* 2010). Regarding temporal characteristics of songs older males were reported to sing longer songs as in barn swallows, *Hirundo rustica*, (Galeotti *et al.* 2001; Garamszegi *et al.* 2005) or longer trills such in superb fairy wrens, *Malurus cyaneus* (Dalziell & Cockburn 2008).

Bird song is seen as a honest signal reflecting multiple constraints (Gil & Gahr 2002). Two of the most used measures of song performance are the vocal deviation and the vocal consistency. The vocal deviance is the ability to produce fast-repetitive trills with a large frequency bandwidth near to the vocal limits (Podos, Lahti & Moseley 2009; Wilson *et al.* 2014) whereas the vocal consistency is defined as the ability to replicate the acoustic features of song from one rendition to the next (Sakata & Vehrencamp 2012). For example, in song sparrows, *Melospiza melodia* older males have lower vocal deviation (indicating higher performance songs) compared to one-year old males (Ballentine 2009) whereas in mockingbirds, *Mimus polyglottos* (Ballentine 2009; Vehrencamp *et al.* 2013) and great tits, *Parus major* older males produce more stereotyped trills signalling higher syllable type consistency (Naguib 1999; Hall, Illes & Vehrencamp 2006; Schmidt *et al.* 2007). In banded wrens, older males were shown to sing more performant songs than younger ones regarding both these parameters (Vehrencamp *et al.* 2013).

Most of the above studies have measured song output or song characteristics in a context of solo-singing only. Playback studies revealed that birds also pay attention to age-related song differences in an intra-sexual territorial context. Thus male banded wrens discriminated playback songs based on variation in both age-related performance measures discussed above (Vehrencamp *et al.* 2013): vocal deviation (Illes, Hall & Vehrencamp 2006) and trill consistency (Musseau, 2007) and male great tits reacted more aggressively towards highly consistent songs (Rivera-Gutierrez, Pinxten, & Eens, 2011).

In some cases, both the intruders' and the subjects' age influence the responses to playback (Cucco & Malacarne 1999; Poesel & Nelson 2012). However only a few studies investigated simultaneously the role of both the age of the tested subject and the age of the intruder in species with a delayed plumage maturation. For example, in white-crowned

sparrows, *Zonotrichia leucophrys* the playback of a young male repertoire elicited stronger responses from younger compared to older males while the opposite was true during the playback of an older male repertoire (Poesel & Nelson 2012). These response patterns suggest that young birds could signal their age and that during intra-sexual interactions males could exploit this information and adapt their aggressiveness in relation to the age of competitors, fulfilling thus the predictions of the status signalling hypothesis (Lyon & Montgomerie 1986).

Similarly, playback experiments carried out with another delayed maturation plumage species, the black redstart, *Phoenicurus ochruros*, showed that both one year old and older males have a quicker reaction time to songs belonging to birds of their own age category (Cucco & Malacarne 1999). However this study is submitted to pseudoreplication (McGregor 2000; Kroodsma *et al.* 2001), as only one song exemplar was used to represent the two age classes. Here we investigated the aggressive responses of both one-year old and older male black redstarts to songs representing these two age categories in a three-year playback field study. To this purpose we considered both the approach to the loudspeaker and the birds vocal behaviour during the playback experiments, as age was found to play a role in bird vocal interactions (Kiefer, Scharff & Kipper 2011). Based the status signalling hypothesis (Lyon & Montgomerie 1986) and given the reported differences between the songs of one-year-old versus older males (Cucco & Malacarne 1999) we expected that songs belonging to one-year old males would elicit less aggressive responses from older birds.

Material and methods

Subjects and study site

Black redstart is a migratory territorial bird in which males exhibit a delayed plumage maturation: one-year-old males ('1Y old' or 'grey' males) have a dull brown-grey plumage whereas older males have a black plumage with white edges on flight feathers ($\geq 2Y$ old' or 'black' males). One-year-old males occasionally exhibit a *paradoxus* morph which resembles the plumage of the older males excluding the white wing panels. This morph may represent up to 15% of the young birds in some populations (Nicolai 2002) but its presence in our study site was extremely scarce (one individual observed during the three years of fieldwork) and thus not further considered for playback experiments. We carried out playback experiments at least one month after the arrival of the first individuals during an average of five weeks across three consecutive breeding seasons: 24th of April -24th of May in 2012, 25th of April - 28th May in 2013 and 23th of April - 23th of May in 2014. The one month delay between the bird arrival and the start of playback experiments allowed males to define their territory boundaries and record their songs.

Experiments were conducted in the town of Nanterre, department Hauts-de-Seine (92) - France (N 48° 53' 56", E 2° 11' 49"). The study area was very heterogeneous and consisting of a mosaic of diverse urban habitats such as industrial sites, several types of built-up areas (terraced houses and apartment houses), sports fields, university campus, construction sites or cemeteries.

Experimental design

We defined dyads composed of one 1Y old and one $\geq 2Y$ old male. Each dyad was associated with a pair of acoustic stimuli: one from a grey male and the other from a black male. Before experiments at dawn, territory boundaries and spontaneous singing activity were assessed by song recordings and by monitoring the owners' song posts. Playback experiments were carried out after sunrise once males were located on their territory. Simulated territorial intrusions were conducted between 06:30 and 12:00 h. On each day, both males in the dyad received the same stimulus. Thus, the stimuli order was the same for both males in a dyad but it was randomized between dyads. The territories of the two males in a dyad were far enough from each other in order to prevent that one individual could hear the playback carried out in the territory of the other male.

We defined a total of 21 dyads but in twelve cases one of the two males of a predefined dyad could not be included in our study: in nine cases one individual could not be located in one or both of the testing days whereas three other males aggressively interfered with another conspecific during playback tests and were also removed from the final sample size. In four other cases individual males were detected later in the season and could not be included into dyads. Overall, during the three years of experiments, nine dyads were successfully tested while sixteen birds (7 grey males and 9 black males) were tested without being paired in dyads.

A total of 34 males were kept for our analyses including eighteen $\geq 2Y$ old males (4 in 2012, 8 in 2013 and 6 in 2014) and sixteen 1Y old males (1 in 2012, 6 in 2013 and 9 in 2014). Twenty nine out of the 34 birds were tested on two consecutive days; the five remaining birds (three 1Y old and two $\geq 2Y$ old) were tested over a period of three days. Nine 1Y old males

and eight $\geq 2Y$ old males received a stimulus from a black male first whereas seven 1Y old males and ten $\geq 2Y$ old males received a stimulus from a grey male first.

To elicit a territorial response, a loudspeaker Anchor An-Mini-Anchor (frequency range of 100 Hz - 15 kHz \pm 3 dB; Anchor Audio, Torrance, United-States) was set up on a tripod 2 m above the ground in an identical location during the two days of the test, well within territory boundaries based upon the song posts observed during the same day at dawn. Playback experiments started when males were visually located in their territories and were divided in two periods: a playback test period lasting 5 min followed by a post-playback period of 5 min. Each playback test was observed by three experimenters. Two of them were blind regarding to the stimulus type used and recorded birds' approach and vocal behaviour continuously into a dictaphone. The third experimenter recorded the tested bird vocal activity using a Telinga Pro4B (frequency bandwidth: 40 Hz - 18 kHz) microphone mounted on a parabola and connected to a Marantz PMD670 solid state recorder (frequency bandwidth: 20 Hz - 48 kHz \pm 1 dB). Song recordings were digitized with 16-bits accuracy at a sampling rate of 22050 Hz.

During the playback period the following behaviours concerning birds' approach to the loudspeaker were collected: (i) the latency to approach within 5 m the loudspeaker, (ii) the number of approaches within 5 m of the loudspeaker, (iii) the time spent within 5 m of the loudspeaker and (iv) the closest distance to the loudspeaker (measured with a laser rangefinder BOSCH GLM 250 VF professional; range of 0.05 - 250 m; accuracy: 0.001 m). Black redstarts have a song composed of two strophes (Fig. 1) but often produce only one of these two strophes, mainly the first one (Draganoiu *et al.* 2014).

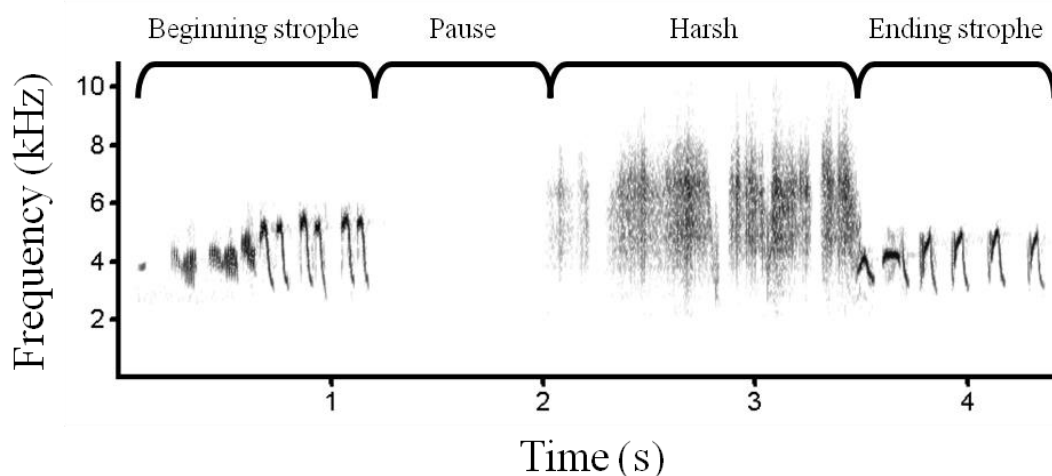


Figure 1. Spectrogram of a song of male black redstart (Avisoft-SASLab Pro, sample rate 22 050 Hz, FFT=256 points, FlatTop-window, Overlap: 50%).

Given this singing pattern we measured the vocal behaviour of the subjects as following: (i) the latency of the first song, (ii) the strophe rate (measured as the number of strophes per minute), (iii) the proportion of truncated songs (incomplete songs composed of only one strophe) and (iv) the proportion of songs recovered by the playback stimuli (overlapped), recovering the playback stimuli (overlapping) and sung in alternation with the playback (not recovered neither recovering the playback stimuli). During the dawn chorus and the post-playback period we measured: the strophe rate and the proportion of truncated songs. For the dawn chorus a five-minutes randomly chosen period was used to measure the strophe rate and the proportion of truncated songs.

Playback stimuli

A total of twenty songs were used as playback stimuli. They were recorded from nineteen different males (9 grey males and 10 black males), located in Nanterre, and during

spontaneous chorus in springs 2010 and 2012, with a Telinga Pro4B (frequency bandwidth: 40 Hz - 18 kHz) microphone mounted on a parabola and connected to a Marantz PMD670 solid state recorder (frequency bandwidth: 20 Hz - 48 kHz \pm 1 dB). Playbacks were created using Avisoft SASLab-Pro software version 5.2.07 (Raimund Specht, Berlin, Germany). A playback stimulus was made of a sequence of 10 different song renditions of a same song type recorded from one male. This sequence of 10 songs was repeated three times to build a playback track of 300 s, at a song rate of 6 songs per minute, close to the spontaneous song rate see in (Draganoiu *et al.* 2014). Songs were filtered (2 kHz high-pass filter) and broadcast at a sound pressure level of 87.3 ± 1.8 dB SPL ($n = 20$) measured at 1 m from the loudspeaker with a Ro-LINE SPL meter.

In order to avoid or minimize a familiarity effect the subjects were not tested with songs belonging to their neighbours. Given that in some species song matching affects birds aggressive response (Beecher & Akçay 2014) we equally avoided to use song types that matched one of the songs sung by the tested bird. On overall 1 of our twenty stimuli was used once, 3 stimuli were tested twice, 7 stimuli were used three times, 6 stimuli were used four times, 2 stimuli were used five times and 1 stimulus was used 6 times.

Statistics

The comparisons of vocal responses such as strophe rate and truncated song rate between the two recording periods (dawn chorus, playback and post-playback period) were respectively tested by a Linear Mixed Model (LMM) for repeated-measures and a binomial Generalized Linear Mixed Model (with a logit link). Seven fixed effects were included in our models: 'age classes' (1Y old versus \geq 2Y old males), 'recording periods' (dawn chorus versus playback versus post-playback), 'type of stimuli' (stimuli issued from black versus

grey males), 'order of stimulus presentation' (day 1 and day 2), and three pairwise interactions to avoid too complex interactions. The pairwise interactions were built from the only three factors: the age classes, the recording periods and the type of stimuli. Moreover, three random effects were incorporated: on the intercept of the model, on the effect of the type of stimuli and on the recording period. The strophe rate between recording periods not meeting the normality and the homoscedasticity was transformed by a square-root method.

We performed a principal component analysis (PCA), reflecting vocal and approach responses observed during playbacks (the four approach measures, the latency of the first song and the strophe rate). The responses to the different stimuli were compared using LMM. The PCA scores were included as dependent variables. Four fixed effects were included in our models: the 'age classes', the 'type of stimuli', the 'order of stimulus presentation' and the interaction between the age classes and the type of stimuli. Subject identity was included as a random factor. Multiple comparisons of means with Tukey contrasts were used when interaction appeared or tended to be significant in our models. Wilcoxon signed-rank tests and Wilcoxon rank sum tests were performed to compare single response variables loading significantly on PCA scores respectively in case of paired groups and independent groups.

The LMMs and the GLMM were performed in R version 3.2.0 (R Core Team 2015) with the function 'lmer' and 'glmer' implemented in package 'lme4' (Bates *et al.* 2014). Estimates of the coefficients accounting for the fixed effect are reported \pm SE, and derived p-values assessing their statistical significance (i.e. non-null coefficients), given that all tests were two tailed.

The proportion of 'complete songs' and 'truncated songs' that overlapped the playback stimuli (overlapping), were overlapped by the playback stimuli (recovered) or that occurred between the two playback stimuli were stored in contingency tables and compared to

theoretical models with a Chi-square test for homogeneity of proportions. The theoretical model was calculated from average durations of the song structure measured in our tested population of black redstarts (Huet des Aunay *et al.* in prep). Songs occurred every 10 s during the playback tracks. Considering a song mean duration of 3.60 ± 0.03 s (value calculated on the basis of 95 song types, $N = 52$ males), males have a likelihood of song overlapping estimated to 0.36. The likelihood of being overlapped by the playback stimuli depended on the mean durations of complete songs (0.36 as above) and truncated songs. In the case of truncated songs, the theoretical likelihood (0.10 or 0.18) corresponded to the mean durations of the beginning strophe and the harsh associated to the ending strophe, respectively 1.0 ± 0.01 s and 1.8 ± 0.03 s. Finally the likelihood of singing between stimuli was obtained extracting the likelihood of both the song overlapping and the recovered songs from 1. The independence between our two age classes was tested with a Pearson's Chi-square test of independence.

Results

Approach response

A total of 34 males were tested with the two playback stimuli. We extracted two principal component scores (PCs) with eigenvalues greater than 1.0, explaining 71.1% of the variance in the response variables (Table 1).

Response measures	PC1 (45.1%)	PC2 (26.0%)
Latency to approach at less than 5m	0.86	-0.15
Number of approach at less than 5m	-0.93	-0.08
Time spent at less than 5m	-0.78	-0.12
Closest distance to the loudspeaker	0.67	-0.05
Latency before the first song	0.10	-0.86
Strophe rate during stimulation	0.08	0.88

Variance explained by the PC scores is given in parentheses.

Table 1. Factor loadings of the response measures on the first (PC1) and second (PC2) principal component of the playback experiment.

The latency to approach at less than 5 m from the loudspeaker and the closest distance to the loudspeaker loaded positively most strongly on PC1 while the number of approaches within 5 m and the time spent at less than 5 m of the loudspeaker loaded negatively on PC1 (Table 1). Lower PC1 scores indicate therefore a more aggressive response. We found an effect of the age of the tested birds (LMM: estimate = -1.26, se = 0.53, t-value = -2.38, p = 0.021, in Table 2) but no effect of the playback stimuli (LMM: estimate = 0.21, se = 0.40, t-value = 0.54, p = 0.600, in Table 2).

	PC1	PC2
Model	Gaussian	Gaussian
Link function	identity	identity
<i>Fixed effects</i> ^a		
Intercept	-0.13 ± 0.40	0.03 ± 0.31
Older males	-1.26 ± 0.53*	-0.12 ± 0.42
Black stimulus	0.21 ± 0.40	0.87 ± 0.27**
First stimulus	0.81 ± 0.27**	-0.26 ± 0.19
Older males and Black stimulus	1.07 ± 0.55 ~	-1.03 ± 0.37**
<i>Random effects</i> ^b		
Intercept	1.12	0.88

The response of the 1Y old males to the grey playback was taken as the reference in the model.

^aEstimated value and standard error for each model coefficient associated with a fixed effect. Statistically significant effects (*i.e.* non-null) at levels $p \leq 0.06$, $p \leq 0.05$ and $p \leq 0.005$ are highlighted with ~, * and **, respectively.

^bEstimated standard deviation of the Gaussian random variable added for each male to the “Intercept” term.

Table 2. Summary of the statistical results obtained in the mixed-effects model framework.

Older subjects ($\geq 2Y$ males) responded stronger than 1Y old males and there was a marginal non-significant interaction between the subjects age class and the playback stimuli (LMM: estimate = 1.07, se = 0.55, t-value = 1.96, $p = 0.059$, in Table 2). The multiple comparisons indicated that $\geq 2Y$ males reacted more intensively during playbacks of grey males compared to playbacks of black males (estimate = 1.28, se = 0.37, z-value = 3.43, $p = 0.003$, see Fig. 2a). We also detected an order effect with stronger responses during the second day of playback (LMM: estimate = 0.81, se = 0.27, t-value = 2.98, $p = 0.006$, in Table 2).

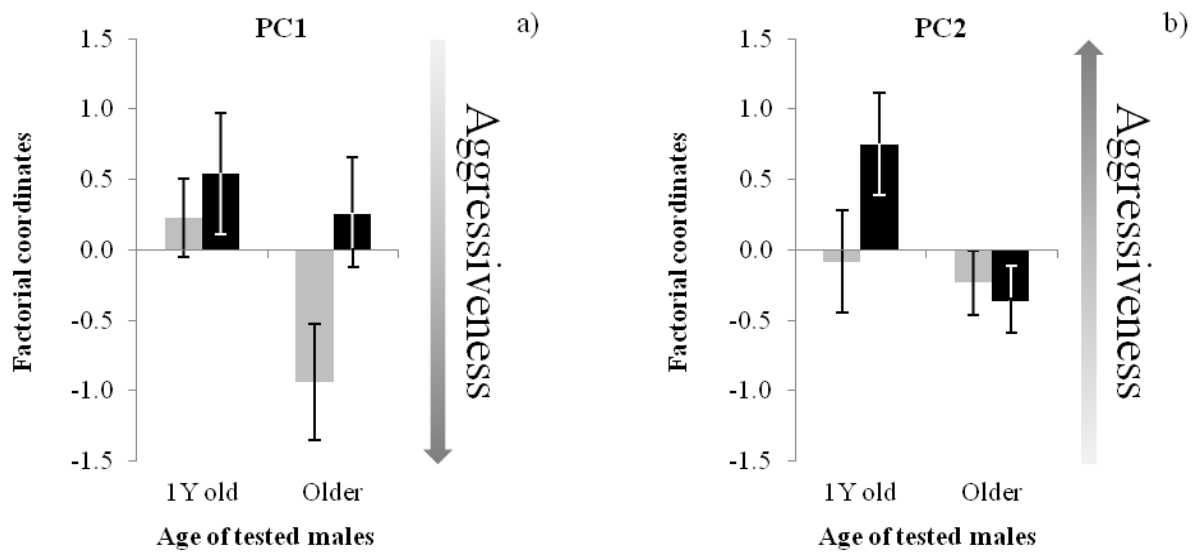


Figure 2. Overview of the two reducing factors issued from the PCA representing aggressiveness in 1Y old males ($n = 16$) and older males ($n = 18$).

Grey bars represented male aggressiveness in response to simulated intrusion of 1Y old rival (grey bars), while dark bars corresponded to an intrusion of older competitor (dark bars). This is for an illustrative purpose only (means of factorial coordinates \pm se), statistic values for the PC1 and PC2 were obtained with LMM.

An analysis of single response variables (Fig. 3) revealed a stronger response of $\geq 2Y$ males for the songs of grey males concerning the latency to approach within 5 m of the loudspeaker (Wilcoxon-test: $V = 95$; $p = 0.008$) and in the minimal approach distance (Wilcoxon-test: $V = 117$; $p = 0.012$) but only a marginal non-significant difference for the number of approaches within 5 m (Wilcoxon-test: $V = 14$; $p = 0.054$) and no significant difference regarding the time spent within 5 m (Wilcoxon-test: $V = 20.5$; $p = 0.086$).

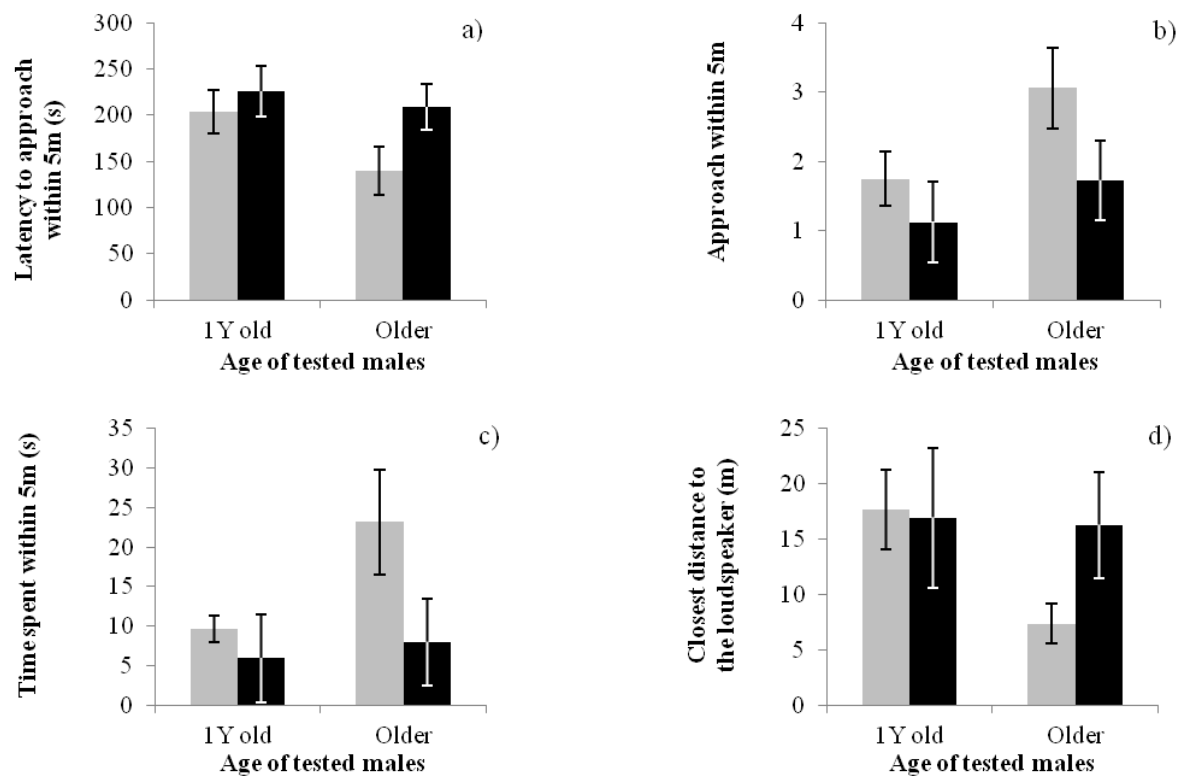


Figure 3. Approach response variables (means \pm se) of one-year-old ($n = 16$) and older ($n = 18$) males to the playback of one-year-old (grey bars) and older (dark bars) males.

This is for an illustrative purpose only as statistic values were obtained using Wilcoxon rank sum tests and Wilcoxon signed-rank tests respectively for independent and paired groups.

Vocal response

The PC2 explained 26.0% of the variance in responses with the strophe rate and the latency of the first song loading most strongly on PC2 (Table. 1). There was no effect of the age of the tested birds (LMM, estimate = -0.12, se = 0.42, t-value = -0.29, $p = 0.775$, in Table 2) but we found an effect of the playback stimuli with a stronger vocal response during the playback of black intruders compared to the grey ones (LMM, estimate = 0.87, se = 0.27, t-value = 3.22, $p = 0.003$, in Table 2) and also a significant interaction between the age classes and the type of stimuli (LMM, estimate = -1.03, se = 0.37, t-value = -2.76, $p = 0.010$, in Table

2). The multiple comparisons indicated that 1Y old males gave a stronger vocal response to the playback of black versus grey males (estimate = 0.87, se = 0.27, z-value = 3.22, p = 0.006; Fig. 2b) and that during playbacks of black intruders, 1Y old males reacted stronger than $\geq 2Y$ ones (estimate = -1.15, se = 0.42, z-value = -2.76, p = 0.027; Fig. 2b).

Concerning single responses (Fig. 4), 1Y old males sang with a higher strophe rate during playbacks of black versus grey intruders (Wilcoxon-test: $V = 96.5$; p = 0.006). Moreover, during playbacks of black intruders only 1Y old males started to sing more quickly (Wilcoxon-test: $W = 214.5$; p = 0.023) and with a higher strophe rate (Wilcoxon-test: $W = 347.0$; p = 0.020) than $\geq 2Y$ males.

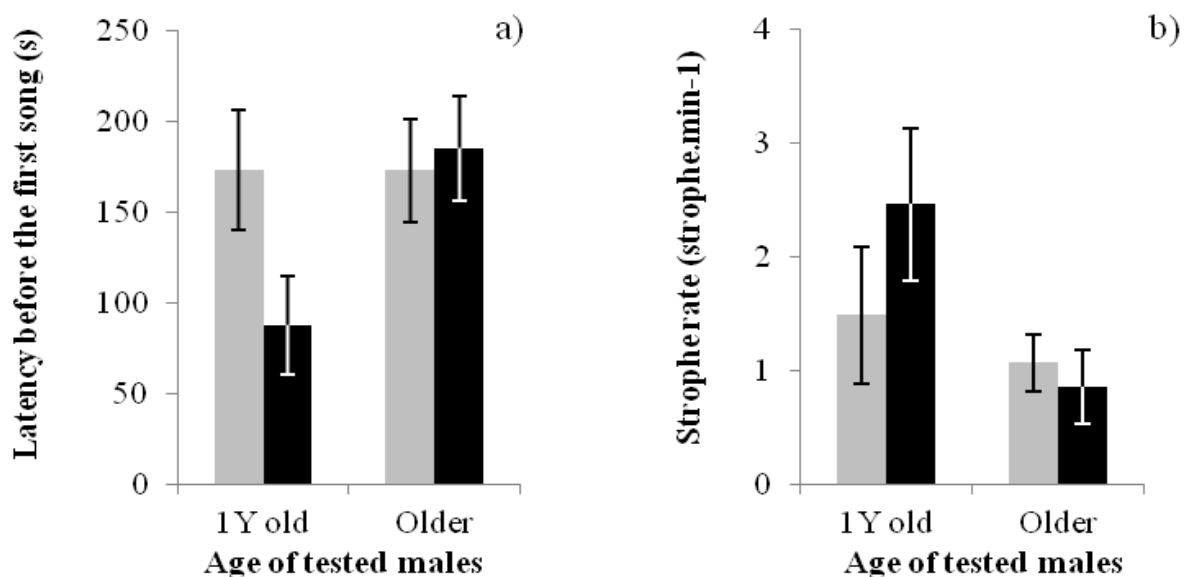


Figure 4. Vocal response variables (means \pm se) of one-year-old old ($n = 16$) and older ($n = 18$) males to the playback of one-year-old (grey bars) and older (dark bars) males.

This is for an illustrative purpose only) as statistic values for vocal behaviours were obtained using Wilcoxon rank sum tests and Wilcoxon signed-rank tests respectively for independent and paired groups.

When considering the singing activity before (dawn chorus) and after the playback (Fig. 5), we observe that males had lower strophe rate during the playback period compared both to the spontaneous dawn chorus (LMM: estimate = -2.38, se = 0.24, t-value = -9.88, $p < 0.001$) and during the post-playback period (LMM: estimate = -1.63, se = 0.24, t-value = -6.75, $p < 0.001$). We also detected an order effect with a higher song rate during the second day of playback (LMM: estimate = 0.18, se = 0.08, t-value = 2.27, $p = 0.026$). However there were no effects of the age of the tested birds (LMM: estimate = -0.12, se = 0.25, t-value = 0.51, $p = 0.614$), the type of stimuli (LMM: estimate = -0.01, se = 0.16, t-value = -0.04, $p = 0.971$) or the three pairwise interactions.

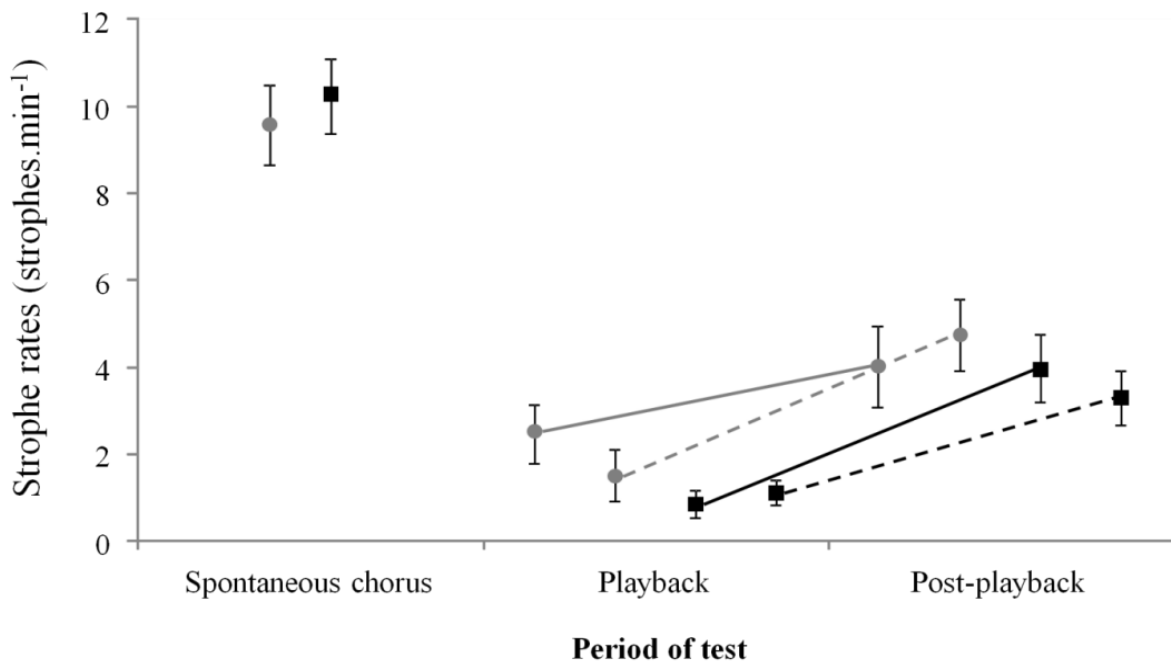


Figure 5. *Strophe rates (mean ± se) of 16 one-year-old males (grey circles) and 18 older (dark squares) males during five minutes of playback and five minutes of post-playback of songs belonging to one-year-old (dashed lines) and older (continuous line) males.*

During the dawn chorus, a mean reference was measured for each age class. This is for an illustrative purpose only as statistic values were obtained with LMM.

The proportion of truncated songs (Fig. 6) did not vary between the age classes (GLMM: estimate = 0.23, se = 0.42, z-value = 0.55, p = 0.583), the type of stimuli (GLMM: estimate = 0.19, se = 0.27, z-value = 0.71, p = 0.476), the period of spontaneous chorus (GLMM: estimate = -0.49, se = 0.36, z-value = -1.38, p = 0.168) and the post-playback period (GLMM: estimate = -0.01, se = 0.38, z-value = -0.02, p = 0.985).

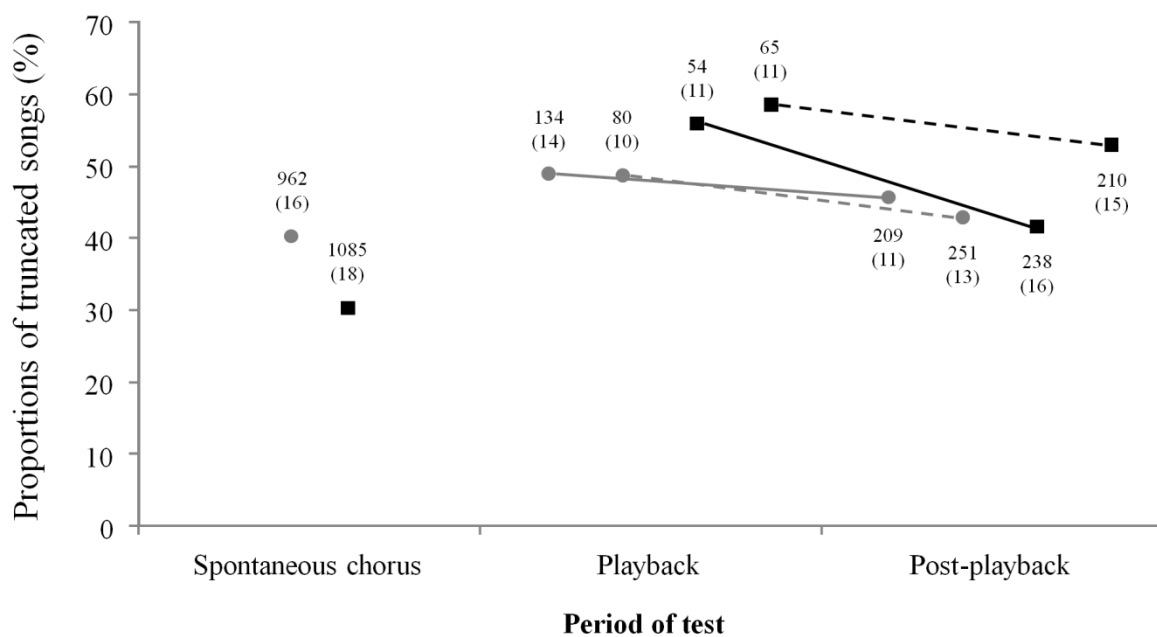


Figure 6. Proportion of truncated songs of one-year-old (grey circles) and 18 older (dark squares) black redstart males during five minutes of playback and five minutes of post-playback of songs belonging to one-year-old (dashed lines) and older (continuous line) males.

During the dawn chorus, a mean reference was measured for each age class. The values above the points indicate the number of songs on which GLMM is performed and the male sample sizes (in brackets). These average values are for an illustrative purpose only as statistic values were obtained with GLMM.

Concerning the timing of songs relative to the songs of the intruder during the playback period (overlapping, alternated, overlapped), the observed distributions for both 1Y old males and $\geq 2Y$ males were significantly different from theoretical expectations based on the mean song durations (1Y: $\chi^2 = 53.62$; $p < 0.001$; older: $\chi^2 = 23.10$; $p < 0.001$). The response patterns of both 1Y old and $\geq 2Y$ males did not differ for playback of songs of young or older birds so only the pooled results are presented here. Males performed less song than expected during the presentation of the playback songs (avoiding to overlap or to be overlapped by the playback stimuli) but more songs than expected during the silent periods between the playback stimuli, *i.e.* in alternation with the playback (Table 3).

Interactions with stimuli	Beginning strophes			Ending strophes			Complete songs		
	1Y old (N = 16)	Older (N = 18)	<i>Expected</i> %	1Y old (N = 16)	Older (N = 18)	<i>Expected</i> %	1Y old (N = 16)	Older (N = 18)	<i>Expected</i> %
Song samples	95	54		17	13		102	55	
Overlapping	0.23	0.17	<i>0.36</i>	0.35	0.38	<i>0.36</i>	0.26	0.26	<i>0.36</i>
Overlapped	0.07	0.09	<i>0.10</i>	0.12	0.08	<i>0.18</i>	0.17	0.25	<i>0.36</i>
Alternated	0.70	0.74	<i>0.54</i>	0.53	0.54	<i>0.46</i>	0.57	0.49	<i>0.28</i>

Cumulated samples were used for proportions

Table 3. The timing of observed and expected (*italics*) proportions of complete and truncated (beginning or ending strophes) songs of one-year-old (“1Y”) and “older” males in relation to the songs of the playback: overlapping the playback stimuli, overlapped by the playback stimuli and in alternation with the playback stimuli.

Discussion

In a playback experiment male black redstarts discriminated between songs belonging to one-year-old males and songs belonging to older birds. Two response patterns were observed depending on both the age of tested males and the age of intruders. Concerning the approach to the loudspeaker older males gave a stronger overall response than young birds and they responded stronger for the songs of young versus older birds. Concerning the vocal response we observed a stronger overall response to the songs of older birds while one-year-old males sang more in response to the playback of songs belonging to older males than to songs belonging to one-year-old males.

Approach response

A strong approach response is described as the highest level of aggressive escalation and is related to the fighting ability and/or the willingness to escalate (Searcy & Beecher 2009). Signals of fighting ability communicate information on aggressive escalation and individuals with high fighting ability are more likely to escalate than individuals of low fighting ability (Enquist 1985). It is commonly admitted that older males have a competitive advantage over younger ones in sexual selection explained by a higher genetic quality and a longer life experience (Andersson 1994) and older males are more likely to be dominant than younger males (Edler & Friedl 2010). This can explain the overall lower response level of young birds. The weaker behavioural response of older males towards the songs of their own age category may suggest those songs are interpreted as more aggressive. These results are in line with those reported in banded wrens where males gave a stronger response to less performant songs and to songs of younger birds (de Kort *et al.* 2009a, 2009b). Previous studies with willow warblers, *Phylloscopus trochilus* and great reed warblers, *Acrocephalus*

arundinaceus also found that the playback of an aggressive song produced weaker responses from receivers (Järvi, Radesäter & Jakobsson 1980; Catchpole 1983). One-year-old males gave a lower response than older birds but equally approached the loudspeaker whatever the age of intruder.

The stronger response of older males during simulated intrusion of one-year old males can alternatively be explained by a higher willingness to escalate of first time breeders reflecting their territorial sampling at the start of the breeding season. As most migratory passerines (Stewart, Francis & Massey 2002) black redstarts show an age-related differential timing spring migration with older males arriving several days before one-year-old birds (Weggler 2001; Musseau 2007) and this difference may be greater than one week in some populations (Musseau 2007). We also know that males have a high degree of breeding site fidelity (Draganoiu *et al.* 2005; Musseau 2007). One-year-old males are thus seeking for a territory to install themselves as first time breeders and could be more motivated to escalate than older birds that return to their previous breeding territory.

The signalling status hypothesis (Lyon & Montgomerie 1986) proposed that the delayed maturation plumage evolved to reduce aggressiveness from older males. Previous studies either observational or with stuffed dummies did not support this hypothesis in the black redstarts (Cuadrado 1995; Landmann & Kollinsky 1995; Schwarzová 2009). Our results indicate that males discriminate between the songs of one-year-old versus older males but contrary to the SSH predictions songs of young birds elicited stronger aggressive responses from older males.

Vocal response

Regarding the vocal response males belonging to both age categories sang less during playback periods than during the control dawn chorus period but also than during the post-playback period. Our finding parallels results reported in a German population with males $\geq 2Y$ old where birds reduced their song rate and preferred a physical challenge during a playback associated with the presentation of a stuffed dummy but increased their song rate after the playback (Apfelbeck *et al.* 2012). Our results suggest that this is an age-independent response to playback in the black redstart: during the playback birds try to locate the simulated intruder while immediately after the playback they affirm their territory through a vocal display.

Despite this general weak vocal activity during playback tests one-year-old males gave a stronger vocal response (based on song latency and vocal output) to songs of older males than to the songs of their own age category. They also responded stronger than $\geq 2Y$ old males when the songs of older males were broadcast. When looking at both components of the PCA in Figure 2 we observe that one-year old males gave at the same time the lowest approach response and the strongest vocal response to the songs of older males. This response pattern could be seen as a cautious response towards the songs of rivals with a higher fighting ability. Our results are not in the same line with those of a previous study in an Italian population of black redstarts where both grey and black males were reported to respond quicker to the songs of the same age category rivals (Cucco & Malacarne 1999). However we could not compare directly the results as the previous study showed only percentages of birds responding before different time periods but did not present average latency values.

Eventually we considered the timing of the tested birds songs relative to the playback songs by comparing the observed percentages of receiver songs that overlapped, were

overlapped or were in alternation with the playback songs to the expected values based on the average song durations in our population combined with the song rhythm used in our playback experiment. Response patterns were consistent no matter the age of the songs used for playback or the age of the tested birds: males avoided both overlapping or being overlapped by the playback stimuli and privileged instead singing in alternation with the playback songs and this was more visible for complete than for truncated songs. Male black redstarts seem to have a consistent age-independent vocal response to non-interactive short-term playback characterized by singing at a low rate and in alternation with the rival's songs.

Previous playback studies considering overlapping from the receiver's perceptive showed that birds interrupted or shortened their songs when they were overlapped by the playback (Naguib 1999; Hall, Illes & Vehrencamp 2006; Schmidt *et al.* 2007). However the response patterns of males to overlapping versus alternating playback treatments are variable across species. Some studies reported a more aggressive response when males were overlapped (Dabelsteen *et al.* 1997; Schmidt *et al.* 2007) while several others found no difference in aggressiveness between overlapping and alternating treatments (Dabelsteen *et al.* 1996; Osiejuk, Ratyńska & Cygan 2003; Mennill & Ratcliffe 2004; Hall, Illes & Vehrencamp 2006). Eventually a study considering the sender's perspective found that overlapping predicts an earlier retreat away from the speaker (Vehrencamp *et al.* 2007).

Perspectives

Our playback experiment indicates that male black redstarts can discriminate one-year-old versus older males on the basis of acoustic features and highlighted two age-related strategies: older males approached most often the loudspeaker during intrusion of grey (1Y old) males whereas one-year-old males produced more songs during intrusion of black (older)

males. These results confirm the importance of considering age effects in animal communication either from the receiver's perspective or from the sender's perspective. A couple of studies could identify the acoustic cues used to discriminate between young versus older males such as vocal consistency (de Kort *et al.* 2009b) or singing style (Poesel & Nelson 2012). Several differences between the songs of one-year-old versus those of older males were reported in an Italian population of black redstarts (Cucco & Malacarne 1999). However detailed song analyses of both singing style and song characteristics of the same two age classes revealed only minimal differences in our study population. Further work with modified signals is needed to identify the cues used for these differential responses to songs of different age classes.

References

- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Apfelbeck, B., Kiefer, S., Mortega, K.G., Goymann, W. & Kipper, S. (2012) Testosterone affects song modulation during simulated territorial intrusions in male black redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *PloS One*, **7**, e52009.
- Ballentine, B. (2009) The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Animal Behaviour*, **77**, 973–978.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv:1406.5823 [stat]*.

- Beecher, M.D. & Akçay, Ç. (2014) Friends and enemies: how social dynamics shape communication and song learning in song sparrows. *Animal Behavior*, Preager Yasukawa, K, Santa Barbara, CA.
- Catchpole, C.K. (1983) Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour*, **31**, 1217–1225.
- Cuadrado, M. (1995) Female-like plumage does not reduce aggression from adult male black redstarts *Phoenicurus ochrurus* in winter. *Ardea*, **83**, 431–434.
- Cucco, M. & Malacarne, G. (1999) Is the song of black redstart males an honest signal of status? *The Condor*, **101**, 689–694.
- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., Holland, J., Tobias, J.A. & Pedersen, S.B. (1997) The signal function of overlapping singing in male robins. *Animal Behaviour*, **53**, 249–256.
- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., Shepherd, M., Whittaker, X. & Pedersen, S.B. (1996) Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits? *Journal of Avian Biology*, **27**, 189–194.
- Dalziell, A.H. & Cockburn, A. (2008) Dawn song in superb fairy-wrens: a bird that seeks extrapair copulations during the dawn chorus. *Animal Behaviour*, **75**, 489–500.
- Desrochers, A. (1992) Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Animal Behaviour*, **43**, 885–894.
- Draganoiu, T.I., Moreau, A., Ravaux, L., Bonckaert, W. & Mathevon, N. (2014) Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the black redstart. *Behaviour*, **151**, 435–453.

- Draganoiu, T.I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M. (2005) Parental care and brood division in a songbird, the black redstart. *Behaviour*, **142**, 1495–1514.
- Edler, A.U. & Friedl, T.W.P. (2010) Plumage colouration, age, testosterone and dominance in male red bishops (*Euplectes orix*): a laboratory experiment. *Ethology*, **116**, 806–820.
- Enquist, M. (1985) Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behaviour*, **33**, 1152–1161.
- Galeotti, P., Saino, N., Perani, E., Sacchi, R. & Møller, A.R. (2001) Age-related song variation in male barn swallows. *Italian Journal of Zoology*, **68**, 305–310.
- Garamszegi, L.Z., Heylen, D., Møller, A.P., Eens, M. & Lope, F. de. (2005) Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology*, **16**, 580–591.
- Garamszegi, L.Z., Török, J., Hegyi, G., Szöllösi, E., Rosivall, B. & Eens, M. (2007) Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*, **113**, 246–256.
- Gil, D. & Gahr, M. (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 133–141.
- Hall, M.L., Illes, A. & Vehrencamp, S.L. (2006) Overlapping signals in banded wrens: long-term effects of prior experience on males and females. *Behavioral Ecology: Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology*, **17**, 260–269.
- Hawkins, G.L., Hill, G.E. & Mercadante, A. (2012) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 257–274.

Huet des Aunay, G., Bonckaert, W., Peckre, L., Marin-Cudraz, T., Cuminet, M., Mathez-

Loïc, M., Nagle, L. & Draganoiu, T.I. (in prep) No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstart.

Illes, A.E., Hall, M.L. & Vehrencamp, S.L. (2006) Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1907–1912.

Järvi, T., Radesäter, T. & Jakobsson, S. (1980) The song of the Willow warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scandinavica*, **11**, 236–242.

Kiefer, S., Scharff, C. & Kipper, S. (2011) Does age matter in song bird vocal interactions? Results from interactive playback experiments. *Frontiers in Zoology*, **8**, 29.

Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C. & Kipper, S. (2010) Singing the popular songs? Nightingales share more song types with their breeding population in their second season than in their first. *Ethology*, **116**, 619–626.

Kipper, S. & Kiefer, S. (2010) Chapter 3 - Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? *Advances in the Study of Behavior* pp. 77–118. Academic Press.

Kokko, H. (1998) Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology*, **12**, 739–750.

Komdeur, J., Oorebeek, M., Overveld, T. van & Cuthill, I.C. (2005) Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. *Behavioral Ecology*, **16**, 805–817.

- de Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Cramer, E.R.A. & Vehrencamp, S.L. (2009a) The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology*, **20**, 200–206.
- de Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A. & Vehrencamp, S.L. (2009b) Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 2315–2321.
- Kroodsma, D.E., Byers, B.E., Goodale, E., Johnson, S. & Liu, W.-C. (2001) Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour*, **61**, 1029–1033.
- Landmann, A. & Kollinsky, C. (1995) Territory defence in black redstarts, *Phoenicurus ochruros*: effects of intruder and owner age? *Ethology*, **101**, 121–129.
- Lemon, R.E., Perreault, S. & Weary, D.M. (1994) Dual strategies of song development in American redstarts, *Setophaga ruticilla*. *Animal Behaviour*, **47**, 317–329.
- Lyon, B.E. & Montgomerie, R.D. (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males? *Evolution*, **40**, 605–615.
- Manning, J.T. (1985) Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology*, **116**, 349–354.
- McGregor, P.K. (2000) Playback experiments: design and analysis. *acta ethologica*, **3**, 3–8.
- Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M. (2004) Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, **67**, 441–450.
- Musseau, R. (2007) Stratégies d'occupation spatiale chez le rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*) en période de reproduction. Habitat, fidélité, philopatrie et dispersion. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.

- Naguib, null. (1999) Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour*, **58**, 1061–1067.
- Nicolai, B. (2002) Ecology and breeding biology of black redstart *Phoenicurus ochruros gibraltarensis* (S.G. GMELIN 1774) in Halberstadt. *Ornithol. Jber. Mus. Heineanum*, **20**, 3–55.
- O’Loghlen, A.L. & Rothstein, S.I. (1995) Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **36**, 251–259.
- Osiejuk, T.S., Ratyńska, K. & Cygan, J.P. (2003) Signal value of alternating and overlapping singing in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Journal of Ethology*, **22**, 55–61.
- Podos, J., Lahti, D.C. & Moseley, D.L. (2009) Chapter 5 - Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Advances in the Study of Behavior* pp. 159–195. Academic Press.
- Poesel, A., Kunc, H.P., Foerster, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B. (2006) Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, **72**, 531–538.
- Poesel, A. & Nelson, D.A. (2012) Delayed song maturation and territorial aggression in a songbird. *Biology Letters*, **8**, 369–371.
- R Core Team. (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rohwer, S. & Butcher, G.S. (1988) Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *The American Naturalist*, **131**, 556–572.

- Rohwer, S., Fretwell, S.D. & Niles, D.M. (1980) Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist*, **115**, 400–437.
- Sakata, J.T. & Vehrencamp, S.L. (2012) Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 201–209.
- Schmidt, R., Amrhein, V., Kunc, H.P. & Naguib, M. (2007) The day after: effects of vocal interactions on territory defence in nightingales. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 168–173.
- Schwarzová, L. (2009) Aggressive behaviour in subadult and adult black redstarts: status-signalling strategy? *Journal of Ethology*, **28**, 45–52.
- Searcy, W.A. & Beecher, M.D. (2009) Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, **78**, 1281–1292.
- Stewart, R.L.M., Francis, C.M. & Massey, C. (2002) Age-related differential timing of spring migration within sexes in passerines. *The Wilson Bulletin*, **114**, 264–271.
- Trivers, R. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual selection and the descent of men 1871-1971*, B. Campbell pp. 136–179. Adline Press, Chicago, IL.
- Vehrencamp, S.L., Hall, M.L., Bohman, E.R., Depeine, C.D. & Dalziell, A.H. (2007) Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology*, **18**, 849–859.
- Vehrencamp, S.L., Yantachka, J., Hall, M.L. & Kort, S.R. de. (2013) Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**, 409–419.

Wegglar, M. (2001) Age-related reproductive success in dichromatic male black redstarts

Phoenicurus ochruros: Why are yearlings handicapped? *Ibis*, **143**, 264–272.

Wilson, D.R., Bitton, P.-P., Podos, Jeffrey & Mennill, D.J. (2014) Uneven sampling and the

analysis of vocal performance constraints. *The American Naturalist*, **183**, 214–228.

Discussion générale – partie II

Les résultats obtenus dans cette partie nous confortent dans l'idée qu'un plus grand nombre de travaux intégratifs sont nécessaires dans le domaine du signalement de l'âge dans le chant. En effet, nous observons une discrimination de l'âge dans les expériences de repasse de chants, nous indiquant que le chant des mâles de rougequeue noir porte un signal relatif à l'âge. Cependant, l'analyse acoustique des chants n'a montré que d'infimes variations relative à l'âge des oiseaux, lesquelles après corrections statistiques ne permettent pas de dégager un pattern vocal spécifique à une classe d'âge.

Cette absence de variations dans la production des chants (c.-à-d. la diversité des répertoires, la structure temporelle et fréquentielle des chants et les performances vocales) entre les mâles gris, âgés d'un an et les mâles noirs ≥ 2 ans, semblerait nous indiquer de prime abord que les mâles de rougequeue noir ne semblent pas signaler leur âge sur la base de signaux acoustiques comme cela a pu être décrit chez diverses espèces pour lesquelles certains de ces paramètres varient avec l'âge (Kipper & Kiefer 2010).

Nos résultats ne corroborent pas non plus une précédente analyse menée par Cucco & Malacarne sur une autre population de mâles de rougequeue noir provenant d'une région alpine d'Italie où certains paramètres temporels et fréquentsiels des strophes variaient en fonction de l'âge (Cucco & Malacarne 1999). Or, l'ensemble de ces différences observées ne se retrouve pas dans notre population. De telles différences entre ces deux études pourraient provenir du fait qu'elles sont menées sur deux populations, très éloignées géographiquement, vivant de surcroît dans des environnements très différents – une population en milieu montagneux comparée à notre population en milieu urbain. En effet, chez plusieurs espèces d'oiseaux, il a été montré que des divergences dans les vocalisations entre individus de la même espèce pouvaient être la conséquence d'une adaptation aux propriétés acoustiques de leur environnement (Slabbekoorn & Smith 2002). Par exemple, nous savons que le milieu

urbain peut affecter les vocalisations des mâles à la fois sur des paramètres temporels et fréquentiels (Patricelli & Blickley 2006; Slabbekoorn 2013; Brumm 2013). Un élargissement à d'autres populations encore permettrait donc de trancher cette question sur une possible maturation retardée du chant.

L'unique paramètre vocal évoluant dans le même sens que l'étude de Cucco & Malacarne (1999) est le nombre de syllabes qui constitue les strophes de début, et ce avant l'application de la correction statistique dans notre analyse. Néanmoins, ce point de convergence entre les deux études, basé sur un unique paramètre vocal non corrigé, ne permet pas à lui seul d'affirmer un quelconque signalement de l'âge chez les mâles de rougequeue noir dans notre population. Ainsi, les mâles de notre population ne semblent pas montrer de maturation retardée du chant comme cela a pu être observé chez diverses espèces, comme par exemple le rossignol philomèle (Kiefer *et al.* 2006) ou l'hirondelle rustique (Galeotti *et al.* 2001; Garamszegi *et al.* 2005). Cela pourrait provenir du fait qu'en fin de saison de reproduction avant le départ en migration, les mâles adultes reprennent une activité importante de chant (Wegglar 2000). Ainsi, les jeunes mâles nés au cours de l'année ont la possibilité de s'imprégner des chants alentours pour ainsi parfaire leur chant par une certaine pratique vocale (Nicolai 1992). Afin d'amener des réponses en ce sens, il serait intéressant de mener des enregistrements de ces jeunes mâles avant leur départ en migration.

De plus, il est aussi important de mentionner que dans cette étude, l'âge des mâles appartenant à la catégorie « ≥ 2 ans » n'est pas précisément connu, apportant un possible biais. Cela pourrait éventuellement être le cas d'un effet de sénescence dans notre population de mâles noirs. En effet, chez les animaux, la performance de reproduction suit souvent une croissance avec l'âge pour atteindre un plateau avant de diminuer à un âge plus avancé (Forslund & Pärt 1995). Il est intéressant de penser que si la qualité génétique d'un individu

ainsi que sa fertilité diminue à partir d'un certain âge, alors il en est de même pour des comportements sexuellement sélectionnés, par exemple comme cela peut être le cas pour le chant de la mésange charbonnière (Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens 2012). Un effet de sénescence pourrait aussi en partie expliquer le fait qu'entre nos deux classes d'âge aucune différence ne soit apparue dans les multiples paramètres vocaux mesurés. Par conséquent, afin de contrôler cet effet possible, il serait nécessaire de compléter cette méthode transversale par une approche longitudinale.

Les résultats de notre étude sur les chants de rougequeue noir, une espèce à maturation retardée du plumage, vont aussi à l'encontre des prédictions de Cucco & Malacarne (2000) qui révélaient dans une méta-analyse une association entre le délai de maturation du plumage et une maturation retardée du chant – la plupart des espèces qui présentent une maturation retardée du plumage connaissent une maturation retardée du chant. Ce lien entre la maturation retardée du plumage et du chant est justifié par le fait que chez les oiseaux les signaux acoustiques et visuels sont des caractères sexuels secondaires. Ces traits peuvent fournir indépendamment les uns des autres des informations sur la condition et le statut d'un individu. Or, ces traits peuvent aussi être exploités en parallèle comme signaux multiples. En effet, l'investissement dans un plumage peut être coûteux pour les individus ce qui fait que ce plumage dépend en partie de la condition du mâle lors de la mue. Chez le rougequeue noir, cette mue se produit hors période de reproduction (c-à-d. avant le départ en hivernage soit après la reproduction). Il est alors possible de penser que le plumage présenté en période de reproduction ne permet pas d'indiquer de manière fiable la qualité d'un mâle. En effet, des mesures de testostérone circulante réalisées en période de reproduction ne montraient pas de différences entre les mâles gris et les mâles noirs (Schwarzová, Fuchs & Frynta 2010). Cependant, Weggler (2001) montrait que les mâles gris avaient un succès reproducteur plus faible que les mâles noirs ce qui serait la conséquence d'un moins bon accès aux femelles et

d'un appariement avec des femelles non expérimentées, laissant penser qu'un lien existerait tout de même entre la qualité d'un mâle et son plumage. Par conséquent, même si les mâles de rougequeue noir ne développent pas spécifiquement un plumage nuptial, ce lien entre la qualité d'un individu et son plumage devrait être exploré notamment lors d'interactions intersexuelles afin de mieux comprendre les causes de ces performance reproductives (Forslund & Pärt 1995).

Une hypothèse souvent avancée à ces maturations retardées de signaux acoustiques ou visuels est que ces signaux permettraient un signalement du statut de l'individu (Lyon & Montgomerie 1986). Si cette hypothèse de signalement de statut a été avancée chez certaines espèces pour expliquer que les jeunes mâles qui présentaient une maturation retardée du plumage subissaient moins d'attaques de la part de congénères plus âgés (Lyon & Montgomerie 1986; Hawkins, Hill & Mercadante 2012), chez le rougequeue noir, nous n'avons pas pu observer ce type de phénomène à partir de paramètres vocaux.

Un autre aspect des modifications apportées dans le chant en fonction de l'âge est le développement de stratégies interactives. Le peu d'études de repasse qui ont testé des oiseaux en prenant en compte leur âge ont trouvé des patterns de réponse différents (Cucco & Malacarne 1999; Vehrencamp *et al.* 2007; Osiejuk, Łosak & Dale 2007). De la même manière, lors de nos expériences de repasse de chants simulant l'intrusion d'un rival, les mâles présentaient bien des patterns de réponses spécifiques, lesquels dépendaient à la fois de l'âge des mâles testés et de l'âge de l'intrus simulé par les chants diffusés (à chaque fois mâles d'un an vs. mâles ≥ 2 ans). Toutefois, contrairement à ce qui est prédit par l'hypothèse du signalement du statut, les mâles plus âgés ont eu un comportement d'approche plus marqué envers les chants des mâles d'un an. L'usage de comportements d'approche est souvent décrit comme une stratégie de défense territoriale très agressive chez les mâles plus

âgés. En effet, dans des situations de conflit, un fort niveau d'approche des diffuseurs est souvent considéré comme le plus haut niveau dans l'escalade d'un conflit. C'est la raison pour laquelle, un fort niveau d'approche est souvent associé à une meilleure habileté au combat et/ou à une plus forte motivation à l'escalade d'un conflit (Searcy & Beecher 2009).

Si les capacités à combattre sont associées aux niveaux d'approche des individus, alors les individus qui ont les meilleures habiletés au combat sont aussi ceux répondant le plus avec des approches du diffuseur (Enquist 1985). Au cours de nos repasses, les mâles noirs plus âgés sont les individus qui répondent le plus par ces comportements d'approche. Par conséquent, ces mâles noirs seraient les individus avec les meilleures habiletés au combat. Ce mécanisme rejoint en effet l'idée que les mâles plus âgés occuperaient plus souvent des situations dominantes (Edler & Friedl 2010) et qu'ils bénéficieraient d'avantages compétitifs, lesquels reposeraient sur une qualité génétique supérieure et une meilleure condition dont une plus grande expérience de vie (Andersson 1994). De plus, ces avantages compétitifs ne joueraient pas qu'en faveur de l'habileté à combattre mais auraient aussi des conséquences en termes de motivation à l'escalade d'un conflit.

Or, la motivation à l'escalade d'un conflit dépendrait aussi du contexte et des enjeux du conflit. En période de reproduction, les mâles cherchent donc à établir, dans un premier temps, un territoire, qu'il faudra défendre, pour ensuite trouver une partenaire sexuelle. Cette compétition pour des ressources pousse donc les mâles à adopter certaines stratégies plutôt que d'autres en fonction des compétiteurs rencontrés. Chez le rougequeue noir, les mâles noirs ont un haut degré de fidélité au site de reproduction de l'année précédente (Draganoiu *et al.* 2005; Musseau 2007) avec une arrivée sur le site de reproduction plus précoce que les mâles gris (Wegglar 2001). Les mâles de première année ne s'étant jamais reproduits n'ont alors aucun territoire établi et n'ont que très peu, voire aucune expérience dans les conflits de

territoire. Ce manque d'expérience dans les conflits et cette recherche de territoire accrue, chez les jeunes mâles en période de reproduction, peut également expliquer les comportements très agressifs des mâles plus âgés, qui évalueraient leurs jeunes adversaires à la fois comme des individus plus faibles car manquant d'expérience, mais aussi plus « agressifs » car à la conquête de nouveaux territoires. De plus, ce manque d'expérience ferait alors en sorte que ces jeunes mâles s'installent en périphérie de mâles plus âgés dont la présence témoigne d'un territoire de qualité permettant la survie des occupants ainsi que leur reproduction (Landmann & Kollinsky 1995a). Ce mécanisme ferait que de jeunes mâles entreraient alors très souvent en contact avec des mâles plus âgés, favorisant cette discrimination des mâles en fonction de leur âge.

Cette discrimination ne serait donc pas en faveur des jeunes mâles, comme prédit par l'hypothèse du signalement du statut de subordination (Lyon & Montgomerie 1986) mais plutôt à leur détriment, puisqu'ils subissent davantage d'attaques que les mâles plus âgés. Nos résultats diffèrent aussi sur ce point par rapport aux observations faites par Cucco & Malacarne qui montraient que davantage de mâles noirs répondaient à la diffusion de chants de mâles noirs, tandis que plus de mâles d'un an répondaient à la repasse de mâles gris (Cucco & Malacarne 1999). Cependant, nos résultats rejoignent ceux issus d'études qui montraient chez le troglodyte barré que les mâles manifestaient des réponses plus agressives en réponse à des chants moins performants et à des chants de jeunes mâles (de Kort *et al.* 2009a, 2009b). De plus, le pattern de réponse de nos mâles se rapproche de celui observé dans une population urbaine tchèque chez laquelle, il était testé cette hypothèse d'un signalement du statut en simulant l'intrusion d'un rival gris ou noir par l'utilisation de leurres (Schwarzová 2009). Dans cette étude, les mâles noirs et gris adoptaient des stratégies interactives différentes. Les mâles noirs présentaient de fortes réactions à l'intrusion d'un mâle sur leur territoire avec une réponse qui semblait d'autant plus forte si le leurre présenté était gris.

Ainsi, les mâles gris d'un an ne profiteraient pas d'une diminution des attaques portées par des congénères plus âgés. Tandis que, dans cette même étude, les mâles d'un an produisaient davantage de vocalisations en présence d'un compétiteur de même âge. Néanmoins, il reste encore, à ce jour, à approfondir les différents types de réponses vocales utilisées par les individus lors de ces interactions par l'étude des paramètres vocaux impliqués dans ces stratégies comportementales et la recherche de corrélats fonctionnels pour ces changements lors d'expérience de repasse.

L'hypothèse proposée par Procter-Gray & Holmes (1981), puis reprise par Studd & Robertson (1985b), d'un investissement réduit dans la reproduction apporte une justification aux observations faites chez des espèces à maturation retardée du plumage dont les jeunes mâles adoptent des comportements jugés comme moins agressifs envers un diffuseur ou un leurre. Ce principe alternatif suggère que le plumage de type femelle des jeunes adultes reflèterait un investissement réduit dans la reproduction en raison d'une trop grande inexpérience qui procurerait un désavantage compétitif vis-à-vis des mâles plus âgés. D'après ces auteurs, la sélection favoriserait un investissement réduit pour les jeunes adultes chez les espèces à espérance de vie relativement longue, avec un fort niveau de compétition pour la reproduction lors de laquelle les jeunes mâles adultes auraient un désavantage sélectif. C'est une alternative à bas coût dans laquelle les jeunes mâles adultes sont sexuellement matures sans pour autant être capables de produire un effort de reproduction maximal. Cet investissement réduit se manifesterait aussi chez ces jeunes mâles adultes par des arrivées plus tardives sur les sites de reproduction et leur plumage non définitif.

En conclusion, que ce soit sur la base de signaux visuels ou acoustiques, il est possible d'observer chez les mâles de rougequeue noir une discrimination des compétiteurs en fonction de leur âge. Le développement du chant et la maturation retardée du plumage chez le

rougequeue noir auraient suivi des chemins évolutifs différents. Ces résultats confirment donc l'importance de considérer les effets de l'âge dans la communication que ce soit d'un point de vue de l'émetteur ou de celui du receveur. De plus amples investigations demeurent également nécessaires puisque les résultats chez le rougequeue noir ne concordent pas tous vers un même point. Par conséquent, des travaux supplémentaires sont essentiels afin d'identifier les indices acoustiques utilisés pour la discrimination des chants responsables de ces patterns de réponses qui varient en fonction des classes d'âges des compétiteurs, ainsi que la mise en œuvre d'études longitudinales, qui par un suivi à long terme, permettront la prise en compte de facteurs génétiques dans l'interprétation des variations liées à l'âge dans les analyses acoustiques.

Conclusion

Dans ce manuscrit, nous avons pu voir qu'un signal de communication comme le chant, lors de la sélection sexuelle, pouvait être porteur d'informations relatives à l'âge de l'individu émetteur et que la dégradation de ce signal pouvait avoir des répercussions sur les informations perçues par le récepteur.

Les recherches menées au cours de cette thèse relatives aux informations portées par les chants montrent qu'il est difficile de déterminer chez le rougequeue noir les paramètres acoustiques qui pourraient être en lien avec l'âge des individus. En effet, nos travaux n'ont pas réussi à rejoindre ceux précédemment trouvés dans une population des Alpes qui constataient une maturation retardée du chant (Cucco & Malacarne 1999). Il apparaît donc nécessaire de répliquer ces multiples mesures acoustiques sur diverses populations afin de trancher cette question qui demeure en suspens. De plus, ces deux études ont été menées avec une approche transversale. Il serait donc là aussi intéressant de poursuivre les recherches en employant une approche longitudinale notamment pour exclure tout effet de sénescence (Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens 2012). Toutefois, malgré nos mesures infructueuses des paramètres acoustiques, il est apparu lors des expériences de repasses que les mâles discriminaient les chants sur la base de l'âge puisque ceux-ci adoptaient des stratégies interactives différentes en fonction de leur âge et celui de leur compétiteur, ceci appuyant l'idée que le chant contenait des informations relatives à l'âge des individus. À l'instar de nombreuses espèces (Kipper & Kiefer 2010), il semble donc apparaître chez le rougequeue noir que l'âge soit un critère à prendre en compte dans le chant des mâles.

Le chant est principalement étudié chez les mâles ce qui a pour conséquence que les études cherchant des différences vocales liées à l'âge s'intéressent là encore le plus souvent aux mâles. Or, chez plusieurs espèces d'oiseaux, les femelles produisent elles aussi des chants. Il serait donc aussi pertinent de rechercher des différences liées à l'âge chez les

femelles des espèces concernées car, à ce jour, seulement deux études ont pu rapporter des variations dans les chants de ces femelles en fonction de l'âge (Langmore *et al.* 1996; Pavlova, Pinxten & Eens 2010). De la même manière pour les expériences de repasse, ces tests simulent souvent des interactions mâle-mâle, pour lesquelles nous obtenons des réponses qui peuvent être spécifiques à ce type d'interaction. Il serait alors très intéressant de reproduire ces expériences de repasses lors d'interactions intersexuelles afin d'observer les réponses des femelles à ce type de différences liées à l'âge. De la même manière que ces paramètres acoustiques peuvent être des signatures individuelles, donc porteurs d'informations (individualité ou dans notre étude l'âge), il serait nécessaire de continuer les recherches afin de montrer que ces informations peuvent être exploitées par les individus receveurs des signaux qu'ils soient de même sexe ou de sexe opposé (de Kort *et al.* 2009b; Cucco & Malacarne 1999; Ballentine 2009). Ainsi, cela permettrait de collecter davantage de renseignements concernant les informations qu'un signal comme le chant peut véhiculer aux congénères. Comme nous avons pu le voir, l'âge peut effectivement être un critère très important à prendre en compte que ce soit lors d'un combat ou d'une opportunité de reproduction.

Pour que ce type d'informations soit correctement perçu par un receveur, le signal doit pouvoir être correctement transmis dans l'environnement. Or, il a été constaté que la perception des chants d'oiseaux était perturbée en présence de bruit urbain.

À la lecture des différents travaux menés concernant les effets potentiels de l'urbanisation sur la biodiversité des espaces urbains, il apparaît dorénavant que les activités humaines perturbent l'installation de certaines espèces en ville. Dans un premier temps, l'éclairage nocturne avait été révélé comme une première contrainte typique de l'environnement urbain, pour laquelle des effets avaient été constatés en ce qui concerne des

comportements phénologiques, comme la migration et la reproduction, mais aussi des effets relatifs au rythme circadien, avec des conséquences au niveau endocrine et neurobiologique (Spoelstra & Visser 2013). Or, depuis quelques décennies, il a été montré qu'une autre contrainte typique des milieux « anthropisés », le bruit basse fréquence, peut affecter la communication d'espèces qui utilisent ces mêmes basses fréquences pour communiquer dont notamment les oiseaux chanteurs (Slabbekoorn 2013). Sachant l'importance de la communication acoustique pour la reproduction chez les oiseaux, la perturbation de cette communication par le bruit urbain peut être un des facteurs affectant le succès reproducteur.

C'est effectivement ce que nos travaux ont confirmé puisque le bruit diminuait aussi bien la réceptivité sexuelle des femelles que leur investissement dans les œufs, venant à l'appui de l'allocation différentielle de ressources (Burley 1988). Aussi, nos résultats se retrouvaient en droite ligne de ceux précédemment obtenus sur le succès reproducteur que ce soit sur la ponte (Halfwerk *et al.* 2011b), le développement des jeunes au nid (Potvin & MacDougall-Shackleton 2015) ou les soins parentaux (Schroeder *et al.* 2012). Nos résultats suggèrent un mécanisme d'action possible du bruit, le masquage acoustique réduirait l'attractivité des chants pour les femelles et affecterait la stimulation des femelles lors des périodes de ponte. En affectant l'attractivité des chants, il serait aussi intéressant de vérifier lors de prochains travaux si ce masque de bruit affecte la fiabilité du signal lors de l'évaluation de la qualité des mâles et ce qui influencerait sur le choix de partenaire.

Ce mécanisme d'action du bruit n'est toutefois pas le seul car des recherches ont pu montrer que le bruit avait aussi des effets sur la morphologie, la physiologie, ou bien encore sur d'autres comportements (par exemple la vigilance, le fourragement etc.) et que ces effets pouvaient être en lien avec un mécanisme de stress (Swaddle *et al.* 2015). La plupart des travaux ne s'intéressent qu'à des réponses à court terme en mettant en évidence soit une

flexibilité comportementale soit une plasticité développementale. Néanmoins, de nouvelles recherches ont montré aussi que le bruit urbain réduisait aussi la taille des télomères des oisillons (information prédisant la longévité d'un individu) (Meillère *et al.* 2015b), nous indiquant qu'au-delà des effets à court terme, il serait là aussi intéressant de mesurer et de comprendre les effets du bruit à moyen et long terme.

Dans ce manuscrit, nous nous sommes focalisés sur un bruit dit « urbain ». Cependant, il est à noter que ce bruit de basse fréquence n'est pas toujours localisé en ville. En effet, même si ce bruit est produit par les activités humaines, il n'est toutefois pas réservé qu'à la ville. Il en est de même dans les mers et océans dans lesquels nos activités de transport et d'exploitation des ressources maritimes (pêches, pétrole, etc.) viennent polluer ce milieu avec là encore des conséquences pour les poissons et cétacés qui peuvent être proches de celles observées dans un milieu aérien (Slabbekoorn *et al.* 2010).

Plus généralement, il est aujourd'hui visible que l'homme exerce sur son environnement des contraintes de plus en plus présentes à mesure qu'il se développe. Ajouté à ces pollutions, il faut aussi noter que l'urbanisation croissante conduit à une fragmentation et une réduction des espaces de vie pour la faune (McKinney 2002). Cette séparation des milieux, par l'instauration de barrières humaines empêchant tout mouvement entre différents sites de vie, peut également conduire à menacer la biodiversité en favorisant la divergence génétique entre de petites populations isolées et en diminuant la diversité génétique pour chacune de ces populations (Delaney 2013).

Enfin, malgré le fait que cette urbanisation croissante affecte négativement la biodiversité, elle permet aussi d'ouvrir une fenêtre sur les processus mis en œuvre dans la sélection naturelle, dont les connaissances qui en résultent permettront le développement d'outils utiles à la conservation de ces espèces.

Références bibliographiques

- Alatalo, R.V., Lundberg, A. & Glynn, C. (1986) Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, **323**, 152–153.
- Andersson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Appeltants, D., Del Negro, C. & Balthazart, J. (2002) Noradrenergic control of auditory information processing in female canaries. *Behavioural Brain Research*, **133**, 221–235.
- Arnaiz-Villena, A., Alvarez-Tejado, M., Ruiz-del-Valle, V., Garcia-de-la-Torre, C., Varela, P., Recio, M.J., Ferre, S. & Martinez-Laso, J. (1999) Rapid radiation of canaries (Genus *Serinus*). *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 2.
- Ballentine, B. (2009) The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Animal Behaviour*, **77**, 973–978.
- Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S. (2004) Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, **15**, 163–168.
- Barber, J.R., Crooks, K.R. & Fristrup, K.M. (2010) The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 180–189.
- 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.
- Bee, M.A. & Swanson, E.M. (2007) Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, **74**, 1765–1776.

- Bentley, G.E., Wingfield, J.C., Morton, M.L. & Ball, G.F. (2000) Stimulatory effects on the reproductive axis in female songbirds by conspecific and heterospecific male song. *Hormones and Behavior*, **37**, 179.
- Bitton, P.-P., O'Brien, E.L. & Dawson, R.D. (2007) Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Animal Behaviour*, **74**, 1777–1784.
- Bluhm, C.K. & Gowaty, P.A. (2004) Reproductive compensation for offspring viability deficits by female mallards, *Anas platyrhynchos*. *Animal Behaviour*, **68**, 985–992.
- Bonato, M., Evans, M.R. & Cherry, M.I. (2009) Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich, *Struthio camelus*. *Animal Behaviour*, **77**, 1027–1032.
- Botero, C.A., Rossman, R.J., Caro, L.M., Stenzler, L.M., Lovette, I.J., De Kort, S.R. & Vehrencamp, S.L. (2009) Syllable type consistency is related to age, social status, and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal behaviour*, **77**, 701–706.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011) *Principles of Animal Communication*, Second Edition by Bradbury J. W. and Vehrencamp S. L. Sunderland MA: Sinauer Associates.
- Brainard, M.S. & Doupe, A.J. (2002) What songbirds teach us about learning. *Nature*, **417**, 351–358.
- Brenowitz, E.A., Margoliash, D. & Nordeen, K.W. (1997) An introduction to birdsong and the avian song system. *Journal of Neurobiology*, **33**, 495–500.
- Brommer, J.E. (2000) The evolution of fitness in life-history theory. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **75**, 377–404.

- Brooks, R. & Kemp, D.J. (2001) Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 308–313.
- Brown, C.R. (1984) Light-breasted purple martins dominate dark-breasted birds in a roost: implications for female mimicry. *The Auk*, **101**, 162–164.
- Bruinzeel, L.W. & Pol, M. van de. (2004) Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behavioral Ecology*, **15**, 290–296.
- Brumm, H. (2004) The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 434–440.
- Brumm, H. (2013) *Animal Communication and Noise*. Springer Science & Business Media.
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. (2005) Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* (ed B.-A. in the S. of Behavior), pp. 151–209. Academic Press.
- Burley, N. (1981) Mate choice by multiple criteria in a monogamous species. *The American Naturalist*, **117**, 515–528.
- Burley, N. (1988) The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *The American naturalist*, **132**, 611–628.
- Byers, B.E. (2007) Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology*, **18**, 130–136.
- Byers, J.A. & Waits, L. (2006) Good genes sexual selection in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 16343–16345.
- Callewaert, L. & Michiels, C.W. (2010) Lysozymes in the animal kingdom. *Journal of Biosciences*, **35**, 127–160.

- Catchpole, C.K. (1980) Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, **74**, 149–166.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (2008) *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 2 edition. Cambridge University Press, Cambridge England ; New York.
- Christians, J.K. (2002) Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **77**, 1–26.
- Clutton-Brock, T. (2009) Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, **77**, 3–11.
- Collins, S.A., Hubbard, C. & Houtman, A.M. (1994) Female mate choice in the zebra finch: the effect of male beak colour and male song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 21–25.
- Collis, K. & Borgia, G. (1993) The costs of male display and delayed plumage maturation in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Ethology*, **94**, 59–71.
- Côté, I.M. & Hunte, W. (1993) Female redlip blennies prefer older males. *Animal Behaviour*, **46**, 203–205.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004) Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 771–783.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. (2006) Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*, **16**, R755–R765.
- Cramer, E.R.A. (2013) Vocal deviation and trill consistency do not affect male response to playback in house wrens. *Behavioral Ecology*, **24**, 412–420.

- Cramp, S. (1988) *Phoenicurus ochruros*, black redstart. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of the Western Palearctic*, Oxford University Press pp. pp. 683–695. S. Cramp, Oxford.
- Cuadrado, M. (1995) Female-like plumage does not reduce aggression from adult male black redstarts *Phoenicurus ochrurus* in winter. *Ardea*, **83**, 431–434.
- Cucco, M. & Malacarne, G. (1999) Is the song of black redstart males an honest signal of status? *The Condor*, **101**, 689–694.
- Cucco, M. & Malacarne, G. (2000) Delayed maturation in passerine birds: an examination of plumage effects and some indications of a related effect in song. *Ethology Ecology & Evolution*, **12**, 291–308.
- Cunningham, E.J.A. & Russell, A.F. (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*, **404**, 74–77.
- Curio, E. (1983) Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, **125**, 400–404.
- Dahlgren, J. (1990) Females choose vigilant males: an experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix*. *Animal Behaviour*, **39**, 646–651.
- Dale, S. (2006) Intraspecific variation in coloration. *Bird coloration, volume II: function and evolution*, Harvard University Press pp. pp. 36–86. G. E. Hill and K. J. McGraw, Cambridge, Mass.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (2005) *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod.
- Darwin, C.R. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle or Life*. John Murray, London.

- Darwin, C.R. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 1st edition. John Murray, London.
- Dawson, A., King, V.M., Bentley, G.E. & Ball, G.F. (2001) Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms*, **16**, 365–380.
- Delaney, K.S. (2013) Landscape genetics of urban bird populations. *Avian Urban Ecology* (eds D. Gil, & H. Brumm), pp. 143–154. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Dentressangle, F., Boeck, L. & Torres, R. (2008) Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1899–1908.
- Derrickson, K.C. (1988) Variation in repertoire presentation in northern mockingbirds. *The Condor*, **90**, 592–606.
- Deviche, P. & Davies, S. (2014) Chapter 8 - Reproductive phenology of urban birds: environmental cues and mechanisms. *Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations*, Oxford University Press pp. 98–115. Gil, D. & Brumm, H.
- Dominoni, D.M., Goymann, W., Helm, B. & Partecke, J. (2013a) Urban-like night illumination reduces melatonin release in European blackbirds (*Turdus merula*): implications of city life for biological time-keeping of songbirds. *Frontiers in Zoology*, **10**, 60–69.
- Dominoni, D., Quetting, M. & Partecke, J. (2013b) Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**, 20123017.

- Doucet, S.M., McDonald, D.B., Foster, M.S., Clay, R.P. & Lank, D.B. (2007) Plumage development and molt in long-tailed manakins (*chiroxiphia linearis*): variation according to sex and age. *The Auk*, **124**, 29–43.
- Draganoiu, T.I. (2005) *Investissement Parental et Reconnaissance Acoustique Entre Parents et Jeunes Chez Un Espèce D'oiseaux Chanteurs, Le Rougequeue Noir, Phoenicurus Ochrurus*. Thèse de Doctorat, Université Paris X, Nanterre.
- Draganoiu, T.I., Moreau, A., Ravaux, L., Bonckaert, W. & Mathevon, N. (2014) Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the black redstart. *Behaviour*, **151**, 435–453.
- Draganoiu, T.I., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2002) Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 2525–2531.
- Draganoiu, T.I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M. (2005) Parental care and brood division in a songbird, the black redstart. *Behaviour*, **142**, 1495–1514.
- Dwyer, R.G., Bearhop, S., Campbell, H.A. & Bryant, D.M. (2013) Shedding light on light: benefits of anthropogenic illumination to a nocturnally foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 478–485.
- Edler, A.U. & Friedl, T.W.P. (2010) Plumage colouration, age, testosterone and dominance in male red bishops (*Euplectes orix*): a laboratory experiment. *Ethology*, **116**, 806–820.
- Eldridge, J.L. & Krapu, G.L. (1988) The influence of diet quality on clutch size and laying pattern in mallards. , **105**, 102–110.

- Enquist, M. (1985) Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behaviour*, **33**, 1152–1161.
- Erard, C. (1994) Rougequeue noir, *Phoenicurus ochruros*. *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France 1985-1989*, Société Ornithologique de France pp. pp. 506–507. D. Yeatman-Berthelot & G. Jarry, Paris.
- Faivre, B., Grégoire, A., Préault, M., Cézilly, F. & Sorci, G. (2003) Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science (New York, N.Y.)*, **300**, 103.
- Ficken, M.S. & Ficken, R.W. (1967) Age-specific differences in the breeding behavior and ecology of the American redstart. *The Wilson Bulletin*, **79**, 188–199.
- Fisher, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*, 1 edition. Oxford University Press, Oxford.
- Follett, B.K., Hinde, R.A., Steel, E. & Nicholls, T.J. (1973) The influence of photoperiod on nest building, ovarian development and luteinizing hormone secretion in canaries (*Serinus canarius*). *Journal of Endocrinology*, **59**, 151–162.
- Forslund, P. & Pärt, T. (1995) Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374–378.
- Foster, M.S. (1987) Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution*, **41**, 547–558.
- Francis, C.D. & Barber, J.R. (2013) A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 305–313.

- Francis, C.D., Ortega, C.P. & Cruz, A. (2009) Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current biology: CB*, **19**, 1415–1419.
- Fraser, B. (2011) Costly signalling theories: beyond the handicap principle. *Biology & Philosophy*, **27**, 263–278.
- Frost, R.A., Herringshaw, D. & McKay, C.R. (1982) Apparent bigamy by black redstart. *British Birds*, 89–90.
- Fuller, R.C., Houle, D., Travis, J., Price, A.E.T. & Losos, E.J.B. (2005) Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences. *The American Naturalist*, **166**, 437–446.
- Fuller, R.A., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2007) Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, **3**, 368–370.
- Galeotti, P., Saino, N., Perani, E., Sacchi, R. & Møller, A.R. (2001) Age-related song variation in male barn swallows. *Italian Journal of Zoology*, **68**, 305–310.
- Garamszegi, L.Z., Heylen, D., Møller, A.P., Eens, M. & Lope, F. de. (2005) Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology*, **16**, 580–591.
- Garamszegi, L.Z., Török, J., Hegyi, G., Szöllösi, E., Rosivall, B. & Eens, M. (2007) Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*, **113**, 246–256.
- Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T.I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G. & Leboucher, G. (2013) Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Animal Behaviour*, **85**, 679–684.

- Garcia-Fernandez, V., Guasco, B., Tanvez, A., Lacroix, A., Cucco, M., Leboucher, G. & Malacarne, G. (2010) Influence of mating preferences on yolk testosterone in the grey partridge. *Animal Behaviour*, **80**, 45–49.
- Géroutet, P. (1984) Le rougequeue noir, *Phoenicurus ochruros* (Gm.), Delachaux & Niestlé pp. pp. 141–147. P. Géroutet, Neuchâtel.
- Gil, D. (2008) Chapter 7 - Hormones in Avian Eggs: Physiology, Ecology and Behavior. *Advances in the Study of Behavior* pp. 337–398. Academic Press.
- Gil, D., Cobb, J.L.S. & Slater, P.J.B. (2001) Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, **62**, 689–694.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. & Kreutzer, M. (2004) Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Hormones and Behavior*, **45**, 64–70.
- Gil, D., Ninni, P., Lacroix, A., De Lope, F., Tirard, C., Marzal, A. & Pape Møller, A. (2006) Yolk androgens in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of some adaptive hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 123–131.
- Götmark, F. (1993) Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **253**, 143–146.
- Gowaty, P.A., Anderson, W.W., Bluhm, C.K., Drickamer, L.C., Kim, Y.-K. & Moore, A.J. (2007) The hypothesis of reproductive compensation and its assumptions about mate preferences and offspring viability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 15023–15027.

- Gowaty, P.A., Drickamer, L.C. & Schmid-Holmes, S. (2003) Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour*, **65**, 95–103.
- Grafen, A. (1990) Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, **144**, 517–546.
- Grant, B.R. & Grant, P.R. (1987) Mate choice in Darwin's Finches. *Biological Journal of the Linnean Society*, **32**, 247–270.
- Graves, G.R. (2004) Testicular volume and asymmetry are age-dependent in black-throated blue warblers (*Dendroica caerulescens*). *The Auk*, **121**, 473–485.
- Gross, K., Pasinelli, G. & Kunc, H.P. (2010) Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *The American Naturalist*, **176**, 456–464.
- Güttinger, H.R. (1985) Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**, 254–278.
- Habib, L., Bayne, E.M. & Boutin, S. (2007) Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 176–184.
- Hagelin, J.C. & Ligon, J.D. (2001) Female quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of males. *Animal Behaviour*, **61**, 465–476.
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Huhta, E. & Palokangas, P. (1993) Delayed maturation in plumage colour: Evidence for the female-mimicry hypothesis in the kestrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**, 247–251.

- Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C. & Slabbekoorn, H. (2011a) Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 14549–14554.
- Halfwerk, W., Bot, S. & Slabbekoorn, H. (2012) Male great tit song perch selection in response to noise-dependent female feedback. *Functional Ecology*, **26**, 1339–1347.
- Halfwerk, W., Holleman, L.J.M., Lessells, C.M. & Slabbekoorn, H. (2011b) Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 210–219.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. (2009) A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, **78**, 1301–1307.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. (2015) Pollution going multimodal: the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biology Letters*, **11**, 20141051.
- Halliday, T.R. & Verrell, P.A. (1988) Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology*, **22**, 253–265.
- Hansen, T.F. & Price, D.K. (1995) Good genes and old age: Do old mates provide superior genes? *Journal of Evolutionary Biology*, **8**, 759–778.
- Harris, W.E. & Uller, T. (2009) Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **364**, 1039–1048.

- Hasselquist, D., Bensch, S. & von Schantz, T. (1996) Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, **381**, 229–232.
- Hawkins, G.L., Hill, G.E. & Mercadante, A. (2012) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 257–274.
- Head, M.L., Hunt, J. & Brooks, R. (2006) Genetic association between male attractiveness and female differential allocation. *Biology Letters*, **2**, 341–344.
- Heisler, I.L., Andersson, M., Arnold, S.T., Boake, C.R.B., Borgia, G., Hausfater, G., Kirkpatrick, M., Lande, R., Maynards Smith, J., O'Donald, P., Thornhill, R. & Weissing, F.J. (1987) The evolution of mating preferences and sexually selected traits. *Sexual selection: testing the alternatives*, John Wiley & Sons Bradbury, J. W. & Andersson, M., Chichester.
- Hill, G.E. (1994) Testis mass and subadult plumage in black-headed grosbeaks. *The Condor*, **96**, 626–630.
- Hinde, R.A. & Matthews, L.H. (1958) The nest-building behaviour of domesticated canaries. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **131**, 1–48.
- Horváthová, T., Nakagawa, S. & Uller, T. (2012) Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 163–170.
- Howard, R.D., Whiteman, H.H. & Schueller, T.I. (1994) Sexual selection in American toads: a test of a good-genes hypothesis. *Evolution*, **48**, 1286–1300.

- Hultsch, H. & Todt, D. (2004a) Chapter 3 - Learning to sing. *Nature's music: the science of birdsong*, Elsevier Academic Press pp. 80–107. Marler P, Slabbekoorn H, San Diego, CA.
- Hultsch, H. & Todt, D. (2004b) Approaches to the mechanisms of song memorization and singing provide evidence for a procedural memory. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências*, **76**, 219–230.
- Hunt, J., Brooks, R., Jennions, M.D., Smith, M.J., Bentsen, C.L. & Bussière, L.F. (2004b) High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature*, **432**, 1024–1027.
- Hunt, J., Bussière, L.F., Jennions, M.D. & Brooks, R. (2004a) What is genetic quality? *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 329–333.
- Hurd, P.L. (1995) Communication in discrete action-response games. *Journal of Theoretical Biology*, **174**, 217–222.
- Hurst, L.D. & Peck, J.R. (1996) Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 46–52.
- Illes, A.E., Hall, M.L. & Vehrencamp, S.L. (2006) Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1907–1912.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. (1997) Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **72**, 283–327.

- Jones, T.M., Balmford, A. & Quinnell, R.J. (2000) Adaptive female choice for middle-aged mates in a lekking sandfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 681–686.
- Jones, J. & Francis, C.M. (2003) The effects of light characteristics on avian mortality at lighthouses. *Journal of Avian Biology*, **34**, 328–333.
- Kempnaers, B., Borgström, P., Loës, P., Schlicht, E. & Valcu, M. (2010) Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, **20**, 1735–1739.
- Kempnaers, B., Verheyen, G.R. & Dhondi, A.A. (1997) Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, **8**, 481–492.
- Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C., Kipper, S. & Mundry, R. (2009) Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *Journal of Avian Biology*, **40**, 231–236.
- Kiefer, S., Spiess, A., Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H. & Todt, D. (2006) First-year common nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology*, **112**, 1217–1224.
- Kight, C.R. & Swaddle, J.P. (2011) How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, **14**, 1052–1061.
- King, A.P. & West, M.J. (1977) Species identification in the North American cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science*, **195**, 1002–1004.

- Kipper, S. & Kiefer, S. (2010) Chapter 3 - Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? *Advances in the Study of Behavior* pp. 77–118. Academic Press.
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M.J. (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, **350**, 33–38.
- Kociolek, A.V., Clevenger, A.P., St Clair, C.C. & Proppe, D.S. (2011) Effects of road networks on bird populations. *Conservation Biology*, **25**, 241–249.
- Kokko, H. (1997) Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 99–107.
- Kokko, H. (1998) Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology*, **12**, 739–750.
- Kolm, N. (2001) Females produce larger eggs for large males in a paternal mouthbrooding fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**, 2229–2234.
- de Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Cramer, E.R.A. & Vehrencamp, S.L. (2009a) The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology*, **20**, 200–206.
- de Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A. & Vehrencamp, S.L. (2009b) Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 2315–2321.
- Krist, M. (2011) Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews*, **86**, 692–716.
- Kroodsma, D.E. (1976) Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science (New York, N.Y.)*, **192**, 574–575.

- Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (1996) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, Cornell University Press. Comstock Pub., New York.
- Lachmann, M., Bergstrom, C. & Számadó, S. (2000) *The Death of Costly Signalling?* Working Paper, Santa Fe Institute.
- Laiolo, P. (2010) The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation*, **143**, 1635–1645.
- Landmann, A. & Kollinsky, C. (1995a) Age and plumage related territory differences in male black redstarts: the (non)-adaptive significance of delayed plumage maturation. *Ethology Ecology & Evolution*, **7**, 147–167.
- Landmann, A. & Kollinsky, C. (1995b) Territory defence in black redstarts, *Phoenicurus ochruros*: effects of intruder and owner age? *Ethology*, **101**, 121–129.
- Langmore, N.E., Davies, N.B., Hatchwell, B.J. & Hartley, I.R. (1996) Female song attracts males in the Alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **263**, 141–146.
- Leitner, S., Marshall, R.C., Leisler, B. & Catchpole, C.K. (2006) Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, **112**, 554–563.
- Lemon, R.E., Perreault, S. & Weary, D.M. (1994) Dual strategies of song development in American redstarts, *Setophaga ruticilla*. *Animal Behaviour*, **47**, 317–329.
- Leonard, M.L. & Horn, A.G. (2012) Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biology Letters*, **8**, 530–532.

- 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.
- Lohr, B., Wright, T.F. & Dooling, R.J. (2003) Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, **65**, 763–777.
- Longcore, T. & Rich, C. (2004) Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 191–198.
- de Lope, F. & Moller, A.P. (1993) Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*, **47**, 1152–1160.
- Lucass, C., Eens, M. & Müller, W. (2016) When ambient noise impairs parent-offspring communication. *Environmental Pollution*, **212**, 592–597.
- Lyon, B.E. & Montgomerie, R.D. (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males? *Evolution*, **40**, 605–615.
- Manning, J.T. (1985) Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology*, **116**, 349–354.
- Marler, P.R. & Slabbekoorn, H. (2004) *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D. (2003) *Animal Signals*, Oxford University Press Inc. Paul H. Harvey & Robert M. May, New York.

- McGregor, P.K. (1993) Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **340**, 237–244.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, **52**, 883–890.
- Meillère, A., Brischoux, F. & Angelier, F. (2015a) Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, aru232.
- Meillère, A., Brischoux, F., Ribout, C. & Angelier, F. (2015b) Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows. *Biology Letters*, **11**, 20150559.
- Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L.Z. & Schwabl, H. (2005) Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behavioral Ecology*, **16**, 383–388.
- Miller, M.W. (2006) Apparent effects of light pollution on singing behavior of american robins. *The Condor*, **108**, 130–139.
- Molenaar, H. de, Sanders, M.E. & Jonkers, D.A. (2006) Road lightning and grassland birds: local influence of road lightning on a black-tailed godwit population. *Ecological consequences of artificial night lighting* pp. 114–136. Island Press, Washington DC, USA.
- Møller, A.P., Biard, C., Blount, J.D., Houston, D.C., Ninni, P., Saino, N. & Surai, P.F. (2000) Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, **11**, 137–159.

- Montgomerie, R.D. & Lyon, B.E. (1986) Does longevity influence the evolution of delayed plumage maturation in passerine birds? *The American Naturalist*, **128**, 930–936.
- Mountjoy, D.J. & Lemon, R.E. (1996) Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 65–71.
- Mousseau, T.A. & Fox, C.W. (1998) The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 403–407.
- Musseau, R. (2007) Stratégies d'occupation spatiale chez le rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*) en période de reproduction. Habitat, fidélité, philopatrie et dispersion. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.
- Nager, R.G. & Noordwijk, A.J.V. (1992) Energetic limitation in the egg-laying period of great tits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **249**, 259–263.
- Nager, R.G., Ruedger, C. & Noordwijk, A.J.V. (1997) Nutrient or energy limitation on egg formation: A feeding experiment in great tits. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 495–507.
- Navara, K.J., Badyaev, A.V., Mendonça, M.T. & Hill, G.E. (2006) Yolk antioxidants vary with male attractiveness and female condition in the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *Physiological and biochemical zoology: PBZ*, **79**, 1098–1105.
- Navara, K.J. & Nelson, R.J. (2007) The dark side of light at night: physiological, epidemiological, and ecological consequences. *Journal of Pineal Research*, **43**, 215–224.

- Nemeth, E. & Brumm, H. (2009) Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour*, **78**, 637–641.
- Nemeth, E., Kempenaers, B., Matessi, G. & Brumm, H. (2012) Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PloS One*, **7**, e43259.
- Nemeth, E., Pieretti, N., Zollinger, S.A., Geberzahn, N., Partecke, J., Miranda, A.C. & Brumm, H. (2013) Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**, 20122798.
- Newton, I. (1972) *Finches*, 1st Edition edition. HarperCollins Distribution Services, London.
- Nicolai, B. (1992) Gesangdialekt beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*): Tradierung und Gesangslernen. *Rudolstädter naturhistorische Schriften*, **4**, 83–90.
- Nol, E. & Smith, J.N.M. (1987) Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 301–313.
- O’Loghlen, A.L. & Rothstein, S.I. (1995) Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **36**, 251–259.
- Olsson, M. (1994) Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to lighting ability. *Animal Behaviour*, **48**, 607–613.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1995) Female choice on male quantitative traits in lizards — why is it so rare? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **36**, 179–184.

- Olsson, M., Wapstra, E. & Uller, T. (2005) Differential sex allocation in sand lizards: bright males induce daughter production in a species with heteromorphic sex chromosomes. *Biology Letters*, **1**, 378–380.
- Osiejuk, T.S., Łosak, K. & Dale, S. (2007) Cautious response of inexperienced birds to conventional signal of stronger threat. *Journal of Avian Biology*, **38**, 644–649.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2009b) Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**, 808–814.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2007) Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **144**, 1103–1118.
- Pasteau, M., Nagle, L., Monbureau, M. & Kreutzer, M. (2009a) Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. *The Auk*, **126**, 383–388.
- Patricelli, G.L. & Blickley, J.L. (2006) Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk*, **123**, 639–649.
- Pavlova, D.Z., Pinxten, R. & Eens, M. (2010) Age-related changes of song traits in female European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Animal Biology*, **60**, 43–59.
- Pehrsson, O. (1991) Egg and clutch size in the mallard as related to food quality. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 156–162.
- Petrie, M. & Williams, A. (1993) Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **251**, 127–131.

- Podos, J. (1997) A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537–551.
- Podos, J., Lahti, D.C. & Moseley, D.L. (2009) Chapter 5 - Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Advances in the Study of Behavior* pp. 159–195. Academic Press.
- Poesel, A., Kunc, H.P., Foerster, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B. (2006) Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, **72**, 531–538.
- Poesel, A. & Nelson, D.A. (2012) Delayed song maturation and territorial aggression in a songbird. *Biology Letters*, **8**, 369–371.
- Pohl, N.U., Slabbekoorn, H., Klump, G.M. & Langemann, U. (2009) Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, **78**, 1293–1300.
- Pomarède, M. (1992) *Le Canari : Précis de Canariculture*, 2e éd. rev. et enrichie. Maisons-Alfort : Ed. du Point vétérinaire, 1992.
- Poot, H., Ens, B.J., de Vries, H., Donners, M.A.H., Wernand, M.R. & Marquenie, J.M. (2008) Green light for nocturnally migrating birds. *Ecology and Society*, **13**.
- Potvin, D.A. & MacDougall-Shackleton, S.A. (2015) Traffic noise affects embryo mortality and nestling growth rates in captive zebra finches. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **323**, 722–730.

- Potvin, D.A. & Mulder, R.A. (2013) Immediate, independent adjustment of call pitch and amplitude in response to varying background noise by silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology*, **24**, 1363–1368.
- Price, D.K. & Hansen, T.F. (1998) How does offspring quality change with age in male *Drosophila melanogaster*? *Behavior Genetics*, **28**, 395–402.
- Procter-Gray, E. & Holmes, R.T. (1981) Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution*, **35**, 742–751.
- Proulx, S.R., Day, T. & Rowe, L. (2002) Older males signal more reliably. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 2291–2299.
- Pytte, C.L. & Suthers, R.A. (2000) Sensitive period for sensorimotor integration during vocal motor learning. *Journal of Neurobiology*, **42**, 172–189.
- Quinn, J.L., Whittingham, M.J., Butler, S.J. & Cresswell, W. (2006) Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology*, **37**, 601–608.
- Reyer, H.U., Frei, G. & Som, C. (1999) Cryptic female choice: frogs reduce clutch size when amplexed by undesired males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**, 2101–2107.
- Reznick, D., Nunney, L. & Tessier, A. (2000) Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 421–425.
- Richardson, null & Burke, null. (1999) Extra-pair paternity in relation to male age in bullock's orioles. *Molecular Ecology*, **8**, 2115–2126.

- Riechert, S.E. (1978) Games spiders play: Behavioral variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **3**, 135–162.
- Ripmeester, E.A.P., Kok, J.S., van Rijssel, J.C. & Slabbekoorn, H. (2010) Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 409–418.
- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. (2010) Multiple signals for multiple messages: great tit, *Parus major*, song signals age and survival. *Animal Behaviour*, **80**, 451–459.
- Rivera-Gutierrez, H.F., Pinxten, R. & Eens, M. (2012) Tuning and fading voices in songbirds: age-dependent changes in two acoustic traits across the life span. *Animal Behaviour*, **83**, 1279–1283.
- Roff, D. (1993) *Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer Science & Business Media.
- Rohwer, S. & Butcher, G.S. (1988) Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *The American Naturalist*, **131**, 556–572.
- Rohwer, S., Fretwell, S.D. & Niles, D.M. (1980) Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist*, **115**, 400–437.
- Ryan, M.J. (1998) Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, **281**, 1999–2003.

- Ryan, M.J. & Rand, A.S. (1990) The sensory basis of sexual selection for complex calls in the Tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution*, **44**, 305–314.
- Ryan, M.J. & Rand, A.S. (1993) Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **340**, 187–195.
- 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.
- Sakata, J.T. & Vehrencamp, S.L. (2012) Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 201–209.
- Santos, C.D., Miranda, A.C., Granadeiro, J.P., Lourenço, P.M., Saraiva, S. & Palmeirim, J.M. (2010) Effects of artificial illumination on the nocturnal foraging of waders. *Acta Oecologica*, **36**, 166–172.
- Santos, E.S.A., Scheck, D. & Nakagawa, S. (2011) Dominance and plumage traits: meta-analysis and metaregression analysis. *Animal Behaviour*, **82**, 3–19.
- Sasvári, L., Hegyi, Z., Csörgő, T. & Hahn, I. (2000) Age-dependent diet change, parental care and reproductive cost in tawny owls *Strix aluco*. *Acta Oecologica*, **21**, 267–275.
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I.R. & Burke, T. (2012) Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS ONE*, **7**.

- 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. (1996) Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs. *The Journal of Experimental Zoology*, **276**, 157–163.
- Schwarzová, L. (2009) Aggressive behaviour in subadult and adult black redstarts: status-signalling strategy? *Journal of Ethology*, **28**, 45–52.
- Schwarzová, L., Fuchs, R. & Frynta, D. (2010) Delayed plumage maturation correlates with testosterone levels in black redstart *Phoenicurus ochruros* males. *Acta Ornithologica*, **45**, 91–97.
- Searcy, W.A. & Beecher, M.D. (2009) Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, **78**, 1281–1292.
- Searcy, W.A. & Marler, P. (1984) Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66**, 128–142.
- Searcy, W.A. & Nowicki, S. (2010) *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton University Press.
- Sebastianutto, L., Picciulin, M., Costantini, M. & Ferrero, E.A. (2011) How boat noise affects an ecologically crucial behaviour: the case of territoriality in *Gobius cruentatus* (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes*, **92**, 207–215.
- Selander, R.K. (1965) On mating systems and sexual selection. *The American Naturalist*, **99**, 129–141.

- Selander, R.K. (1972) Sexual selection and dimorphism in birds. *Sexual selection and the descent of men 1871-1971*, B. Campbell pp. 1980–230. Adline Press, Chicago, IL.
- Senar, J.C. (2006) Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. *Bird coloration, volume II: function and evolution*, Harvard University Press pp. pp. 87–136. G. E. Hill and K. J. McGraw, Cambridge, Mass.
- Senar, J.C., Figuerola, J. & Pascual, J. (2002) Brighter yellow blue tits make better parents. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 257–261.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press.
- Sheldon, B.C. (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 397–402.
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E. & Hope, D. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 186–191.
- Slabbekoorn, H. (2013) Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, **85**, 1089–1099.
- Slabbekoorn, H. & den Boer-Visser, A. (2006) Cities change the songs of birds. *Current Biology*, **16**, 2326–2331.
- Slabbekoorn, H., Bouton, N., Opzeeland, I. van, Coers, A., Cate, C. ten & Popper, A.N. (2010) A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 419–427.

- Slabbekoorn, H. & Peet, M. (2003) Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, **424**, 267.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T.B. (2002) Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **357**, 493–503.
- Soma, M. & Garamszegi, L.Z. (2011) Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology*, arq219.
- Spaans, B., van't Hoff, K. (C. A.), van der Veer, W. & Ebbinge, B.S. (2007) The significance of female body stores for egg laying and incubation in dark-bellied brent geese *Branta bernicla bernicla*. *Ardea*, **95**, 3–15.
- Spoelstra, K. & Visser, M.E. (2013) The impact of artificial light on avian ecology. *Avian Urban Ecology* (eds D. Gil), & H. Brumm), pp. 21–28. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stevenson, R.D. & Woods, W.A. (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 1169–1190.
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. (1985a) Life span, competition, and delayed plumage maturation in male passerines: the breeding threshold hypothesis. *The American Naturalist*, **126**, 101–115.
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. (1985b) Evidence for reliable badges of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Animal Behaviour*, **33**, 1102–1113.
- Sundberg, J. & Dixon, A. (1996) Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour*, **52**, 113–122.

- Suter, S.M., Ermacora, D., Rieille, N. & Meyer, D.R. (2009) A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity. *Animal Behaviour*, **77**, 473–480.
- Suthers, R., Goller, F. & Pytte, C. (1999) The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **354**, 927–939.
- Swaddle, J.P., Francis, C.D., Barber, J.R., Cooper, C.B., Kyba, C.C.M., Dominoni, D.M., Shannon, G., Aschehoug, E., Goodwin, S.E., Kawahara, A.Y., Luther, D., Spoelstra, K., Voss, M. & Longcore, T. (2015) A framework to assess evolutionary responses to anthropogenic light and sound. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 550–560.
- Swaddle, J.P. & Page, L.C. (2007) High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, **74**, 363–368.
- Tanvez, A., Amy, M., Chastel, O. & Leboucher, G. (2009) Maternal effects and beta-carotene assimilation in canary chicks. *Physiology & Behavior*, **96**, 389–393.
- 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.
- Titulaer, M., Spoelstra, K., Lange, C.Y.M.J.G. & Visser, M.E. (2012) Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLOS ONE*, **7**, e37377.
- Tomkins, J.L., Radwan, J., Kotiaho, J.S. & Tregenza, T. (2004) Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 323–328.

- Trivers, R. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual selection and the descent of men 1871-1971*, B. Campbell pp. 136–179. Adline Press, Chicago, IL.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M. (1998) Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, **55**, 291–297.
- Vallet, E. & Kreutzer, M. (1995) Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, **49**, 1603–1610.
- Vasconcelos, R.O., Amorim, M.C.P. & Ladich, F. (2007) Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *The Journal of Experimental Biology*, **210**, 2104–2112.
- Vehrencamp, S.L., Hall, M.L., Bohman, E.R., Depeine, C.D. & Dalziell, A.H. (2007) Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology*, **18**, 849–859.
- Vehrencamp, S.L., Yantachka, J., Hall, M.L. & Kort, S.R. de. (2013) Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**, 409–419.
- Velando, A., Beamonte-Barrientos, R. & Torres, R. (2006) Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*, **149**, 535–542.
- Verzijden, M.N., Ripmeester, E. a. P., Ohms, V.R., Snelderwaard, P. & Slabbekoorn, H. (2010) Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 2575–2581.

- Voigt, C. & Leitner, S. (1998) Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* (Aves: Fringillidae) on the Desertas island, Ilhéu Chao. , **50**, 117–124.
- Warren, P.S., Katti, M., Ermann, M. & Brazel, A. (2006) Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*, **71**, 491–502.
- Wedell, N. (1996) Mate quality affects reproductive effort in a paternally investing species. *The American Naturalist*, **148**, 1075–1088.
- Wegglar, M. (2000) Reproductive consequences of autumnal singing in black redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *The Auk*, **117**, 65–73.
- Wegglar, M. (2001) Age-related reproductive success in dichromatic male black redstarts *Phoenicurus ochruros*: Why are yearlings handicapped? *Ibis*, **143**, 264–272.
- Williams, T.D. (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effect on offspring fitness. *Biological Reviews*, **69**, 35.
- Williams, T.D. (2005) Mechanisms underlying the costs of egg production. *BioScience*, **55**, 39–48.
- Williamson, K.A., Surai, P.F. & Graves, J.A. (2006) Yolk antioxidants and mate attractiveness in the zebra finch. *Functional Ecology*, **20**, 354–359.
- Wilson, D.R., Bitton, P.-P., Podos, Jeffrey & Mennill, D.J. (2014) Uneven sampling and the analysis of vocal performance constraints. *The American Naturalist*, **183**, 214–228.
- Wilson, A.J. & Nussey, D.H. (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 207–214.

- Winkler, D.W. (2004) Nest, eggs and young: breeding biology of birds. *Handbook of bird biology*, Princeton University Press pp. 8.1–8.152. Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. J. & Bonney, R., New York.
- Wollerman, L. (1999) Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. *Animal Behaviour*, **57**, 529–536.
- Wood, W.E. & Yezerinac, S.M. (2006) Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk*, **123**, 650–659.
- Yasmin, S. & Yahya, H.S.A. (1996) Correlates of mating success in Indian peafowl. *The Auk*, **113**, 490–492.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection - A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205–214.
- Zahavi, A. (1977) The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, **67**, 603–605.

Annexes

Annexe 1 : Tables des illustrations

Introduction :

Figure 1. Spectre typique de bruits environnementaux provenant de la ville et d'un territoire forestier (d'après Nemeth & Brumm, 2009). 36

Figure 2. Représentation graphique de chants (la fréquence en fonction du temps). 38

Figure 3. Schéma d'une syrinx d'oiseau chanteur (d'après Suthers, Goller, & Pytte, 1999). 40

Introduction – partie I : Rôle du bruit urbain dans l'établissement des préférences sexuelles des femelles et ses conséquences dans l'investissement maternel chez le canari domestique

Figure 4. Sonogramme d'une phrase A d'un chant de mâle de canari domestique. 64

Figure 5. Posture de sollicitation à l'accouplement (PSA) chez une femelle de canari domestique. 65

Introduction – partie II : Rôle de l'âge dans la production des chants en compétition intrasexuelle chez le rougequeue noir

Figure 6. Représentation des cinq modèles de cristallisation et de modifications des chants d'oiseaux chanteurs (d'après Cucco & Malacarne, 2000). 155

Figure 7. Représentation schématique des hypothèses proposées concernant le fonctionnement de la maturation retardée du plumage (d'après Hawkins et al., 2012). 157

Figure 8. Illustration de la maturation retardée du plumage chez les mâles adultes de rougequeue noir. 165

Figure 9. Représentation graphique d'un chant de rougequeue noir. 168

Article I : Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries

Figure 1. Song stimuli used in our experiments..... 80

Figure 2. Methodological design of Experiment 1..... 83

Figure 3. Methodological design of Experiment 2..... 85

Figure 4. Mean scores \pm SE of female copulation solicitation displays in response to LOW frequency A phrases (1-5 kHz) broadcast in 4 different urban noise conditions: silent (34 dB), 65, 71 and 77 dB. 88

Figure 5. Mean scores \pm SE of female copulation solicitation displays in response to LOW (1-5 kHz) and HIGH (3-7 kHz) A phrases broadcast either in an ALTERNATING urban noise condition either in an OVERLAPPING condition..... 89

Table 1. Results of the statistical analysis of the data collected in experiment 2 with generalized linear mixed models: preference for low vs. high frequency A-phrase is affected by noise exposure. 91

Article II : Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries

Figure 1. Experimental design..... 116

Figure 2. Noise impact on female sexual receptivity. 122

Figure 3. Noise impact on the number of egg laid..... 124

Figure 4. Noise impact on egg investment. 125

Table 1. Overview of the data aggregated by female and breeding cycle. 121

Table 2. Summary of the statistical results obtained in the mixed-effects model framework. 123

Article III : No evidence of age-dependent variations in multiple song parameters in male black redstart

Figure 1. A song of a black redstart illustrating the acoustic song parameters analyzed in our study 180

Table 1. Overview of the song diversity (repertoires) and song density (strophe rate and production of truncated songs) between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus...... 185

Table 2. Overview of the temporal song structure between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus. 186

Table 3. Overview of the structure of beginning and ending trill (durations, frequencies and number of syllables) and their vocal performances (syllable rate, vocal limits and consistencies) between 1Y old males and older ones during the spontaneous chorus. 187

Article IV : Young versus old: does age matter in intrasexual aggressive interactions in a territorial songbird, the black redstart?

Figure 1. Spectrogram of a song of male black redstart. 209

Figure 2. Overview of the two reducing factors issued from the PCA representing aggressiveness...... 215

Figure 3. Approach response variables of males to the playback of one-year-old and older males...... 216

Figure 4. Vocal response variables of males to the playback of one-year-old and older males...... 217

Figure 5. Strophe rates of males during five minutes of playback and five minutes of post-playback of songs belonging to one-year-old and older males...... 218

Figure 6. Proportion of truncated songs...... 219

Table 1. Factor loadings of the response measures on the first (PC1) and second (PC2) principal component of the playback experiment. 213

Table 2. Summary of the statistical results obtained in the mixed-effects model framework. 214

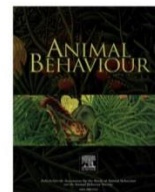
Table 3. The timing of observed and expected proportions of complete and truncated songs in relation to the songs of the playback: overlapping the playback stimuli, overlapped by the playback stimuli and in alternation with the playback stimuli...... 220

Annexe 2 : Article publié



Contents lists available at ScienceDirect

Animal Behaviour

journal homepage: www.elsevier.com/locate/anbehav

Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries



Guillaume Huet des Aunay^a, Hans Slabbekoorn^b, Laurent Nagle^a, Floriane Passas^a, Pierre Nicolas^c, Tudor I. Draganoiu^{a,*}

^aLaboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Nanterre, France

^bBehavioural Biology, Institute of Biology (IBL), Leiden University, Leiden, The Netherlands

^cMIG, INRA UR1077, Jouy-en-Josas, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 1 May 2013

Initial acceptance 29 May 2013

Final acceptance 11 September 2013

Available online 14 November 2013

MS. number: 13-00371

Keywords:

anthropogenic noise

birdsong

domestic canary

masking

mate choice

Serinus canaria

Increasing levels of anthropogenic noise represent a challenge for animals living in urban areas and birds, especially, may suffer from noisy conditions as they use singing to attract mates. Most anthropogenic noise is low in frequency and singing at high frequencies under noisy urban conditions may avoid masking and thus be a good strategy for breeding success in cities. Despite comparative, correlational and some experimental studies supporting this hypothesis, empirical studies on the impact of noise on sexual behaviour are largely lacking. Domestic canaries, *Serinus canaria*, provide an excellent model system to test unequivocal sexual responsiveness as receptive females perform copulation solicitation displays (CSD) to male song. We have previously shown that CSD rate was higher for low- than for high-frequency songs. In the current study, we tested whether a typical urban noise spectrum, with a bias towards low frequencies, could undermine sexual preferences. Using overlapping and alternating noise exposure regimes while broadcasting male songs we found that masking by urban noise reduced female responsiveness to low-frequency attractive songs. Under the same conditions the responsiveness to high-frequency songs remained unaffected and, consequently, the sexual preference for low- over high-frequency songs had faded because of the urban noise. We discuss to what extent our results can be extrapolated to other wild bird species and speculate about the adaptive value of the typical upward shift in frequency found in many city birds.

© 2013 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Birds use songs for both defending territories and attracting mates (Bradbury & Vehrencamp, 2011; Catchpole & Slater, 2008) and birdsong is known to be a sexually selected trait (Andersson, 1994; Ryan & Keddy-Hector, 1992). Birds can use the acoustic characteristics of songs to recognize conspecifics (Mathevon et al., 2008) and assess an individual's relative threat as a potential competitor (Linhart, Slabbekoorn, & Fuchs, 2012) or suitability as a social or sexual partner (Draganoiu, Nagle, & Kreutzer, 2002). These vocal communication processes may be hampered by both abiotic (Brumm & Slater, 2006) and biotic noise (Aubin & Jouventin, 1998) and especially by anthropogenic noise in an increasingly urbanized world (Barber, Crooks, & Fristrup, 2009).

One important factor associated with the urban environment is the typically low-frequency noise generated by traffic, construction, industrial or recreational activities. Several recent review papers

have stressed the challenge that animals face in noisy urban environments, addressing, on the one hand, the negative impacts of noise exposure on vocal communication (Barber et al., 2009; Dooling & Popper, 2007; Kight & Swaddle, 2011; Warren, Katti, Ermann, & Brazel, 2006) and, on the other, strategies by which animals may counteract detrimental effects of masking (Brumm & Slabbekoorn, 2005; Patricelli & Bickley, 2006; Slabbekoorn, 2013).

Empirical studies have revealed that noise interferes with vocal behaviours that are critical to the success of individual reproduction and population survival. Ambient noise has, for example, been shown to affect the detectability of acoustic signals in a variety of vertebrate taxa, including frogs, fish and birds (Pohl, Slabbekoorn, Klump, & Langemann, 2009; Vasconcelos, Amorim, & Ladich, 2007; Wollerman, 1999). In each of these taxa, there are also reports on how noise interference can result in important changes in agonistic interactions between competing males (Bee & Swanson, 2007; Sebastianutto, Picciulin, Costantini, & Ferrero, 2011) or between vocalizing males and responding females (Appeltants, Del Negro, & Balthazart, 2002; Halfwerk, Bot, & Slabbekoorn, 2012). A choice test that can reveal either a social or a sexual preference has shown that white noise can undermine a female's preference for

* Correspondence: T. I. Draganoiu, Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, 200 Avenue de la République, 92001 Nanterre, France.

E-mail address: tdragano@u-paris10.fr (T. I. Draganoiu).

her own mate in zebra finches, *Taeniopygia guttata* (Swaddle, McBride, & Malhotra, 2006; Swaddle & Page, 2007). These kinds of studies reveal aspects of the behavioural mechanism by which noisy conditions can lead to a reduction in male pairing success (Gross, Pasinelli, & Kunc, 2010; Habib, Bayne, & Boutin, 2007) and in reproductive output (Halfwerk, Holleman, Lessells, & Slabbekoorn, 2011; Schroeder, Nakagawa, Cleasby, & Burke, 2012). However, there are also behavioural strategies that allow some species to avoid or at least reduce the detrimental effects of noisy conditions.

Birds are especially well known to exhibit noise-dependent behavioural changes that may help them to communicate more efficiently and still reproduce under noisy urban conditions. The masking impact of the ambient noise is determined by the signal-to-noise ratio on the receiver's side and there are several strategies that may improve this ratio. Singing birds may, for example, increase signal redundancy, by which relatively silent gaps may become exploited (Brumm & Slater, 2006), increase signal amplitude in response to an increase in noise level (the Lombard effect, Brumm & Zollinger, 2011), decrease the distance to the receiver when it is noisy (Halfwerk et al., 2012), exploit the quieter periods of the day or night (Fuller, Warren, & Gaston, 2007) and avoid the frequency range predominantly covered by the noise (Slabbekoorn & Peet, 2003). Multiple vocal parameters may be interrelated and change at the same time (Montague, Danek-Gontard, & Kunc, 2013; Nemeth et al., 2013).

Singing at higher frequencies under noisy than under quiet conditions has been found in many urban bird species. Noise level-dependent song frequency use is a consistent finding of correlational (Luther & Derryberry, 2012; Potvin, Parris, & Mulder, 2011; Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006) and experimental exposure studies (Bermudez-Cuamatzin, Rios-Chelen, Gil, & Garcia, 2011; Gross et al., 2010; Halfwerk & Slabbekoorn, 2009; Montague et al., 2013; Verzijden, Ripmeester, Ohms, Snelderwaard, & Slabbekoorn, 2010). The underlying mechanism of the noise-dependent increase in, usually, the minimum frequency or the peak frequency of the lowest song notes varies between species (Slabbekoorn, 2013). It has, for example, been shown to occur by noise-dependent shifts of the same low syllable (Bermudez-Cuamatzin et al., 2011; Bermudez-Cuamatzin, Rios-Chelen, Gil, & Garcia, 2009) but also by a noise-dependent tendency to switch from relatively low-frequency to higher-frequency song types from the available repertoire (Halfwerk & Slabbekoorn, 2009).

Singing at higher frequencies under noisy than under quiet conditions may reduce masking by typically low-frequency traffic or industrial noise. Comparative and correlational studies based on occupancy patterns of breeding birds indeed suggest critical benefits for high- over low-frequency singers in noisy habitats (Francis, Ortega, & Cruz, 2009; Goodwin & Shriver, 2011; Hu & Cardoso, 2009). Psychoacoustic studies in the laboratory on great tits, *Parus major*, also reveal better discrimination abilities for high- than for low-frequency songs under urban noise conditions (Pohl et al., 2009; Pohl, Leadbeater, Slabbekoorn, Klump, & Langemann, 2012). Singing at low frequencies appears to be an important sexual signal in this species as paired males of a nestbox population were reported to sing at their lowest frequencies at the peak of female fertility and low-frequency songs were associated with high female fidelity (Halfwerk, Bot, et al., 2011). An experimental exposure test revealed a negative impact of typical urban noise on the low- but not the high-frequency song types (Halfwerk, Bot, et al., 2011). These results suggest the noise is interfering with a sexual signal under natural conditions, although the behavioural measurement in this study (female leaving the nestbox in response to male song) is not an unequivocal measure of sexual preference.

A well-established model system to test whether urban noise can affect sexual preferences for low- over high-frequency songs is

available in domestic canaries, *Serinus canaria* (Leboucher et al., 2012; Leboucher, Kreutzer, & Dittami, 1994). Receptive female canaries adopt an unequivocal sexual behaviour in response to song playback: a stereotypic copulation solicitation display (CSD). Quantification of the CSD response to sequential exposure of male song has revealed that females consistently prefer special, so-called A-phrases that are characterized by both a large syllable bandwidth and a high syllable repetition rate (Draganoiu et al., 2002; Vallet, Beme, & Kreutzer, 1998; Vallet & Kreutzer, 1995). Furthermore, it has also been shown, with artificially modified songs, that female canaries prefer A-phrases with relatively low frequency ranges over those with high frequency ranges (Pasteau, Nagle, & Kreutzer, 2007) and that their sexual responsiveness decreases with increasing levels of white noise (Appeltants et al., 2002). The impact of typical urban noise spectra on sexual preferences has not yet been investigated in canaries. We are also not aware of any direct test for the impact of noise on the sexual responsiveness for spectral song variation in any bird species.

In the current study, we investigated the effect of masking under noisy conditions on sexual responsiveness in two experiments with captive canaries. In experiment 1, we assessed the level of urban noise required to reduce female sexual responsiveness to low-frequency A-phrases (1–5 kHz). We then (experiment 2) used the noise level found to decrease female responsiveness most clearly in experiment 1 to test the impact of masking on female sexual preferences for low-frequency (1–5 kHz) A-phrases over high-frequency (3–7 kHz) A-phrases. Owing to the spectral characteristics of urban noise, low-frequency songs should be more masked than high-frequency ones and we expected that the preference would disappear or even reverse in the noisy condition. Such a result would show that urban noise can undermine sexual selection for low-frequency songs.

METHODS

Subjects and Housing

We used 41 breeding domestic canary females, which were all reared in our own breeding facilities at the University of Paris Ouest Nanterre and were not previously exposed to urban noise stimuli. Our laboratory stock is an outbred group of birds of heterogeneous genetic background. For both experiments, females were kept in individual cages (35 × 20 cm and 23–25.5 cm high) equipped with two perches and placed in individual sound-proof chambers (68 × 51 cm and 51 cm high). We provided females ad libitum access to water, food (seeds, mash and apple) and calcium (cuttlebones) and water was equally available for bathing. Full spectrum lighting (6500 K) in experimental rooms was provided by T8 Activa 172 daylight tubes (Sylvania). The arrangement and nature of the sound-proof chambers prevented both visual and acoustic communication between females during our experiments (2 × 20 min per day), but outside the test period we kept the chambers open to allow females to hear each other, to avoid social isolation. The condition and health of all birds were monitored on a daily basis through observation by both experimenters and an animal caretaker and we did not detect any visible effect of isolation during the experimental period.

Before and after the experiments females were housed in social groups, several cages (118 × 50 cm and 50 cm high) being placed in a room where birds could visually and vocally interact with the individuals from other cages. The same conditions were available concerning food and water supply as well as lighting quality. To start their reproductive cycle and to synchronize periods of receptivity, the females were placed on a long-day photoperiod regime (16:8 h light:dark; Leboucher et al., 1994), after being kept

for 4–6 months on a short-day photoperiod regime (8:16 h light:dark). Wooden nest bowls were installed in the cages and we provided nest material (cotton lint) to females.

Experiments were carried out after approval and under the licence number Ce5/2010/046 of the Charles Darwin Ethical Committee for Animal Experimentation, Paris, France.

Experimental Procedure

We used the CSD (King & West, 1977) as a behavioural index for female preferences. During a complete CSD, females crouch and arch their back, while bringing their tail forwards and tossing their head backwards. During experimental playback, we video recorded and scored female behaviour in the following way: 0 for no display, 0.5 for an incomplete display and 1 for a complete display (Kreutzer & Vallet, 1991). Canary females typically start to exhibit CSDs after about a week up to several weeks after a shift in photoperiod towards longer days. They perform the display when exposed to a live singing male or playback of male song. The response is particularly strong to specific wideband song types, which have been labelled F-, A- and G-phrases, referring to scale categories of increasing bandwidth (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007; Vallet & Kreutzer, 1995). Our experimental females were exposed to playback of 1 min of a male song once a day; the song contained several different G-phrases, which were not used during the experimental phase, but not A-phrases (see Fig. 1), as these were used in the subsequent test trials. The initial playback procedure just served to reveal when females had become sexually receptive. We began to test a female the day after she had performed her first CSD. Tests continued for each female until she had laid her last egg.

In the pre-experimental period, we exposed all female canaries daily to the urban noise stimulus (see below for details) to limit the

possible effect on behaviour of stress from the novelty of the noise exposure during testing. Each day, from the beginning of her isolation until her first display, each female heard 3×5 min of noise for experiment 1 at amplitudes of 65 dB, 71 dB and 77 dB SPL and 2×3 min of noise for experiment 2 at an amplitude of 77 dB SPL. We turned off the main lights in the experimental room 15 min before testing to limit the influence of the experimenter's presence on stress and behaviour of the female. Therefore, during the test periods females were exclusively exposed to the lights of their soundproof chambers.

Experimental Song Stimuli and Noise Spectrum

Experimental song stimuli were generated using recordings from males in our laboratory made with Avisoft SASLabPro, version 5.0.14 (Raimund Specht, Berlin, Germany). The song stimuli were constructed from natural recordings of captive male canaries, unfamiliar to the test females, in the following standardized way: 0.75 s of introductory notes, then a 1.50 s trill of a single A-phrase (the target test component) and 3.75 s of final notes. The A-phrases are known to yield the strongest sexual responses by female canaries, whereas introductory and final notes are less effective in triggering a CSD (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007; Vallet & Kreutzer, 1995).

We used 16 different A-phrases composed of syllables with two distinctive notes produced at a rhythm of 20 syllables/s, with the following spectral characteristics: frequency bandwidth range = 3700–3980 Hz (mean \pm SE = 3914 ± 17 Hz, $N = 16$); minimum frequency of the first note = 1038 ± 9 Hz; maximum frequency of the first note = 2993 ± 180 Hz; minimum frequency of the second note = 3184 ± 104 Hz; maximum frequency of the second note = 4951 ± 18 Hz. We chose a frequency bandwidth,

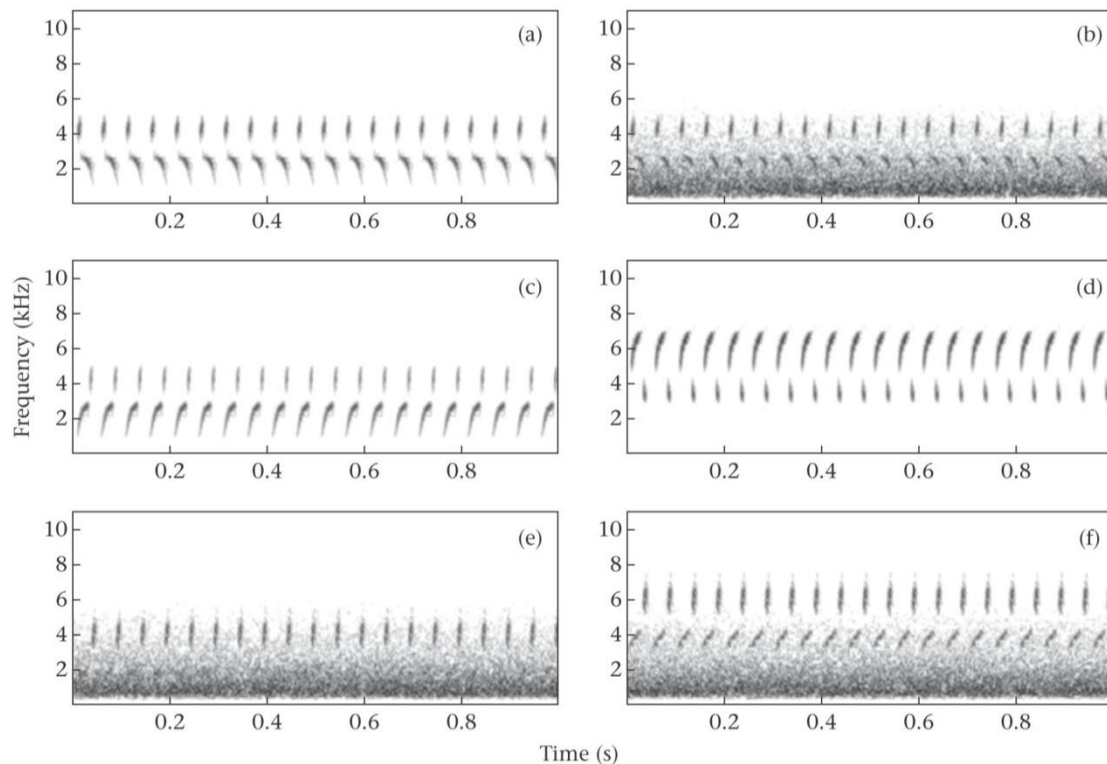


Figure 1. Song stimuli used in our experiments. Low-frequency A-phrases (1–5 kHz) were tested in experiment 1 in (a) a control silent situation or with different amplitudes of masking urban noise, here (b) the most extreme one, 77 dB. In experiment 2 females were tested with both Low- (1–5 kHz) and High-frequency (3–7 kHz) phrases either in (c, d) a control Alternating Noise condition or in (e, f) an Overlapping Noise condition.

4 kHz, known to elicit high response levels (Draganoiu et al., 2002) and phrases were manipulated with Avisoft in order to have a minimal frequency around 1 kHz (Fig. 1a). Each song stimulus generated lasted 6 s and was played back at the standardized level of 65 dB (measured with a Ro-LINE SPL meter 1, using A-weighting, at the typical position of the test bird, 20 cm from the loudspeaker).

For the experiments, we used an artificially generated noise recording, which had a spectral energy distribution reflecting typical urban noise profiles (Lohr, Wright, & Dooling, 2003; Pohl et al., 2009). The urban-style noise recording was created by applying a low-pass filter to a white noise file with a random energy distribution, using Matlab 7.5 (Mathworks, Inc., Natick, MA, U.S.A.). The noise file had a high-pass cutoff frequency at 100 Hz and a spectral energy decrease of 6.5 dB/kHz towards the higher frequencies (Halfwerk, Bot, et al., 2011; Halfwerk & Slabbekoorn, 2009).

Both song stimuli and noise files were played back with a MARANTZ PMD670 digital recorder (bandwidth: 20 Hz–20 kHz \pm 1 dB) connected to a stereo amplifier PIONEER A-209R and a 60 W Mini ELIPSON Horus loudspeaker (frequency response: 80 Hz–20 kHz). We placed the loudspeaker at the back of the soundproof chamber, 20 cm from the centre of the cage (which is the typical position of the test birds).

Experiment 1

Sixteen sexually mature females were used for the first experiment. A-phrases, as described above, were played back in four noise conditions: 'silent' control at 34 dB, 65 dB (which is the same playback level as for the song stimulus), 71 dB and 77 dB, to determine a noise level high enough to reduce female sexual responsiveness (Fig. 1a, b). These values correspond to values reported in cities or close to highways (Halfwerk, Holleman, et al., 2011; Verzijden et al., 2010). A test session lasted 20 min and consisted of four periods of 5 min corresponding to the four noise conditions (Fig. 2). Each noise condition was presented an equal number of times in the first, second, third and fourth positions of the time sequence. During each noise condition a different song

stimulus was presented three times with 24 s intervals between the end of one stimulus and the beginning of the next; the first presentation of the song stimulus occurred after 3 min and 30 s.

Females were not tested with a single song, but each female was tested with four different A-phrases, one for each noise condition (Fig. 2). In this way, we avoided the possible effect of perceptual improvement in hearing something under noisy conditions that had been heard repeatedly in quiet conditions. The four females in a group heard the same four A-phrases, but for each female each A-phrase was associated with a different noise condition. Overall, we had 16 different song stimuli for the 16 females to reduce problems of pseudoreplication (Kroodtsma, 1989; Kroodtsma, Byers, Goodale, Johnson, & Liu, 2001).

Experiment 2

Twenty-five sexually mature females were used in experiment 2. In this second experiment we tested whether female preferences for A-phrases of the same frequency bandwidth (4 kHz) but having different absolute frequency ranges, either Low (1–5 kHz) or High (3–7 kHz), were affected by noise exposure. These frequency ranges were chosen based upon observed natural variation of A-phrases recorded in our aviaries across the years ($N = 26$ phrases; average minimal frequency 1643 ± 142 Hz, range 1033–3680; average bandwidth 4121 ± 90 Hz, range 3210–5000). We used the same A-phrases as those used in experiment 1, manipulated with Avisoft software to generate song stimuli with standardized and divergent frequency ranges, either with a downward frequency shift (Low) or with an upward frequency shift (High). We also used the same urban noise spectrum as in the first experiment and we selected the noise level of 77 dB, which decreased female responsiveness for the relatively low-frequency A-phrases significantly and most clearly, still without any indication of noise-related anxiety.

We played back our two stimuli (Low and High) in two conditions: a noisy condition corresponding to the urban noise exposure at 77 dB and again a 'silent' condition with the consistently low ambient noise level of 34 dB in the nine available soundproof

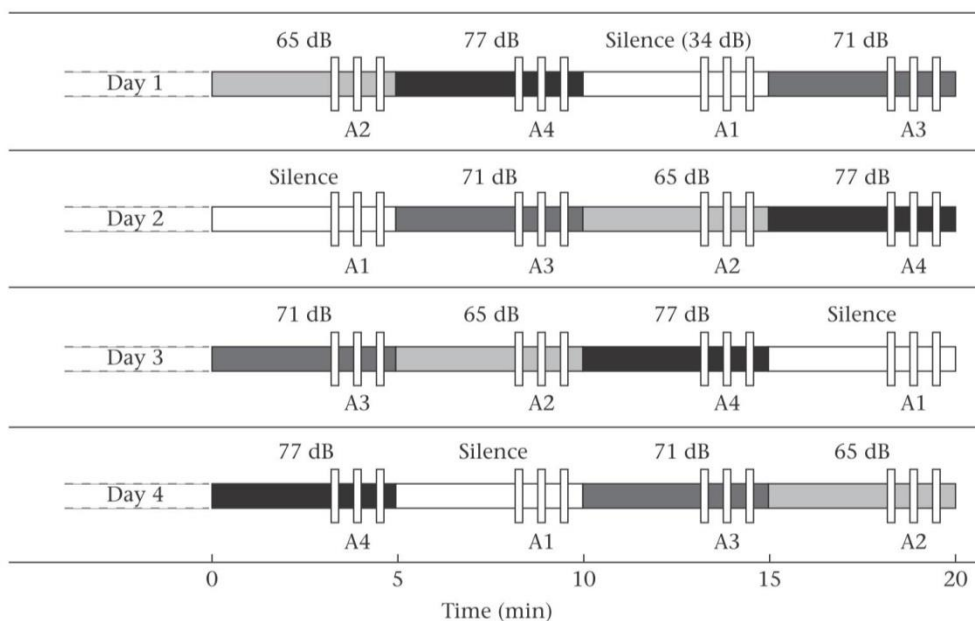


Figure 2. Design of experiment 1: females were tested once for 20 min each day with four noise conditions (4 \times 5 min). Each female within a group of four was tested with the same four different A phrases (A₁–A₄), one associated with each noise condition but in a different way for each female (for the female in this figure the phrase A₁ was always associated with the silent period).

chambers. Two test sessions were carried out every day: one in the morning and one in the afternoon, separated by at least a 2 h interval. Sessions lasted 12 min and they alternated two noisy periods of 3 min with two silent periods of 3 min: 77 dB/34 dB/77 dB/34 dB. Songs from the two frequency ranges (Low and High) for the same A-phrase were broadcast either in the two noisy periods or in the two silent periods within a single test session (Fig. 1c–f). Consequently, female noise exposure was the same during the two sessions but in one case stimuli were broadcast in the noisy period, creating an Overlapping Noise treatment, and in the other they were broadcast in the silent period, creating an Alternating Noise treatment. In the two periods of a single test session, each stimulus was presented twice with an interval of 24 s between the end of the first presentation and the start of the second. The first stimulus was produced after 2 min (see Fig. 3).

Again, as in experiment 1, we avoided the possible effect of perceptual improvement in hearing something under noisy conditions that had been heard repeatedly in quiet conditions. Each female was now tested with two different phrases, one associated with the control condition and the other with the noisy condition. We defined groups of two females such that the first female heard a particular A-phrase 1 in the Overlapping Noise treatment and an A-phrase 2 in the Alternating Noise treatment while the reverse was true for the second female. We used 16 different A-phrases for the 25 females to reduce problems of pseudoreplication.

Statistical Analyses

In experiment 1, we compared mean CSD number in the four noise conditions, using a one-way repeated measures (RM) ANOVA followed by Tukey post hoc tests with significance level set at $P < 0.05$. We used SigmaStat 3.1 (Systat Software Inc., Richmond, CA, U.S.A.) for the statistical analysis of experiment 1.

The data collected in experiment 2 did not pass the normality check required by a two-way RM ANOVA. Therefore we relied on a generalized linear mixed model (GLMM) to test for an effect of the treatment (Overlapping versus Alternating Noise), an effect of the frequency range of the A-phrases (Low versus High), and an interaction effect between these two factors on the female responses (CSD). The use of a binomial GLMM (with logit link) bypassed the need for an aggregation of the data as it directly models the female response after a given stimulus as a binary outcome (presence and absence of a CSD were encoded as 1 and 0, respectively) using a number of explanatory variables that can be integrated as fixed and random effects. This analysis was performed in R version 2.10.1 (The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org>) with the function 'glmer' implemented in package 'lme4' (version 0.999375-39) that includes computation of estimates, SEs and P values reported here.

This framework equally enabled us to account for environmental factors introduced by the design of the experiment that were suspected to influence the female responses while not of direct interest: stimulus order (first presentation versus second presentation), period order (first test period versus second test period) and test session order (morning versus afternoon).

It was readily noticeable that rate of CSD differed between females, some females being much more response prone than others: female responsiveness (percentage of song presentations that triggered an incomplete or complete display) varied between 3 and 86%. In view of this individual variation, we incorporated three random effects (on the intercept of the model, on the effect of the treatment and on the effect of A-phrase frequency level). In addition to these random effects, we incorporated three fixed effects that could have determined the individual variation: the delay between the onset of the long-day photoperiod and the beginning of the females' sexual receptivity (number of days before the first

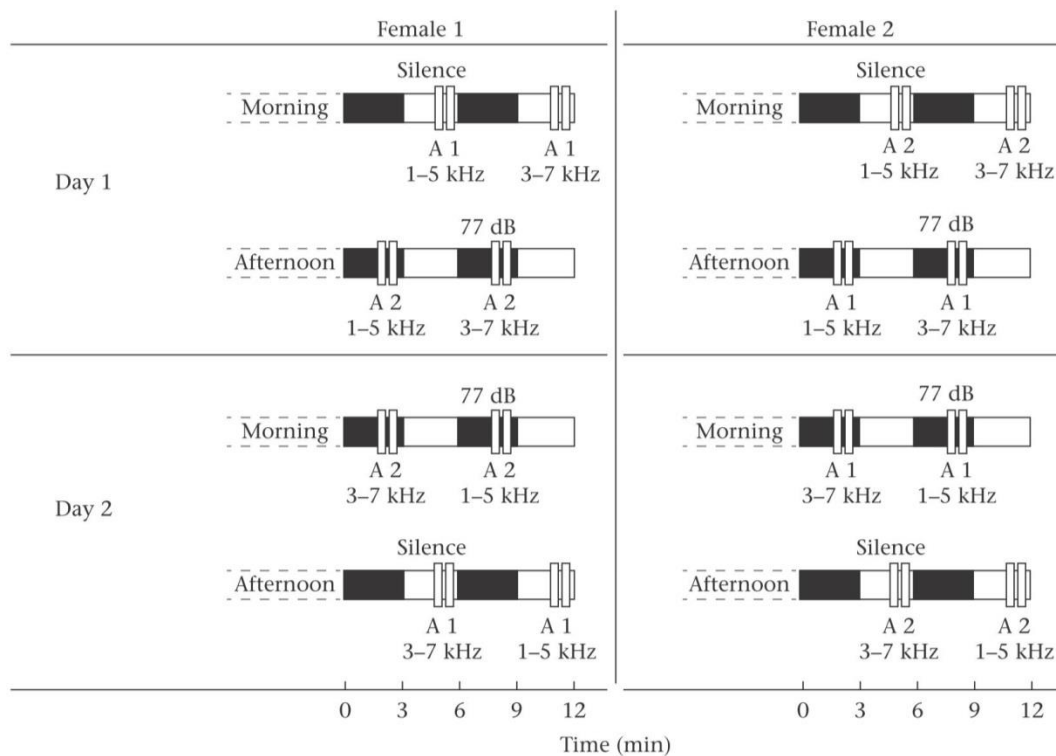


Figure 3. Design of experiment 2: females were tested twice for 12 min each day, with both Low- (1–5 kHz) and High-frequency (3–7 kHz) A-phrases, once in an Alternating Noise condition and once in an Overlapping Noise condition. Groups of two females were tested with the same two different A-phrases (A_1 – A_2) but each female heard a different one associated with the silent period.

CSD), the moment of the reproductive cycle in relation to egg laying (days elapsed since the first CSD displayed) and whether or not females exhibited nest-building behaviour (nest–no nest).

The use of a binomial model could not take into account the incomplete displays (32.2% of our observations). Therefore, we performed two analyses, the first discarding these incomplete displays and the second considering incomplete displays as complete displays. The results of the two analyses were very similar so we only present the data of the first analysis which was restricted to complete displays only.

Throughout the paper, means are given \pm SE.

RESULTS

Experiment 1

Of the 16 tested females, 13 displayed CSDs in response to our stimuli; nine of these 13 females built a nest and eight laid eggs. The mean delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD was 20 ± 2.1 days ($N = 13$, range 10–31) and the first egg was laid on average 13.4 ± 2.7 days ($N = 8$, range 7–25) after the first CSD. Females were tested during 14.5 ± 2.1 days ($N = 13$, range 5–29) and displayed an overall mean of 47.7 ± 14.1 CSDs ($N = 13$, range 1.5–190.5, median 40.5).

The average CSD rate decreased as the noise level increased (Fig. 4; one-way RM ANOVA: $F_{3,12} = 9.24$, $P < 0.001$). Females performed significantly more CSDs in the silent condition (14.08 ± 4.1) than in the noisy conditions of 71 dB and of 77 dB but not more than in that of 65 dB. Females also produced significantly more CSDs in the 65 dB noise condition than in the 77 dB one. The most noisy 77 dB condition revealed the strongest effect on female sexual responsiveness for low-frequency A-phrases: 11 of 13 females displayed fewer CSDs during this exposure level than during the silent condition. As we also did not observe any indication of noise-related anxiety at 77 dB, we maintained this level for our second experiment.

Experiment 2

Of the 25 tested females, 22 displayed CSDs in response to our stimuli; 12 of these 22 females built a nest and 17 laid eggs. The

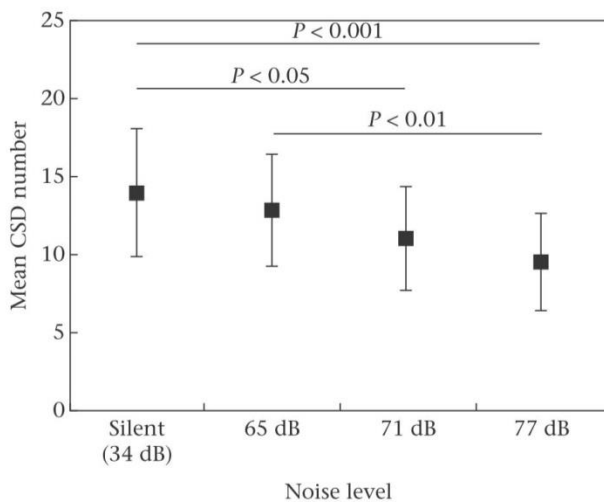


Figure 4. Mean scores \pm SE of female ($N = 13$) copulation solicitation displays (CSD) in response to Low-frequency A phrases (1–5 kHz) broadcast in four different urban noise conditions: silent (34 dB), 65, 71 and 77 dB. Significance levels are given by Tukey post hoc tests.

mean delay between the onset of the long-day photoperiod and the first CSD was 14.0 ± 1.4 days ($N = 22$, range 7–30) and the females' first egg was laid on average 7.1 ± 1.3 days ($N = 17$, range 0–16) after their first CSD. Females were tested during 13.6 days ± 1.1 ($N = 22$, range 6–24) and displayed an overall mean of 36.6 ± 7.1 CSDs ($N = 22$, range 1.5–137.5, median 34). Females ($N = 22$) displayed on average 30% fewer CSDs for the High versus Low A-phrases during the control, Alternating Noise treatment (8.52 ± 1.55 versus 12.02 ± 1.92) whereas they performed similar CSD levels for both High (7.89 ± 1.92) and Low (8.18 ± 2.11) A-phrases under the Overlapping Noise treatment (Fig. 5).

The average CSD rate varied significantly between the different noise conditions and between the different A-phrase frequency ranges (Table 1). The GLMM revealed both a treatment effect, with females displaying significantly fewer CSDs in the Overlapping Noise treatment than in the Alternating Noise treatment ($\beta < 0$ in Table 1), and an effect of frequency range, with females displaying significantly fewer CSDs for High A-phrases than for Low A-phrases ($\gamma < 0$ in Table 1). There was also a highly significant interaction effect between the noise treatment and the frequency range, as the preference for the Low versus High A-phrases observed in the Alternating Noise disappeared under the Overlapping Noise treatment ($\delta > 0$ in Table 1). Of the 22 responsive females, 18 displayed more CSDs for the Low A-phrases in the Alternating Noise treatment but only eight of them did so in the Overlapping Noise treatment.

The following findings were taken into account in the model on noise treatment, frequency range and interaction effects as reported above (see Table 1 for significance levels). Females performed fewer CSDs during the second stimulus presentation within a period and during the second period of each test session but there was no effect of the test session (morning versus afternoon). The earlier a female performed her first CSD, the more CSDs she displayed. The more a female had advanced in the reproductive cycle towards egg laying, the more CSDs she displayed. Females that had built a nest by the end of the experiment displayed more CSDs.

DISCUSSION

The current results are congruent with several earlier findings and revealed new insights with respect to the potential impact of anthropogenic noise on sexual preferences through masking. In the first experiment, we found that female sexual responsiveness for attractive low-frequency A-phrases gradually decreased with the increase in the urban noise amplitude. In the second experiment, we found that female responsiveness was affected by both the noise exposure and the song frequency level, while there was also a

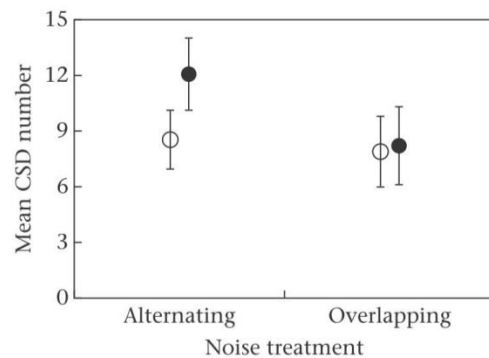


Figure 5. Mean scores \pm SE of female ($N = 22$) copulation solicitation displays (CSD) in response to Low- (1–5 kHz, filled circles) and High-frequency (3–7 kHz, open circles) A phrases broadcast either in an Alternating Noise condition or in an Overlapping Noise condition.

Table 1
Results of the statistical analysis of the data collected in experiment 2 with generalized linear mixed models

Parameter	Biological effect accounted for	Estimate	P
Fixed effects			
Population trends			
α	Model intercept	0.35±0.80	0.66
β	Noise overlapping	-1.48±0.30	1.1e-06
γ	High-frequency A-phrase	-0.98±0.22	5.8e-06
δ	Noise overlapping and high-frequency A-phrase	0.93±0.25	0.0002
ζ_1	Second stimulus of the period	-2.68±0.15	<2e-16
ζ_2	Second period of the test session	-0.25±0.12	0.044
ζ_3	Second test session of the day	-0.06±0.12	0.64
v_1	Delay of the first CSD (day ⁻¹)	-0.12±0.05	0.018
v_2	Days since the first CSD (day ⁻¹)	0.09±0.01	1.6e-11
v_3	Nest at the end of the experiment	1.99±0.61	0.001
Random effects			
Variability between individual birds			
σ_a^2	Disposition to CSD	1.90	—
σ_b^2	Sensitivity to noise	1.10	—
σ_c^2	Sensitivity to frequency of A-phrase	0.33	—

Preference for Low- versus High-frequency A-phrase was measured in two noise treatments (Overlapping versus Alternating). Observation of a CSD after a given stimulus is modelled as the outcome of a binary random variable whose log odds (i.e. $\log(p/(1-p))$ where p is the probability of CSD) decomposes into a sum of fixed and random effects. Here, this sum writes as $(\alpha + a) + (\beta + b)\mathbf{1}\{\text{noise overlapping}\} + (\gamma + c)\mathbf{1}\{\text{high frequency A-phrase}\} + \delta\mathbf{1}\{\text{noise overlapping and high frequency A-phrase}\} + \zeta_1\mathbf{1}\{\text{second stimulus}\} + \zeta_2\mathbf{1}\{\text{second period}\} + \zeta_3\mathbf{1}\{\text{second test session}\} + v_1(\text{delay of the first CSD}) + v_2(\text{days since the first CSD}) + v_3\mathbf{1}\{\text{nest}\}$, where $\mathbf{1}\{x\}$ denotes the indicator function (1 if x is true and 0 otherwise). The low-frequency A-phrase in absence of noise is taken as the reference in the model intercept (α). Each fixed effect parameter (Greek letters) has an associated standard error (estimates \pm SE) and P value; small P values indicate strong evidence for a non-null effect. The random effects a , b and c have centred Gaussian distributions with specific variances (σ_a^2 , σ_b^2 and σ_c^2). These three variance parameters do not come with associated P values but were introduced after an exploratory phase of model comparisons (based on AIC and BIC) that showed an increased fit of the model. Pairwise correlations between random effects are also accounted for by three additional parameters not reported in this table.

significant interaction. Only during alternating noise exposure were we able to confirm the higher responsiveness to low- over high-frequency songs as found in an earlier study (Pasteau et al., 2007). The overlapping noise exposure resulted in a decrease in responsiveness to low-frequency A-phrases, but did not affect the already lower responsiveness to high-frequency A-phrases, making the frequency-dependent sexual preference disappear during exposure to urban noise.

Noise Impact through Masking or Stress

The gradual decrease in sexual responsiveness with increasing noise levels, as observed in experiment 1, parallels previous findings showing that behavioural responses such as parent recognition by their offspring (Aubin & Jouventin, 1998) or male singing behaviour (McLaughlin & Kunc, 2013) change gradually with increasing noise levels. This response pattern could be explained either through increasing levels of auditory masking and thus reduced signal to noise ratios (Aubin & Jouventin, 1998) or by an indirect effect of some more general noise-induced stress or distraction mechanism (Kight & Swaddle, 2011). The same mechanisms may account for results from a previous study using white noise exposure where increasing levels of amplitude triggered a significant decrease in female responsiveness (Appeltants et al., 2002). The magnitude of the effect triggered by the white noise

exposure in that study was considerable, with almost an extinction of the CSD response for relative amplitude levels of the noise exposure that were lower than in our experiments.

However, the current results provide more insight into how the two underlying mechanisms proposed above contribute to the negative effects. In our second experiment, all females were exposed to the same noise level, either before (control or alternating noise condition) or during the playback of songs (exposure or overlapping noise condition). Masking occurred in the overlapping condition: in particular for the low-frequency and not for the high-frequency A-phrases. If the decrease in sexual responsiveness was due to stress we would expect to find similar effects of overlapping noise exposure for both low- and high-frequency A-phrases. If the decrease in sexual responsiveness was due to auditory masking only the response to the low phrases should be affected. As we found noise affected CSD levels for low-frequency but not high-frequency A-phrases in the overlapping condition, our results are consistent with auditory masking causing a decrease in sexual responsiveness. As in both our experiments females were exposed to noise shortly before we measured their responses to the A-phrases in the silent conditions one might wonder whether these baseline control values reported here had been affected by the brief noise exposure preceding the stimulation. However, baseline CSD scores from our experiments are comparable and if anything higher than mean values for similar stimuli obtained in previous experiments without noise exposure (Draganoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007). This suggests once more that masking plays a critical role in the noise-induced decrease in female sexual responsiveness to auditory stimulation.

Other laboratory studies have shown that also in zebra finches female preferences are eroded by white noise (Swaddle et al., 2006; Swaddle & Page, 2007). In these studies, females also had access to visual cues, either video or live zebra finch males, and one possibility is that females based their decision on visual cues alone during noisy exposure situations. However, the negative effects could again also be the result of stress only instead of auditory masking and more studies are needed for this species to get a better insight into the underlying mechanism.

Spectral Compromise on Male Song Function

Although we found that singing at high frequencies may reduce the masking impact on signal efficiency, we argue that under noisy conditions this strategy may not necessarily be advantageous for the singer, as previously suggested (Gross et al., 2010; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008). First, we found that responsiveness to low-frequency A-phrases was negatively affected by noise exposure (Appeltants et al., 2002). However, the masked low-frequency songs still triggered the same number of responses as the well-audible high-frequency songs. As singing at low frequencies appears to be consistently attractive to females (Pasteau et al., 2007), male canaries in noisy urban conditions seem to face a trade-off between singing at high frequencies to be heard and low frequencies to be preferred (Ripmeester, Kok, van Rijssel, & Slabbekoorn, 2010). Intraindividual noise-dependent shifts from relatively low- to higher frequency songs, as found in many species (Hu & Cardoso, 2010; Ríos-Chelén, Salaberria, Barbosa, Macías Garcia, & Gil, 2012; Slabbekoorn, 2013), may therefore mean that variation in interindividual qualities potentially encoded in song frequency variation under quiet conditions will at least be less accessible to females under noisy conditions. Consequently, those males that have the potential to exploit a low-frequency advantage in seducing females may lose that advantage in noisy city conditions.

A functional compromise of noise-dependent frequency shifts has been found for several other bird species. Great tits provide a

very similar situation as in the canaries: the efficiency of triggering a female response by low-frequency, but not high-frequency, song types is negatively affected by urban noise. Although females did not show any preference in the field playback test, paternity data revealed that female fidelity was higher for male birds that had sung with lower weighted frequencies during the fertile period just prior to egg laying (Halfwerk, Bot, et al., 2011). European blackbirds, *Turdus merula*, may alter a spectral measure by which they convey a motivational signal to territorial competitors (Ripmeester et al., 2010; Slabbekoorn, 2013), while noise-dependent frequency shifts in European robins, *Erithacus rubecula*, are accompanied by a decline in performance levels for several other potentially important parameters for signalling quality to male competitors or female mates (Montague et al., 2013).

Noise may not only mask male song or affect male song function, but may also interfere with parent–offspring vocal communication (Leonard & Horn, 2012; Schroeder et al., 2012). Effects of noise on maternal investment have been suggested as an explanation for negative effects on reproductive output in great tits (Halfwerk, Holleman, et al., 2011). Maternal investment can correlate with male attractiveness (Horvátová, Nakagawa, & Uller, 2012), which may further complicate mechanistic explanations. Female canaries are also known to adjust egg size according to the attractiveness of the songs heard (García-Fernández et al., 2013; Leitner, Marshall, Leisler, & Catchpole, 2006) and we are currently investigating whether urban noise could perturb not only female sexual responsiveness but also maternal investment, in terms of clutch size or egg composition.

Conclusions

We provide experimental evidence that masking by anthropogenic noise undermines natural preference ratios of sexual attractiveness for spectral variation in acoustic signals. Although we studied captive birds and a domesticated species, the canaries provide a convincing model system and an undisputable test for female sexual preferences. Our results are in line with findings from the field in other species and contribute significantly to our understanding of a possible trade-off between singing attractively low- or audibly high-frequency songs. Canary females clearly prefer males that sing low-frequency variants of particular 'sexy syllables' and this preference is gone under urban-like noisy conditions. This could mean that the widespread phenomenon of noise level-related upward frequency shifts in acoustic signals of urban birds may reduce masking but is actually not beneficial to either male or female birds. It is clear that many questions remain and more studies are required to get a better understanding of fitness effects of noisy conditions through masking and of masking avoidance through spectral shifts.

Acknowledgments

We are grateful to Philippe Groué who took care of the birds during the experiments and to Wouter Halfwerk for providing the urban noise stimulus. Hansjoerg Kunc and an anonymous referee made useful suggestions for the clarity of the text and Angela Turner improved the English and helpfully edited the manuscript.

References

Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Appeltants, D., Del Negro, C., & Balthazart, J. (2002). Noradrenergic control of auditory information processing in female canaries. *Behavioural Brain Research*, 133, 221–235.

Aubin, T., & Jouventin, P. (1998). Cocktail party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society B*, 265, 1665–1673.

Barber, J. R., Crooks, K. R., & Fristrup, K. M. (2009). The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 180–189.

Bee, M. A., & Swanson, E. M. (2007). Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, 74, 1765–1776.

Bermudez-Cuamatzin, E., Rios-Chelen, A. A., Gil, D., & Garcia, C. M. (2009). Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour*, 146, 1269–1286.

Bermudez-Cuamatzin, E., Rios-Chelen, A. A., Gil, D., & Garcia, C. M. (2011). Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biology Letters*, 8, 36–38.

Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication* (2nd ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer.

Brumm, H., & Slabbekoorn, H. (2005). Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35, 151–209.

Brumm, H., & Slater, P. B. (2006). Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 475–481.

Brumm, H., & Zollinger, S. A. (2011). The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour*, 148, 1173–1198.

Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (2008). *Bird song: Biological themes and variations* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.

Dooling, R. J., & Popper, A. N. (2007). *The effects of highway noise on birds*. Sacramento: The California Department of Transportation.

Draganoiu, T. I., Nagle, L., & Kreuzer, M. (2002). Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society B*, 269, 2525–2531.

Francis, C. D., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2009). Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology*, 19, 1415–1419.

Fuller, R. A., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2007). Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, 3, 368–370.

García-Fernández, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G., & Leboucher, G. (2013). Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. *Animal Behaviour*, 85, 679–684.

Goodwin, S. E., & Shriver, W. G. (2011). Effects of traffic noise on occupancy patterns of forest birds. *Conservation Biology*, 25, 406–411.

Gross, K., Pasinelli, G., & Kunc, H. P. (2010). Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *American Naturalist*, 176, 456–464.

Habib, L., Bayne, E. M., & Boutin, S. (2007). Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology*, 44, 176–184.

Halfwerk, W., Bot, S., Buix, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C., et al. (2011). Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 14549–14554.

Halfwerk, W., Bot, S., & Slabbekoorn, H. (2012). Male great tit song perch selection in response to noise-dependent female feedback. *Functional Ecology*, 26, 1339–1347.

Halfwerk, W., Holleman, L. J. M., Lessells, C. M., & Slabbekoorn, H. (2011). Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 48, 210–219.

Halfwerk, W., & Slabbekoorn, H. (2009). A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, 78, 1301–1307.

Horvátová, T., Nakagawa, S., & Uller, T. (2012). Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 163–170.

Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2009). Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*, 20, 1268–1273.

Hu, Y., & Cardoso, G. C. (2010). Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*, 79, 863–867.

Kight, C. R., & Swaddle, J. P. (2011). How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, 14, 1052–1061.

King, A., & West, M. (1977). Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. *Science*, 195, 1002–1004.

Kreutzer, M. L., & Vallet, E. M. (1991). Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, 117, 106–115.

Kroodsma, D. E. (1989). Suggested experimental designs for song playbacks. *Animal Behaviour*, 37, 600–609.

Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S., & Liu, W. C. (2001). Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour*, 61, 1029–1033.

Leboucher, G., Kreuzer, M., & Dittami, J. (1994). Copulation-solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are oestradiol implants necessary? *Ethology*, 97, 190–197.

Leboucher, G., Vallet, E., Nagle, L., Béguin, N., Bovet, D., Hallé, F., et al. (2012). Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the Study of Behavior*, 44, 183–223.

Leitner, S., Marshall, R. C., Leisler, B., & Catchpole, C. K. (2006). Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, 112, 554–563.

Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2012). Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biology Letters*, 8, 530–532.

- Linhart, P., Slabbekoorn, H., & Fuchs, R. (2012). The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. *Behavioral Ecology*, *23*, 1338–1347.
- Lohr, B., Wright, T. F., & Dooling, R. J. (2003). Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, *65*, 763–777.
- Luther, D. A., & Derryberry, E. P. (2012). Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour*, *83*, 1059–1066.
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., da Silva, M. L., Sebe, F., & Boscolo, D. (2008). Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PLoS One*, *3*, e1580.
- McLaughlin, K. E., & Kunc, H. P. (2013). Experimentally increased noise levels change spatial and singing behaviour. *Biology Letters*, *9*, 20120771.
- Montague, M. J., Danek-Gontard, M., & Kunc, H. P. (2013). Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*, *24*, 343–348.
- Nemeth, E., Pieretti, N., Zollinger, S. A., Geberzahn, N., Partecke, J., Miranda, A. C., et al. (2013). Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B*, *280*, 20122798.
- Pasteau, M., Nagle, L., & Kreutzer, M. (2007). Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, *144*, 1103–1118.
- Patricelli, G. L., & Blickley, J. L. (2006). Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk*, *123*, 639–649.
- Pohl, N. U., Leadbeater, E., Slabbekoorn, H., Klump, G. M., & Langemann, U. (2012). Great tits in urban noise benefit from high frequencies in song detection and discrimination. *Animal Behaviour*, *83*, 711–721.
- Pohl, N. U., Slabbekoorn, H., Klump, G. M., & Langemann, U. (2009). Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, *78*, 1293–1300.
- Potvin, D. A., Parris, K. M., & Mulder, R. A. (2011). Geographically pervasive effects of urban noise on frequency and syllable rate of songs and calls in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Proceedings of the Royal Society B*, *278*, 2464–2469.
- Ríos-Chelén, A. A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Garcia, C., & Gil, D. (2012). The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology*, *5*, 2171–2180.
- Ripmeester, E., Kok, J., van Rijssel, J., & Slabbekoorn, H. (2010). Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*, 409–418.
- Ryan, M. J., & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *American Naturalist*, *139*, S4–S35.
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I. R., & Burke, T. (2012). Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS One*, *7*, e39200.
- Sebastianutto, L., Picciulin, M., Costantini, M., & Ferrero, E. (2011). How boat noise affects an ecologically crucial behaviour: the case of territoriality in *Gobius cruentatus* (Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes*, *92*, 207–215.
- Slabbekoorn, H. (2013). Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, *85*, 1089–1099.
- Slabbekoorn, H., & den Boer-Visser, A. (2006). Cities change the songs of birds. *Current Biology*, *16*, 2326–2331.
- Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, *424*, 267.
- Slabbekoorn, H., & Ripmeester, E. A. P. (2008). Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology*, *17*, 72–83.
- Swaddle, J. P., McBride, L., & Malhotra, S. (2006). Female zebra finches prefer unfamiliar males but not when watching noninteractive video. *Animal Behaviour*, *72*, 161–167.
- Swaddle, J. P., & Page, L. C. (2007). High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, *74*, 363–368.
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, *55*, 291–297.
- Vallet, E., & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, *49*, 1603–1610.
- Vasconcelos, R. O., Amorim, M. C. P., & Ladich, F. (2007). Effects of ship noise on the detectability of communication signals in the Lusitanian toadfish. *Journal of Experimental Biology*, *210*, 2104–2112.
- Verzijden, M. N., Ripmeester, E. A. P., Ohms, V. R., Snelderwaard, P., & Slabbekoorn, H. (2010). Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *Journal of Experimental Biology*, *213*, 2575–2581.
- Warren, P. S., Katti, M., Ermann, M., & Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*, *71*, 491–502.
- Wollerman, L. (1999). Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. *Animal Behaviour*, *57*, 529–536.

Résumé

Chez les oiseaux chanteurs, le chant des mâles véhicule des informations sur l'émetteur et sert pour la défense du territoire ainsi que pour l'attraction et la stimulation des femelles en vue de la reproduction. Le bruit urbain masque une partie de ces chants qui servent aux femelles à évaluer la qualité des mâles en période de reproduction. Dans un premier temps, ce doctorat s'intéresse aux effets du bruit urbain sur l'évaluation de la qualité des mâles et les conséquences reproductives lors du choix de partenaire et de l'investissement maternel dans les œufs chez le canari domestique. Les résultats indiquent que le bruit urbain diminue la réceptivité sexuelle des femelles ainsi que leur investissement dans les œufs par un effet de masquage des chants qui perdent ainsi leur attractivité vis-à-vis des femelles. Ces résultats appuient l'idée que le bruit urbain perturbe la communication vocale et peut en partie induire une réduction des densités de populations d'oiseaux dans les zones bruyantes.

La communication suppose le transfert d'information. Chez les oiseaux chanteurs, le chant reflète la qualité des mâles laquelle peut être liée à l'expérience de l'individu et donc dépendre de l'âge. Dans une seconde partie, ce doctorat s'intéresse aussi au rôle de l'âge dans la production des chants chez le rougequeue noir en situation de compétition intrasexuelle. Les résultats montrent que les mâles de rougequeue discriminent l'âge de leurs compétiteurs sur la base de signaux acoustiques. Cependant, les mesures sur les chants n'ont pas pu mettre en évidence des marqueurs acoustiques variant avec l'âge. Ces résultats suggèrent la nécessité de prendre en compte les effets de l'âge dans la communication animale et les paramètres utilisés dans l'identification de l'âge.

Mots-clés : bruit urbain, réceptivité sexuelle, investissement maternel, signalement de l'âge, *Serinus canaria*, *Phoenicurus ochruros*.

Abstract

In songbirds, male song conveys information about the emitter and has two main functions: the territorial defense on one side and the attraction and reproductive stimulation of the females on the other side. The urban noise partly masks male songs used by females to assess the quality of their potential breeding partner. In the first part of my thesis I investigated in the laboratory the impact of the urban noise on the females' assessment of the male quality in terms of mate choice and maternal investment in eggs using the domestic canary as a model. The urban noise reduced the female sexual receptivity and their maternal investment in eggs when listening to highly attractive low-frequency male songs through a masking effect. My results support the idea that urban noise negatively impacts animal communication and may be one of the causes of the observed reduction in bird population densities living in noisy areas.

Communication involves the transfer of information. In songbirds, songs reflect male quality which could be related to male experience and therefore to age. In the second part of my thesis I carried out a field study investigating the role of the age in song production during intrasexual competition using a migratory urban population of a highly territorial songbird, the black redstart. Males were able to discriminate the age of their rivals (one-year old versus older) on the basis of their songs. However, a detailed song analysis revealed no acoustic cues varying between one-year old versus older males. Our results confirm the importance of considering age effects in animal communication and the requirement to identify the cues used for these differential responses in relation to age classes.

Keywords: urban noise, sexual receptivity, maternal investment, age signaling, *Serinus canaria*, *Phoenicurus ochruros*.