

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

**Thèse de Doctorat en Ethologie**  
présentée par A. Lerch  
Sous la direction du Professeur Laurent Nagle

# Causes de la variabilité du choix de partenaire chez les femelles de canaris domestiques *Serinus canaria*

Membres du Jury :

Thierry AUBIN, Directeur de recherche	Rapporteur	Centre de Neurosciences, Université de Paris-sud
Diego GIL Docteur	Rapporteur	Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (Espagne)
Michel KREUTZER Professeur	Examineur	Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées, Université de Paris Ovest Nanterre La Défense
Gérard LEMBOUCHER Professeur	Président du jury	Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées, Université de Paris Ovest Nanterre La Défense
Nicolas MATHEVON Professeur	Examineur	Equipe Bioacoustique, Université Jean Monnet de St Etienne
Laurent NAGLE Professeur	Directeur de thèse	Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées, Université de Paris Ovest Nanterre La Défense



**Causes de la variabilité du choix  
de partenaire chez les femelles  
de canaris domestiques *Serinus canaria***

Sous la direction du Professeur Laurent Nagle

*Illustration de la couverture : Julie Demesse*

# Sommaire

Sommaire .....	p.5
Note aux lecteurs .....	p.11
Remerciements .....	p.12
Résumé .....	p.13
Abstract .....	p.14
<b>Introduction générale</b> .....	<b>p.15</b>
<b>I/ Le contexte et l’histoire évolutive des oiseaux</b> .....	<b>p.15</b>
<b>II/ Présentation du modèle biologique : le canari domestique <i>Serinus canaria</i></b> .....	<b>p.18</b>
<b>III/ La reproduction chez les oiseaux</b> .....	<b>p.20</b>
Les systèmes d’appariement.....	p.20
L’anatomie des appareils reproducteurs.....	p.22
Le mâle.....	p.23
La femelle .....	p.24
La ponte et les œufs.....	p.25
Les soins parentaux .....	p.27
<b>IV/ La communication acoustique</b> .....	<b>p.28</b>
Généralités et définitions.....	p.28
La communication acoustique dans le règne animal .....	p.28
Définitions essentielles concernant le chant des oiseaux.....	p.29
La production des chants chez les oiseaux chanteurs .....	p.32
La syrinx et la modulation des sons .....	p.32
Les bases cérébrales de la production du chant .....	p.33
Le circuit moteur .....	p.33
Les noyaux cérébraux intervenant dans l’apprentissage du chant .....	p.36
Les différents modèles de développement des chants .....	p.37
Le chant chez les oiseaux élevés en isolement acoustique .....	p.38
Le chant développé en présence de différents modèles .....	p.38
Les fonctions du chant.....	p.39
<b>V/ La reproduction et les hormones sexuelles</b> .....	<b>p.41</b>
La photopériode et la saisonnalité de la reproduction.....	p.41
Le chant sous l’influence de concentrations hormonales.....	p.43
<b>VI/ La sélection sexuelle</b> .....	<b>p.44</b>
La sélection sexuelle pré-copulatoire .....	p.46
Le sens de la sélection sexuelle.....	p.46
L’anisogamie.....	p.46

Le sex-ratio opérationnel .....	p.47
La sélection intra-sexuelle.....	p.47
Trouver un partenaire.....	p.47
Statut de dominance .....	p.48
La sélection inter-sexuelle.....	p.49
Les Caractères Sexuels Secondaires (CSS) .....	p.49
Le principe du handicap.....	p.50
Les bénéfices directs .....	p.50
Les bénéfices indirects .....	p.51
La sélection sexuelle post-copulatoire .....	p.53
La compétition spermatique.....	p.53
Le choix cryptique .....	p.54
Tentative de synthèse .....	p.55
<b>VII/ La plasticité du choix du partenaire.....</b>	<b>p.57</b>
<b>VIII/ Principe général des expérimentations et organisation du manuscrit.....</b>	<b>p.61</b>

## **Chapitre I : L'influence de la condition lors du choix de partenaire** ..... p.63

<b>I/ Les coûts liés au choix du partenaire .....</b>	<b>p.63</b>
Le coût de l'expression des CSS .....	p.64
Le coût du choix de partenaire .....	p.65
<b>II/ Les conditions influençant la sélectivité des femelles.....</b>	<b>p.67</b>
L'ontogénèse des préférences .....	p.67
Les limites de la discrimination des caractères sexuels secondaires.....	p.68
La condition physique des femelles et la limitation de l'investissement dans le choix d'un partenaire.....	p.69

## **Première expérimentation : impact de la coupe des rémiges sur le choix de partenaire des femelles .....** **p.71** |

<b>I/ Matériel et méthodes .....</b>	<b>p.71</b>
Sujets et conditions de maintenance.....	p.71
Le chant des mâles .....	p.72
Manipulation des oiseaux.....	p.74
Test de choix des femelles .....	p.78
Analyse des résultats .....	p.79
Variation de la masse corporelle lors de l'expérience .....	p.79
Analyse du scan réalisé pendant la période en volière.....	p.79
Motivation sexuelle des femelles.....	p.80
Choix des femelles et comparaisons intra-groupes.....	p.80
Sélectivité des femelles et comparaisons inter-groupes.....	p.80

<b>II/ Résultats de la première expérimentation</b> .....	p.81
Evolution de la masse corporelle .....	p.81
Les pré-tests.....	p.82
Impact de la coupe des ailes sur la motivation sexuelle.....	p.83
Impact de la coupe des ailes sur le choix et la sélectivité des femelles .....	p.83

## Deuxième expérimentation : impact de la qualité de la nourriture sur le choix de partenaire des femelles .....

p.85

<b>I/ Matériel et méthodes</b> .....	p.85
Manipulation des oiseaux.....	p.85
Test de choix des femelles .....	p.86
Analyse des résultats .....	p.86
Impact de la qualité de l'alimentation sur la masse corporelle des femelles .....	p.86
Analyse des réponses sexuelles des femelles.....	p.87
Analyses statistiques .....	p.87

<b>II/ Résultats de la deuxième expérimentation</b> .....	p.87
Evolution de la masse corporelle .....	p.87
Impact du régime alimentaire sur la motivation sexuelle des femelles.....	p.89
Impact du régime alimentaire sur le choix et la sélectivité des femelles .....	p.90

## Discussion sur l'impact de la condition sur le choix de partenaire .....

p.92

<b>I/ Evolution de la masse corporelle des femelles</b> .....	p.92
<b>II/ Comparaisons intra-groupes</b> .....	p.93
<b>III/ Comparaisons inter-groupes</b> .....	p.94

## **Chapitre II : L'influence du contexte dans le choix de partenaire** .

p.97

<b>I/ Les facteurs environnementaux</b> .....	p.98
L'énergie liée à la recherche des partenaires.....	p.98
L'effet de l'environnement sur la détection des signaux physiques .....	p.98
Le risque de prédation .....	p.99
Les cycles saisonniers, les cycles de ponte, le rythme circadien .....	p.101
<b>II/ Les facteurs sociaux</b> .....	p.102
Les interactions entre mâles. ....	p.102
La copie du choix du partenaire .....	p.104
La compétition entre femelles .....	p.105

Première expérimentation : les variations cycliques des réponses sexuelles des femelles de canaris domestiques..... p.106

<b>I/ Matériel et méthodes</b> .....	p.106
Protocole expérimental.....	p.106
Test de choix des femelles .....	p.107
Analyse des résultats .....	p.107
Rythme circadien et réponses sexuelles des femelles.....	p.107
Variations dans un cycle de ponte .....	p.108
Variations entre les cycles de ponte.....	p.108
Analyses statistiques .....	p.109

<b>II/ Résultats de la première expérimentation</b> .....	p.109
Impact de l'horaire sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles.....	p.109
Impact du jour du cycle de ponte sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles .....	p.112
Impact du cycle de ponte sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles ...	p.115

Deuxième expérimentation : impact du facteur hiérarchique sur le choix de partenaire des femelles ..... p.117

<b>I/ Matériel et méthodes</b> .....	p.117
Les pré-tests : détermination du rang social.....	p.117
Test de choix des femelles .....	p.118
Analyse des résultats .....	p.119

<b>II/ Résultats de la deuxième expérimentation</b> .....	p.119
Résultats des pré-tests .....	p.119
Relation entre le statut hiérarchique et le temps passé à la mangeoire .....	p.120
Résultats des tests : impact du facteur social sur la motivation des femelles .....	p.121
Résultats des tests : impact du facteur social sur le choix et la sélectivité des femelles.....	p.122

Discussion sur l'influence du contexte lors du choix de partenaire ..... p.123

<b>I/ Les cycles de reproduction du canari domestique et leur impact sur le choix de partenaire</b> .....	p.123
Variation quotidienne des réponses des femelles.....	p.123
Variation des réponses des femelles au cours du cycle de ponte.....	p.124
Variation des réponses des femelles entre les cycles de ponte .....	p.124
<b>IV/ L'impact du rang hiérarchique sur la sélectivité des femelles</b> .....	p.126

## **Chapitre III : La polyandrie et la possibilité de revenir sur ses choix de partenaire** ..... p.129

### **I/ La compétition spermatique** ..... p.129

La compétition par exploitation ..... p.129

La compétition par interférence ..... p.130

Extension de la définition de la compétition spermatique ..... p.131

### **II/ Le choix cryptique post-copulatoire** ..... p.132

Avantages évolutifs et développement du choix cryptique..... p.132

Les mécanismes du choix cryptique post-copulatoire..... p.132

Rejet immédiat du sperme..... p.133

Le choix cryptique directionnel..... p.134

Première expérimentation : le nombre de défécations augmente à l'écoute de chants hautement réactogènes..... p.135

### **I/ Matériel et méthodes** ..... p.135

Les chants des mâles ..... p.135

Protocole expérimental..... p.136

Analyse des résultats ..... p.138

### **II/ Résultats de la première expérimentation** ..... p.139

L'impact du chant sur le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement ..... p.139

L'impact du chant sur le nombre de défécations en jours courts ..... p.139

L'impact du chant sur le nombre de défécations en jours longs ..... p.140

Deuxième expérimentation : une augmentation du nombre de défécations se traduit par une éjection de sperme plus fréquente ..... p.142

### **I/ Matériel et méthodes** ..... p.142

Protocole expérimental..... p.142

Analyses statistiques ..... p.143

### **II/ Résultats de la deuxième expérimentation** ..... p.144

L'impact du chant sur le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement ..... p.144

L'impact du chant sur le nombre de défécations..... p.145

L'impact du chant sur le nombre de rejets de sperme..... p.145

Corrélation entre les trois paramètres mesurés..... p.145

Discussion sur la possibilité de revenir sur son choix, le choix de sperme, la copulation extra-couple ..... p.148

<b>Discussion générale</b> .....	p.153
<b>I/ Choix et condition de la femelle</b> .....	p.153
<b>II/ Choix de la femelle et contexte</b> .....	p.158
<b>III/ Choix de sperme par les femelles de canaris domestiques</b> .....	p.164
<b>IV/ Bilan et ouverture</b> .....	p.164
<b>Références</b> .....	p.179
<b>Annexes : articles en cours issus de mes travaux de thèse</b> .....	p.181
Female canaries with compromised body condition demonstrate decreased preferences for highly attractive songs.....	p.183
Diet quality affects male choice in domestic female canary <i>Serinus canaria</i> .....	p.201
Opposite cycling of female receptivity and selectivity to male song through the circadian rhythm in canaries <i>Serinus canaria</i> .....	p.215
Provoking sperm rejection in female: a new function of male bird song?.....	p.233
<b>Autre article en cours</b> .....	p.247
Closed-loop bird-computer interactions: a new method to study the role of bird calling .....	p.247
<b>CURRICULUM VITAE</b> .....	p.269

## Note aux lecteurs

Comme vous pourrez le constater, ce manuscrit n'est pas une compilation d'articles soumis à des revues, mais a été construit en suivant un fil conducteur. Lors de mes travaux, trois thématiques distinctes, mais néanmoins complémentaires, se sont dessinées. L'articulation de mes recherches autour de ces trois axes s'est imposée à moi comme une évidence. J'aborde, dans un premier chapitre, la question de l'impact de la condition des femelles sur leurs réponses sexuelles, avant de tester l'influence que peut avoir le contexte, dans le deuxième chapitre. Enfin, j'étudie les effets de la polyandrie sur la sélection sexuelle post-copulatoire des femelles. Chacun de ces chapitres décrit deux expériences différentes et discute de l'intérêt de leurs résultats dans le contexte de la sélection sexuelle.

Néanmoins, les résultats présentés sont également destinés à être publiés.

La première expérience du chapitre I est actuellement soumise à la revue *The Auk*.

La seconde expérience de ce chapitre est soumise à *Ethology*.

La première expérience du deuxième chapitre est en préparation.

Le troisième chapitre est en préparation pour être envoyé à *Animal Cognition*.

## Remerciements

Une thèse ne s'effectue pas de façon isolée dans un laboratoire. Les rencontres avec d'autres chercheurs et le soutien de personnes extérieures sont des conditions nécessaires à la progression de nos travaux. Ainsi, je voudrais remercier ceux qui m'ont aidé durant ces quatre années, en tentant de n'oublier personne.

En premier lieu, et tout particulièrement, je voudrais remercier L. Nagle, mon directeur de thèse, pour sa gentillesse, son dévouement, et sa patience lors de la relecture de mes manuscrits (projets, articles, thèse...).

J'adresse également de sincères remerciements aux membres du jury qui ont accepté de lire mon mémoire et de faire le déplacement pour assister à ma soutenance : T. Aubin, D. Gil, M. Kreutzer, G. Leboucher et N. Mathevon.

Ensuite, je voudrais remercier l'ensemble de mes collègues, pour leur aide et leur soutien : M. Amy, N. Béguin, A. Belguermi, N. Béguin, O. Bouillet, D. Bovet, J. Chebaux, T. Draganoiu, V. Garcia-Fernandez, N. Giret, F. Halle, P. Lenouvel, M. Monbureau, M. Pasteau, F. Péron, E. Vallet, ainsi que les membres plus éphémères de notre laboratoire : G. Dias et V. Jouffroy. Merci également aux aides pour les traductions anglaises de mes articles : T. Chrysanthaki, M. Gratier et C. Lestienne.

Mes canaris se joignent à moi pour remercier chaleureusement les animaliers, C. Desaleux, P. Groué, K. Hébert et P. Albuquerque pour les graines, l'eau, les pommes, les soins et surtout la pâtée. Je remercie pour ma part J. Gigomas pour l'aide apportée lors des démarches administratives.

Merci à mes collègues extérieurs au laboratoire, avec qui j'ai pu discuter de mes travaux, voire collaborer sur des projets : M. Gahr, C. Vignal, V. Van Meir, P. Roy et F. Pachet.

Merci également aux étudiantes que j'ai co-encadrées (exploitées ?) : C. De Fazio, C. Lengignon et Z. Skandrani, pour avoir participé aux expériences et pour la qualité de leur travail.

Enfin, puisque tous mes contacts ne sont pas des chercheurs je tiens à remercier toute ma famille : mes parents pour leur soutien (financier au début, puis moral), mes grands-parents et ma tante pour leurs encouragements et mon frère, pour être rigolo.

Je remercie également mes amis amiénois : G. Acket (le crépier chilien), F. Bultez (Je ne pouvais pas espérer un meilleur colocataire), J. Delbecq (plus thaïlandaise qu'amiénoise pour l'instant), C. Garcia (qui a connu les mêmes désespoirs que moi), C. Petit (la hippie du RU) et A. Vanderlick (à qui je dois neuf dixièmes des fous rires de ma vie).

Merci également à mes amis d'ici et d'ailleurs : E. Delfosse, les sœurs C., C. & J. Demesse, M. Desestres et P. Legrand, M. Desgranges et I. Labelge, T. Foucart, R. Melaye, L. Manil, E. Pollet, G. Telliez, F. Thévenot pour leur fidélité en amitié, les membres du crew thon (Mathieu, William et sa sœur, et Madhi l'artiste) pour me rappeler violemment que « y a pas que le travail dans la vie! » et à ceux qui rendent la vie plus belle en général....

Enfin, merci à Marion Demesse, qui, en plus d'être la plus belle, est sans doute la personne la plus patiente et la plus compréhensive que le monde ait jamais portée...

## Résumé

Le fil conducteur de cette thèse est la variabilité du choix de partenaire chez les femelles de canaris domestiques *Serinus canaria*. Elle s'articule autour de trois axes. Lors des deux premiers chapitres, les femelles sont exposées à deux types de chants de mâles : un chant A16, hautement attractif et un chant A8, faiblement attractif. Le nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (PSA) que prennent les femelles permet de déterminer leur motivation sexuelle (le nombre total de PSA), leur préférence pour un des deux types de chant, ainsi que leur sélectivité (la proportion de PSA pour A16 ramené au nombre total de PSA).

Dans le premier chapitre, deux types de traitements ont permis de modifier la condition des femelles. Dans une première expérience, les plumes des ailes de certaines femelles ont été raccourcies et dans une seconde, les deux groupes de femelles ont été nourris avec des régimes alimentaires différents. Les résultats présentés témoignent du fait que les femelles de canaris domestiques peuvent évaluer leur propre condition et peuvent produire des réponses appropriées aux chants des mâles. Les individus en meilleure condition sont plus sélectifs.

Le deuxième chapitre a identifié différents contextes dans lesquels les femelles modifient leurs réponses comportementales aux chants des mâles. Le timing de la diffusion des stimuli est un facteur expliquant le pattern de PSA produites. L'horaire de la journée a un impact sur la sélectivité des femelles, le jour du cycle de ponte modifie la motivation sexuelle, les choix et la sélectivité et, enfin, l'ordre du cycle de ponte a un effet sur la motivation sexuelle et les choix des femelles. En revanche, aucun impact du rang social n'a pu être mis en évidence.

Le dernier chapitre s'intéresse au choix de sperme par la femelle du canari domestique. Avant l'accouplement, les femelles sont parfois obligées de choisir des mâles non optimaux. Les expériences de ce chapitre démontrent que les femelles peuvent éjecter le sperme de leur ancien partenaire dans leur défécation et que ce rejet est plus fréquent lorsqu'elles entendent des chants de mâles de bonne qualité.

Ces résultats indiquent que les femelles de canaris domestiques adaptent leurs réponses sexuelles en fonction de la condition et du contexte dans lesquels le choix s'effectue. La sélection sexuelle ne s'arrête pas au moment du choix de partenaire puisque les mécanismes d'un choix cryptique directionnel (i.e. allant dans le même sens que la sélection pré-copulatoire) sont décrits dans le dernier chapitre de ce manuscrit.

Mots clés : canari domestique, condition, contexte, choix du partenaire, sélectivité, sélection sexuelle post-copulatoire, *Serinus canaria*

## Abstract

### **Causes of the variability of partner choices by females of domestic canaries *Serinus canaria***

The guiding principle of this thesis is the variability of partner choice in females of domestic canaries *Serinus canaria*. It is developed in three chapters. The first two chapters present studies in which the females are exposed to two types of male songs: a highly attractive A16 song and a weakly attractive A8 song. The number of Copulation Solicitation Displays (CSDs) adopted by the females enables one to determine their sexual motivation (the total number of CSDs), their preference for one of both types of song, and also their choosiness (the proportion of CSDs for A16 compared to the total number of CSDs).

In the experiments of the first chapter, two types of treatments enable us to modify the condition of the females. In the first experiment, the wing feathers of some females were shortened. In the second, both groups of females were fed different diets. The results indicate that domestic canaries females can evaluate their own condition and can produce adapted responses to male song. Individuals with better condition were found to be more choosy.

The second chapter identified different contexts in which females modify their behavioural responses to male song. The timing of the playbacks stimuli is a factor explaining the pattern of the produced CSDs. The time of day has an impact on female choosiness, the day of the laying cycle modifies sexual motivation, choice and choosiness, and, finally, the order of the laying cycle has an effect on the sexual motivation and on female choice. However, no impact effect of social rank was identified in our study.

The last chapter deals with sperm choice by the domestic canary female. Before copulating, females must sometimes choose non optimal males. The experiments of this chapter demonstrate that females can reject the sperm of their previous partner in their defecations and that this rejection is more common when they hear good quality male songs.

These results indicate that females of domestic canaries adapt their sexual responses as a function of the condition and of the context in which their choices are made. Sexual selection does not stop at the time of the partner choice since the mechanisms of directional cryptic choice (i.e. that goes in the same direction as pre-copulatory choice) are described in the last chapter of this manuscript.

Keywords: domestic canary, condition, context, partner choice, choosiness, post-copulatory sexual selection, *Serinus canaria*

# Introduction générale

## **I/ Le contexte et l'histoire évolutive des oiseaux**

La vie est apparue sur Terre il y a environ trois milliards d'années. L'évolution progressive due à la dérive génétique, donc à la réplication imparfaite de l'ADN des premiers êtres vivants, a produit de nombreuses formes de vie, toutes issues d'un ancêtre commun (Darwin 1859). Au fil du temps, les hommes ont établi différents types de catégorisation des êtres vivants, afin de répondre à des contraintes écologiques. Ils ont en effet dû apprendre à distinguer les plantes comestibles des plantes toxiques, les animaux prédateurs des animaux ne représentant pas de risques, etc. Depuis Aristote (385-322 av. J.-C.), ils ont établi des classifications selon les similitudes anatomiques des animaux et, plus récemment, selon leurs liens phylogénétiques (ces deux méthodes arrivant à des résultats très similaires).

En 1758, Linné a défini un système de classification encore utilisé de nos jours. Il partage le vivant en « règnes », puis en sous-groupes emboîtés les uns dans les autres à la manière de poupées russes. Les règnes contiennent chacun plusieurs classes, elles-mêmes subdivisées en ordres, familles, puis genres et espèces. La nomenclature binominale qu'il a instaurée est la combinaison du nom de genre et du nom d'espèce de l'animal considéré.

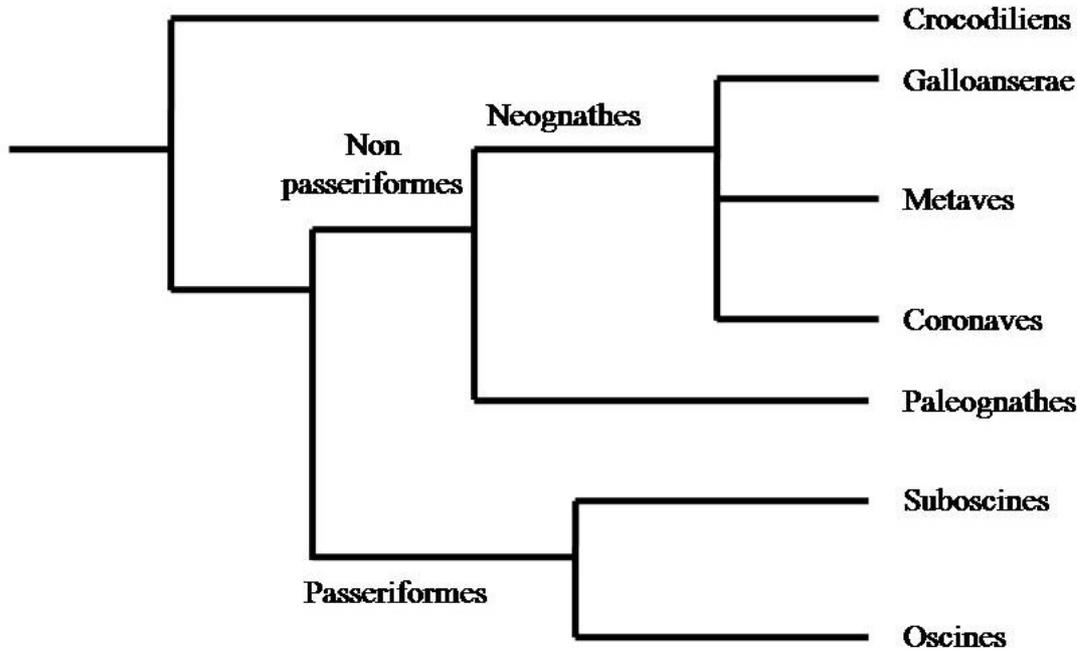
Au sein du règne animal, la lignée des bilatériens regroupe les protostomiens (arthropodes, mollusques,...), les mésozoaires (petits organismes parasites d'animaux marins), et les deutérostomiens parmi lesquels se trouvent les vertébrés (chordés). Le caractère dérivé propre de ce dernier groupe est principalement la présence de vertèbres (pièces squelettiques entourant la corde). Les oiseaux se positionnent dans le groupe des tétrapodes, qui exclut les poissons, mais regroupe les amphibiens, les reptiles et les oiseaux. Alors que les amphibiens et les mammifères représentent des groupes monophylétiques, avec chacun un ancêtre commun qui lui est propre, le groupe des oiseaux est quant-à-lui imbriqué dans celui des reptiles, qui représente donc un groupe paraphylétique : L'ancêtre commun des reptiles est également celui des oiseaux. Au sein de ce

groupe, les oiseaux appartiennent, avec les crocodiliens, aux archosauriens (Padian & Ricqlès 2009). Ils ont en commun l'existence de fenêtres (ouvertures sur la paroi du crâne), la présence d'un gésier, une membrane nictitante et des côtes cervicales à deux têtes. Le rapprochement des crocodiliens et des oiseaux en un même clade ne s'est fait que tardivement tant leurs caractères communs paraissent peu importants en comparaison de leurs divergences. Chez les oiseaux, un étui corné (le bec) entoure les mandibules. De plus, les représentants actuels de ce groupe possèdent des plumes et sont capables de pratiquer le vol battu. Des adaptations favorisant cette caractéristique se sont développées : diminution de la masse osseuse, sternum s'étendant en un bréchet et vertèbres dorsales soudées (Lecointre & Le Guyader 2001). Enfin, à l'opposé des crocodiliens, les oiseaux sont homéothermes.

Les oiseaux apparaissent vers – 150 M. A., âge du plus ancien fossile d'oiseau connu : *Archaeopteryx lithographica* (Jurassique supérieur – Allemagne). Les relations phylogénétiques entre les groupes d'oiseaux restent encore très controversées, même si les recherches utilisant les similitudes génétiques des différents groupes ont permis des progrès importants depuis les années 1990. La radiation rapide des oiseaux, l'absence de formes intermédiaires, et le peu de fossiles disponibles rendent cette tâche de classification particulièrement complexe. Même si des groupes robustes (dont la proximité phylogénétique est certaine) ont été très vite définis, la relation entre ces groupes reste problématique (Harshman 2007). En attendant une classification plus définitive, deux grands regroupements peuvent être définis : les passeriformes et les non-passeriformes. Néanmoins, seul le groupe des passeriformes est monophylétique.

Les non-passeriformes sont divisés en deux groupes : les paléognathes (possédant des caractères ancestraux – émeus, autruches, kiwis,...) et les néognathes (possédant des caractères dérivés). Le groupe des néognathes comprend les galloanserae (oies, canards, coqs,...), les métaves (flamants, grèbes, pigeons,...) et le large groupe des coronaves au sein duquel les liens de parenté restent très incertains. On y retrouve, entre autres, les perroquets, les toucans, les pélicans, les échassiers et les oiseaux marins.

L'ordre des passeriformes contient plus de la moitié des espèces d'oiseaux. Deux principaux groupes y sont représentés : les suboscines, regroupant principalement des passeriformes du nouveau monde, et les oscines, qui comprend les fauvettes, les corbeaux, les merles, les moineaux, etc. (Hackett et al. 2008). Les canaris domestiques *Serinus canaria* appartiennent à la famille des fringillidae, incluse dans le groupe des oscines, aux côtés des emberezidae (bruants). Les oiseaux de cette famille se caractérisent par une petite taille et par un bec épais et conique. Les mâles possèdent en général un chant élaboré. Les fringillidae migrent et recherchent leur nourriture en groupe. Généralement granivores, ils sont partiellement insectivores en été. L'arbre phylogénétique succinct des oiseaux est présenté sur la figure 1.1.



**Figure 1.1** Arbre phylogénétique simplifié des oiseaux, d'après Harshman (2007).

D'un point de vue éthologique, la prise en compte du facteur phylogénétique permet de se rapprocher d'une des quatre questions de Tinbergen (1963). Comme l'a exprimé Dobzhansky (1973 - « Nothing in biology makes sense except in light of evolution »), Tinbergen pense que les comportements doivent être étudiés dans un contexte évolutif. Outre le fait de décrire la fonction d'un comportement, il est primordial de connaître son origine. En éthologie, les principes généraux

vérifiés sur certains taxons peuvent servir à la mise en place de protocoles sur des taxons différents. La prise en considération des liens phylogénétiques entre les espèces étudiées reste néanmoins un facteur essentiel permettant de comprendre l'évolution des comportements. Par exemple, la présomption de l'existence d'un comportement chez une espèce est très forte si celui-ci a déjà été décrit chez la plupart des espèces de la famille à laquelle elle appartient, ce qui n'est pas le cas pour les espèces éloignées. Il convient néanmoins de garder une grande prudence dans ces extrapolations, en particulier en ce qui concerne les comportements sexuels, car la sélection sexuelle est un moteur de l'évolution plus rapide que la sélection naturelle (Boul et al. 2007).

## **II/ Présentation du modèle biologique : le canari domestique**

### ***Serinus canaria***

Le canari domestique est un passereau de la famille des fringilidés. La souche sauvage est originaire des Îles Canaries et de l'archipel de Madère, situés à l'ouest du Maroc. Il s'agit d'une espèce sédentaire, grégaire, peuplant les fourrés et les vergers jusqu'à une altitude de 1500 m environ. Le canari sauvage est vert foncé et fait son nid dans des buissons ou des arbres touffus (Newton 1972).

Elevé depuis le XV<sup>ème</sup> siècle, la couleur de son plumage a profondément évoluée. Sa robe est désormais très variable : verte, brune, jaune, grise, blanche, tachetée... La longueur, du bec à l'extrémité de la queue, est d'environ 15 cm pour une envergure de 25 cm et une masse de 20 à 30 g. Le bec est épais et conique. Sa nourriture est essentiellement constituée de graines, ainsi que de fruits et de légumes.

Le canari est une espèce socialement monogame. Les couples, qui se forment à la fin de l'hiver, restent unis au moins pendant toute la saison de reproduction. Après avoir construit son nid, la femelle y dépose de deux à cinq œufs, qu'elle couve pendant quatorze jours jusqu'à l'éclosion. Puis, les parents nourrissent les jeunes pendant encore une trentaine de jours (au début dans le nid, puis à l'extérieur). Une deuxième, voire une troisième nichée peut avoir lieu dans la saison.

Güttinger (1985) a étudié les effets de la domestication sur le chant du canari domestique. Il en tire quatre constats : 1) L'organisation des chants chez le canari domestique reste similaire à celle des canaris sauvages. 2) Des suites de notes différentes forment l'essentiel des chants de canaris sauvages alors que les mêmes notes reviennent plus fréquemment chez les canaris domestiques. 3) Les notes les plus élevées en fréquence ont été éliminées par la sélection des éleveurs. 4) Les individus sauvages et domestiques organisent leur chant autour d'un même nombre de syllabes préférentiellement utilisées (environ dix syllabes), autour desquelles ils « brodent » leur répertoire.

De nombreux points justifient son utilisation en laboratoire. En premier lieu, vient le fait que cette espèce soit aisée à élever et supporte très bien la captivité. Ensuite, il est possible de contrôler de façon précise la reproduction de cette espèce photosensible. En abaissant la durée de la photopériode, les individus adoptent un comportement hivernal : baisse générale d'activité, arrêt de la ponte chez la femelle, diminution du nombre et de la diversité du chant chez le mâle. En augmentant la durée de la photopériode au contraire, les individus reprennent leur comportement printanier et estival : reprise de la ponte chez la femelle, reprise intense de la production de chants et des comportements agressifs du mâle.

Son utilisation pour l'étude du comportement sexuel est également intéressante. En effet, les chants des mâles ayant été très intensément étudiés, il est possible d'évaluer leur qualité (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). Lors des expériences de playbacks, nous pouvons également augmenter artificiellement la qualité des chants diffusés en y intégrant des éléments « réactogènes » (voir p. 72), c'est-à-dire qui provoquent une réponse sexuelle intense chez la femelle. Enfin, cette réponse sexuelle est très visible chez le canari domestique : à l'écoute des chants des mâles, les femelles prennent des postures de sollicitation à l'accouplement (pendant une posture de sollicitation à l'accouplement, une femelle arque son dos en relevant la tête et la queue, fait vibrer ses ailes et écarte les plumes entourant son cloaque) qui sont des indices fiables de leur motivation sexuelle (King & West 1978 ; Kreutzer & Vallet 1991 ; Byers & Kroodsmas 2009).

Toutes ces raisons justifient donc l'usage du canari domestique pour l'étude de la plasticité du choix de partenaire par les femelles.

### **III/ La reproduction chez les oiseaux**

#### **Les systèmes d'appariement**

Comme la plupart des vertébrés, les oiseaux ont un mode de reproduction sexué. La présence des deux sexes est donc nécessaire pour assurer une descendance. Les intérêts divergents entre les mâles et les femelles ont conduit à l'apparition de plusieurs types d'organisations définissant les modes de reproduction.

La première dichotomie que l'on peut observer en ce qui concerne le système d'appariement est la répartition entre les espèces monogames et les espèces polygames. Si les mammifères semblent majoritairement polygames (80 % de polygamie), en revanche, les oiseaux sont en majorité socialement monogames (90 % de monogamie – Alcock 2004). Cependant cette monogamie n'est souvent qu'apparente. Møller & Birkhead (1993) notent qu'un nombre croissant d'études révèle des copulations et des paternités extra-couples. Les premières études se basant sur l'observation des accouplements extra-couples d'oiseaux bagués n'avaient permis de montrer qu'un faible taux de polygamie. Avec la généralisation des tests génétiques de paternité, la fidélité supposée des oiseaux est très nettement revue à la baisse (Birkhead & Møller 1992 ; Birkhead 1998). Chez les oiseaux socialement monogames, les mâles (Bitton et al. 2007 ; Dalziell & Cockburn 2008 ; Lehtonen et al. 2009) et les femelles (Houtman 1992 ; Kempnaers et al. 1999 ; Edly-Wright et al. 2007) peuvent augmenter leur succès reproducteur en recherchant des fertilisations extra-couples. Les taux de copulations et de fertilisations extra-couples peuvent varier considérablement à la fois entre les espèces et entre les individus (Poesel et al. 2005 ; Bitton et al. 2007 ; Edly-Wright et al. 2007 ; Lehtonen et al. 2009 ; Reudink et al. 2009). Enfin, il existe des espèces partiellement monogames, où seuls les meilleurs mâles ont accès à plusieurs femelles. Chez le rougequeue noir *Phoenicurus ochruros*, les mâles les plus agressifs et les plus précoces

lors du retour de la migration peuvent prétendre à plusieurs femelles (Draganoiu et al. 2005), tandis que chez les accenteurs mouchets *Prunella modularis*, les meilleurs mâles pourront s'approprier leur propre femelle tandis que les mâles moins compétitifs devront les partager (Davies 1983).

Il existe néanmoins des espèces pour lesquelles la monogamie est totale, en particulier chez les oiseaux marins (Bried et al. 2003). La fidélité des partenaires peut être liée aux soins parentaux. En effet, si l'identité de la mère d'une nichée est souvent évidente, celle du père est plus incertaine. Or, le mâle n'a intérêt à fournir un investissement parental que si la probabilité qu'il ait fertilisé au moins une partie des œufs de sa partenaire est élevée. Un haut degré de fidélité de la femelle est donc une condition requise à l'investissement paternel. Si l'implication du mâle est indispensable pour le développement de la nichée, la femelle se voit dans l'obligation de rester fidèle (« hypothèse de la femelle contrainte »). Les résultats concernant le serin cini *Serinus serinus* illustrent ce fait. En milieu possédant peu de ressources, Gamma-Mota & Hoi-Leitner (2003) n'ont pas trouvé de paternité extra-couple alors qu'un taux de paternité extra-couple avoisinant les 20 % a été trouvé par Hoi-Leitner et al. (1999) en Espagne, dans un milieu plus favorable. De plus, Hoi-Leitner et al. (1999) révèle qu'il est plus probable de trouver des jeunes provenant de copulations extra-couples dans les territoires riches en nourriture que dans les territoires moins propices.

De plus, il existe néanmoins 10 % d'espèces dont l'appariement ne suit pas le modèle monogame. Parmi ces espèces, plusieurs cas peuvent être décrits. Le premier autre type de système d'appariement concerne la polygynie. Cette organisation correspond au modèle de Bateman (1948) et de Trivers (1972). En effet, étant donné que la femelle a un nombre limité d'ovocytes et que le mâle produit des gamètes en quantité beaucoup plus importante, le nombre de mâles disponibles pour la reproduction est, à un instant  $t$ , plus important que le nombre de femelles (Danchin et al. 2005). Une compétition entre les mâles se met donc en place pour accéder aux femelles, et certains mâles sont plus performants pour s'approprier des femelles. Un cas typique est celui des leks (Castellano 2009). Chez les espèces pour lesquelles de tels rassemblements

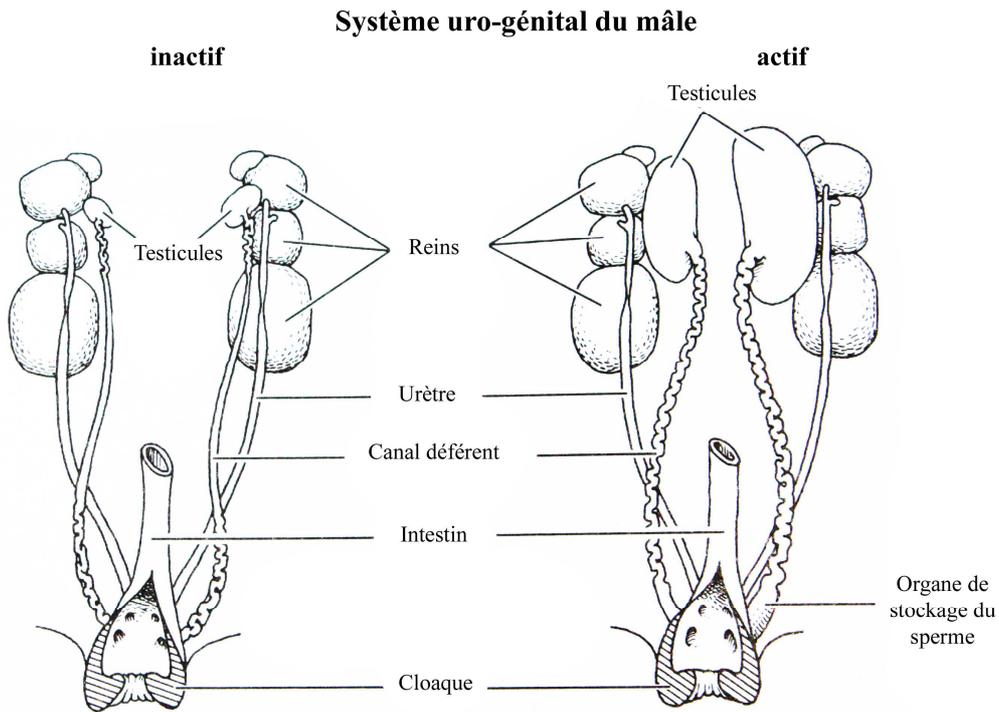
existent, les mâles s'affrontent et les vainqueurs sont choisis par les femelles. Ainsi, certains mâles réussissent à s'accoupler avec plusieurs femelles tandis que d'autres ne s'accouplent pas.

La polyandrie est le second type de système d'appariement non monogame connu chez certains passereaux. Chez les séricornes à sourcils blancs *Sericornis frontalis* et les geais à face blanche *Calocitta formosa*, le groupe est formé d'un couple dominant, et de mâles subordonnés qui aident au nourrissage des jeunes (Leedman & Magrath 2003 ; Langen & Vehrencamp 1999). Plusieurs processus peuvent avoir initié ce mode d'appariement (revue par Simmons 2005). En premier lieu, la polyandrie rend improbable les effets liés à l'incompatibilité génétique qui peut se produire entre deux individus (Kempnaers et al. 1999). Multiplier le nombre de partenaires limite donc ce risque pour la femelle. De plus, un processus de compétition spermatique favorable aux femelles se met en place dans les cas de polyandrie (Eberhard & Cordero 1995 ; Eberhard 1996 ; Telford & Jennions 1998). En s'accouplant avec plusieurs mâles, les femelles seront fertilisées par les individus dont les spermatozoïdes sont les plus efficaces. Comme les caractéristiques des spermatozoïdes se transmettent d'une génération à l'autre (Froman et al. 2002), les descendants mâles de ces femelles hériteront de ces caractères et pourront espérer un bon succès reproducteur. Enfin, chez l'hirondelle rustique *Hirundo rustica*, il a été montré que le taux de copulations extra-couples augmentait le succès d'éclosion des œufs (Kempnaers et al. 1999). Ce type de système social a été souvent reporté mais semble plutôt rare chez les oiseaux.

Enfin, la promiscuité sexuelle existe chez certaines espèces tropicales comme le moqueur des savanes *Mimus gilvus* (Botero et al. 2009). Cet oiseau vit en groupes de plusieurs mâles et plusieurs femelles. Il n'y a pas de couples définis, même s'il existe une hiérarchie et des liens privilégiés entre des individus de sexe opposé.

## **L'anatomie des appareils reproducteurs**

La grande variété de systèmes d'appariement est à l'origine des règles définissant le choix des partenaires sexuels. Chez les oiseaux, les copulations s'opèrent par un simple contact cloacal



**Figure 1.2 Appareil uro-génital des oiseaux mâles, d'après Evans & Eiser (2004).**

de quelques secondes durant lequel le sperme du mâle est transféré chez la femelle. Une singularité des oiseaux par rapport aux autres vertébrés supérieurs est l'absence de pénis malgré une fertilisation interne. Néanmoins, les mâles de certains groupes possèdent un organe copulatoire semblable à celui des crocodyliens et des chéloniens : le phallus.

### *Le mâle*

Les spermatozoïdes sont produits par les testicules du mâle durant la période de reproduction. En dehors de cette période, les testicules s'atrophient et ne sont plus fonctionnels. Les canaux déférents conduisent les spermatozoïdes dans un organe de stockage ouvert sur le cloaque (Evans & Heiser 2004 – Fig. 1.2). Le développement de cet organe au printemps donne au cloaque du mâle un aspect gonflé de l'extérieur, ce qui peut permettre de sexer les passereaux lorsqu'il n'existe pas de dimorphisme sexuel au niveau du plumage. Comme nous l'avons dit précédemment, la plupart des espèces ne possède pas d'organe intromittant, et lorsqu'elles en possèdent, celui-ci n'est pas un pénis, mais une invagination cloacale (qui peut prendre des formes

spectaculaires) appelée « phallus ». Ces organes intromittants diffèrent de ceux des mammifères par le fait qu'ils ne possèdent pas d'urètre (le sperme glisse à sa surface), et que l'érection est causée par une augmentation de la pression lymphatique et non sanguine (Fig. 1.3). Leur rôle exact reste à définir, même s'il est très probable qu'ils se soient développés sous la contrainte de la compétition spermatique (Montgomerie & Briskie 2007).

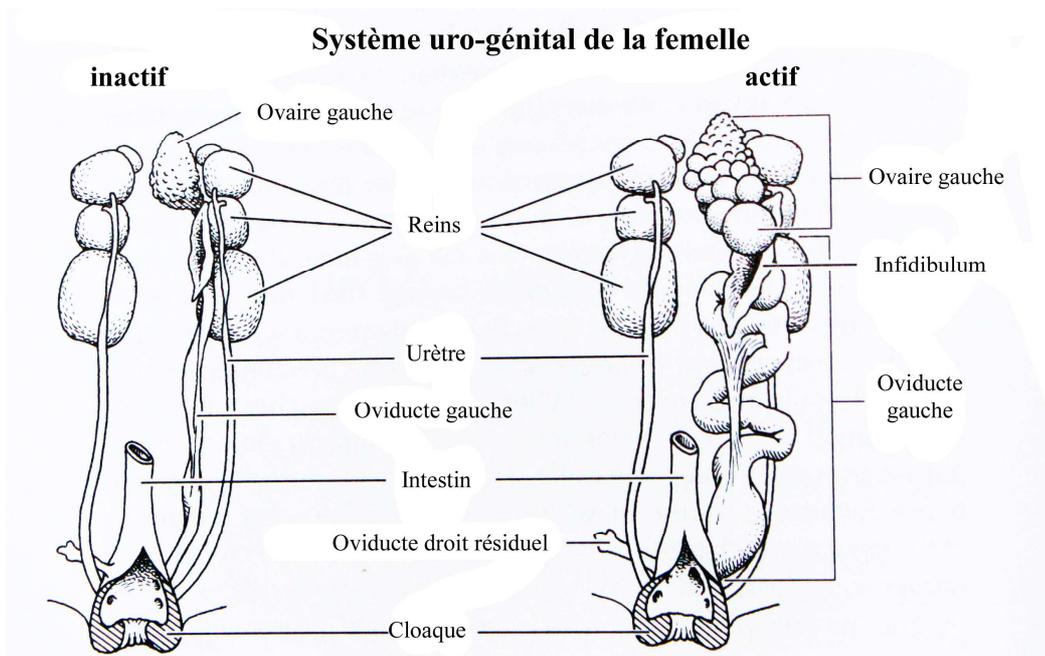
Pendant la copulation, c'est-à-dire un bref contact cloacal de quelques secondes, le sperme est expulsé de l'organe de stockage du mâle puis du cloaque, afin d'arriver dans celui de la femelle qui l'« aspire » par des contractions musculaires.



**Figure 1.3 Phallus d'un canard de l'érimature orné *Oxyura vittata*, d'après Montgomerie & Briskie (2007).**

#### La femelle

L'appareil reproducteur de la femelle chez les oiseaux se distingue par son asymétrie (Fig. 1.4). Malgré une bilatéralité résiduelle, seul l'ovaire gauche est fonctionnel chez la majorité des



**Figure 1.4 Organisation de l'appareil uro-génital des oiseaux femelles, d'après Evans & Eiser (2004).**

espèces. Les œufs se forment à partir de l'ovaire, avec un rythme régulier, propre à chaque espèce. Une fois mature, l'ovocyte prêt à être fécondé se détache dans l'infundibulum. C'est là qu'a lieu la fécondation. Les spermatozoïdes des mâles ont donc dû migrer le long des voies génitales de la femelle. Pendant longtemps, on considérait que cette migration était due à la mobilité des spermatozoïdes. Or, il semble que ce soient les contractions des muscles de l'oviducte qui en sont responsables. Le lien entre motilité et succès de fertilisation est lié à leur capacité à pénétrer l'ovule (Froman et al. 2002). L'œuf migre ensuite dans l'oviducte où le reste de l'œuf est formé : ajout de l'albumen et de la coquille (Winkler 2004). L'œuf termine sa migration dans le cloaque, d'où il est expulsé lors de l'oviposition, qui a le plus souvent lieu au matin, chez les passereaux.

### **La ponte et les œufs**

Selon le schéma classique, la ponte intervient après la fertilisation (qui peut avoir lieu plusieurs mois après les accouplements – Winkler 2004). Les accouplements ne sont cependant pas indispensables chez toutes les espèces pour qu'il y ait une ponte. Selon les espèces, de un œuf (souvent chez les oiseaux marins comme les albatros – diomedidae - ou les pétrels – procellariidae) à plus d'une dizaine d'œufs (chez certaines mésanges – paridae) peuvent être pondus. Leur masse varie de moins de 1 g (10 mm de long) chez les oiseaux-mouches (trochilidae) à plus de 1,4 kg (18 cm de long) chez l'autruche *Struthio camelus* (Winkler 2004).

En dépit de ces disparités, leur composition reste identique quelles que soient les espèces. Outre la coquille, on trouve essentiellement deux parties dans l'œuf de l'oiseau. La partie jaune de l'œuf est la première à être formée, le blanc (albumen) étant ajouté lors de son transit dans l'oviducte. Le jaune contient essentiellement des lipides et des protéines nécessaires à la croissance de l'embryon, qui se situe, au début de l'incubation, à l'interface entre le jaune et le blanc. Le blanc, quant-à-lui, est riche en eau et en protéines. La coquille et les membranes, tout en préservant

l'embryon de la dessiccation, permettent les échanges gazeux entre le milieu interne et le milieu externe.

La reproduction représente un évènement énergétiquement coûteux pour les femelles, puisque celles-ci peuvent perdre jusqu'à un tiers de leur poids pendant la période de ponte. Non seulement elles épuisent leurs réserves énergétiques pour la production des œufs, mais l'incubation limite également le temps consacré à leur propre nourrissage. De ce fait, la taille de la couvée, la taille et le poids des œufs, mais également les concentrations en diverses hormones varient en fonction de la condition physique et de la motivation de la femelle. Ainsi, plusieurs études ont montré que les femelles en bonne condition déposent davantage d'androgènes dans leurs œufs que les femelles de moins bonne qualité chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* (Pilz et al. 2003) et chez l'hirondelle rustique (Gil et al. 2006 ; voir Gil 2003 pour une revue). La femelle peut également investir de façon plus ou moins importante dans sa couvée en fonction de la qualité du mâle. Chez les diamants mandarins *Taeniopygia guttata* (Gil et al. 1999a) et chez les canaris domestiques (Garcia-Fernandez 2009), les femelles étant en contact avec des chants de bonne qualité déposent davantage de testostérone que les femelles en contact avec des chants de moins bonne qualité. Il en est de même lorsque les femelles ont pu choisir leur partenaire par rapport à des choix imposés (Garcia-Fernandez et al. 2010) chez les perdrix grise *Perdrix perdrix*.

Typiquement, la testostérone a des effets sur la croissance (plus rapide) et sur le taux de quémante (supérieur) chez le canari domestique (Schwabl 1993) et sur le développement musculaire (plus important) chez le carouge à épaulette *Agelaius phoeniceus* (Lipar & Ketterson 2000). Chez d'autres espèces, le temps d'incubation est diminué et la croissance est plus rapide (Eising & Groothuis 2003). Cependant, des études contradictoires viennent nuancer ces résultats (Sockman & Schwabl 2000,

2001). Il convient donc de garder en mémoire que les conditions et le contexte peuvent influencer les effets maternels chez les oiseaux dans un sens ou dans l'autre, même si les résultats des études citées peuvent apparaître à priori contradictoires.

### **Les soins parentaux**

Avec la recherche du partenaire et le développement des œufs, les soins parentaux représentent un autre investissement lors de la reproduction. Ici, l'implication des parents varie énormément selon les groupes taxonomiques et selon les sexes. Chez les espèces nidifuges (principalement les oiseaux d'eau), les jeunes sont capables de quitter le nid et de se nourrir seuls dès l'éclosion (Winkler 2004). Chez les oiseaux nidicoles, qui représentent la majorité des espèces, les jeunes sont incapables de se nourrir seuls. Les comportements de nourrissage des parents sont stimulés par les cris de quémante alimentaire des jeunes (Burfors et al. 1998 ; Draganoiu et al. 2006). Ces cris permettent également aux parents de reconnaître leur propre nichée des nichées voisines (Beecher et al. 1986), ainsi que leurs jeunes au sein d'une nichée (Draganoiu et al. 2006). L'investissement des deux sexes est souvent différent. Mises à part les espèces pour lesquelles le rôle des sexes est inversé, les femelles passent en général plus de temps à s'occuper des jeunes que les mâles (Draganoiu et al. 2005).

Chez la majorité des espèces nidicoles, les parents ramènent des proies aux jeunes. La majorité des passereaux apporte des insectes et ne retourne au nid que lorsque suffisamment de proies capturées justifient un aller-retour. Chez les rapaces, les proies sont de petits mammifères et sont dépecées sur place en petits morceaux. Les oiseaux marins ramènent dans leur jabot de grandes quantités de poissons pêchés, parfois très loin du lieu de nidification. La famille des fringillidae (à laquelle appartient le canari) fait cependant figure d'exception, puisque la nourriture proposée

aux jeunes est composée de graines concassées et prédigérées et non de proies (Winkler 2004).

Les soins parentaux ne se limitent pas seulement au nourrissage. D'autres aspects moins connus des comportements liés à la reproduction peuvent être considérés comme des soins parentaux. Par exemple chez le mâle, la définition et la défense des territoires permettent de conserver une zone de chasse pour l'approvisionnement des jeunes. La défense du nid contre les prédateurs fait également partie des soins parentaux, puisqu'une défense efficace augmente les chances de survie des jeunes. Les parents de certaines espèces nettoient également le nid et évitent ainsi la prolifération des bactéries ou d'autres agents pathogènes. Ainsi, les coquilles d'œufs et les sacs fécaux sont souvent éliminés (Winkler 2004).

## **IV/ La communication acoustique**

### **Généralités et définitions**

#### *La communication acoustique dans le règne animal*

Il existe cinq modes de communication dans le règne animal : communication auditive, visuelle, tactile, chimique ou électrique (uniquement en milieu aquatique). Le milieu, ainsi que l'histoire évolutive et les contraintes morphologiques des animaux, exercent une pression sur le type de communication utilisé. Chez de nombreux taxons et dans de nombreux milieux, la production acoustique s'est amplement répandue du fait de ses caractéristiques efficaces. Tout d'abord, contrairement à la communication chimique, elle est modifiable instantanément, ce qui permet d'adapter le signal à des situations variant rapidement. Ensuite, la modulation de son amplitude et de sa fréquence autorise son utilisation à courte et longue distance. Enfin, contrairement à la communication visuelle, elle est adaptée aux milieux couverts ou troubles (Danchin et al. 2005).

Du fait de ces avantages, la communication acoustique est largement utilisée pour des fonctions variées :

- Rôle de défense (ex : stridulation chez les arthropodes)
- Rôle de repérage des proies (ex : écholocation des chiroptères)
- Rôle dans les liens sociaux (ex : communication à longue distance chez les loups)
- Rôle de reconnaissance (ex : reconnaissance de l'espèce, des sexes ou des individus chez les mammifères et les oiseaux)
- Rôle dans la reproduction (ex : stridulation des orthoptères, chant des oiseaux,...)

Les oiseaux comptent parmi les groupes utilisant le plus intensément la communication acoustique. Du fait de la diversité des sons employés et des rôles qui lui sont attribués, nous pouvons considérer que la production vocale atteint chez les oiseaux une de ses formes les plus abouties. Il est donc nécessaire de définir cette diversité de production vocale, de façon à pouvoir utiliser la nomenclature de façon rigoureuse.

#### *Définitions essentielles concernant le chant des oiseaux*

Deux principaux types de vocalisations sont produits par les oiseaux : les cris et les chants. La différenciation entre ces deux types de vocalisation n'est pas toujours aisée. Actuellement, la définition la plus généralement utilisée est celle donnée par Catchpole & Slater (1995). Les chants « sont plutôt longs, complexes, et sont essentiellement produits par les mâles en période de reproduction » tandis que les cris sont « généralement plus courts, plus simples, et sont produits par les deux sexes tout au long de l'année ». De plus, dans la majorité des cas, la production de chants typiques de l'espèce nécessite un apprentissage. Chez les espèces ne produisant que des cris, les vocalisations d'individus élevés en isolement sont identiques à celles des individus élevés en groupe. En revanche chez les oiseaux chanteurs, les jeunes ont besoin d'un tuteur pour produire des chants similaires à ceux de l'espèce : le chant nécessite un apprentissage (Catchpole & Slater 1995).

Ces définitions ne sont pas cloisonnées et acceptent de nombreux contre-exemples. Par exemple, chez l'étourneau sansonnet, les chants sont produits par les deux sexes. Par ailleurs, chez le troglodyte *Troglodytes troglodytes*, les mâles chantent longtemps après la fin de la période de reproduction.

Sur la base de la définition initiale et de ses restrictions, il est possible de définir les oiseaux chanteurs. Les mâles d'oiseaux chanteurs répondent aux caractéristiques précédemment énoncées. Tous ces oiseaux appartiennent à l'ordre des passeriformes. Chez les oscines (voir p. 17), une série d'adaptations a évolué en parallèle au développement du chant. Le nombre et la complexité des muscles de la syrinx se sont accrus, ainsi que la taille des noyaux cérébraux consacrés aux productions vocales. Leur chant étant en général complexe et puissant, seuls les oiseaux appartenant à ce groupe peuvent être qualifiés de vrais oiseaux chanteurs. En revanche la réciproque n'est pas applicable : tous les oscines ne sont pas des oiseaux chanteurs et certains ne produisent que des cris.

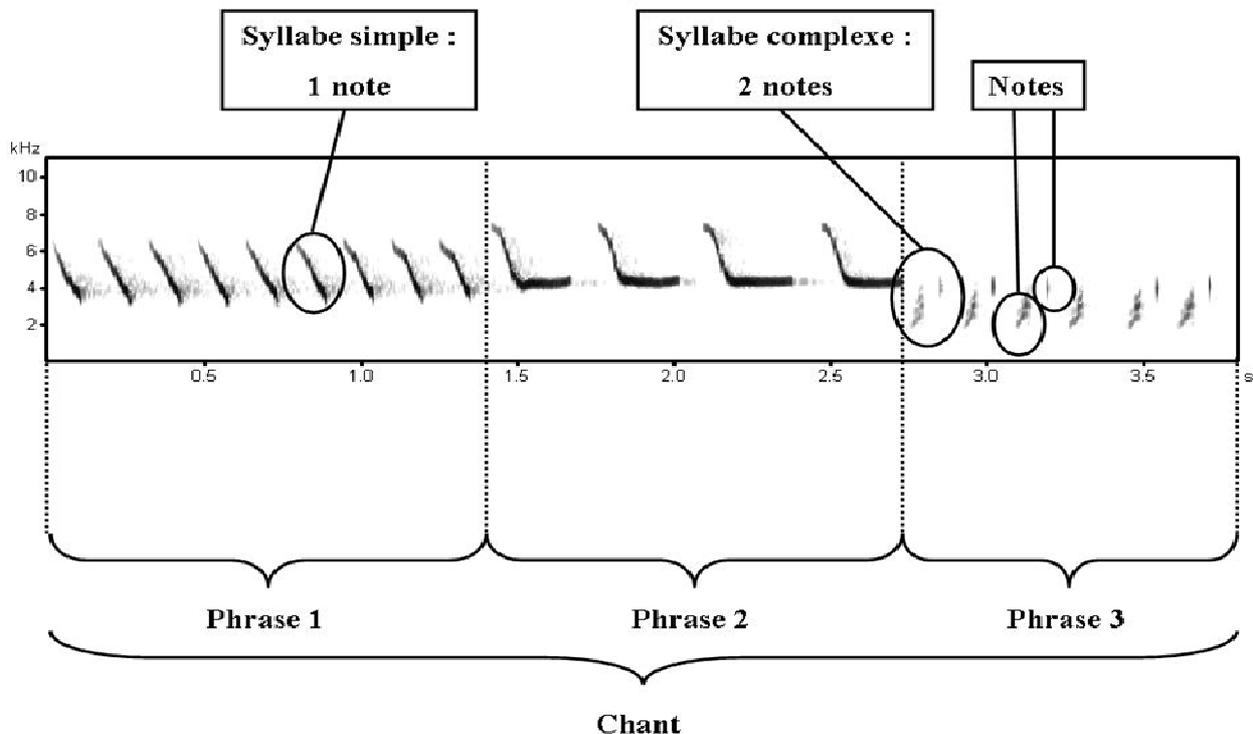


Figure 1.5 Sonagramme d'un chant de canari domestique. L'échelle de temps est représentée en abscisse, et la fréquence d'émission en ordonnée.

Il convient également de préciser quelques techniques d'étude des chants. Les chants sont observables visuellement sur des sonagrammes, qui sont les représentations schématiques des sons avec en abscisse une unité de temps et en ordonnée les fréquences d'émission. Un gradient d'intensité de couleur indique l'intensité sonore (Fig. 1.5). Le chant se caractérise quant-à-lui par sa durée et par le nombre de phrases qui le compose.

Comme il a été dit précédemment, un chant est une suite de sons organisés selon différents niveaux. Le niveau élémentaire d'organisation est la note. C'est un son simple produit par la vibration des membranes de la syrinx (Fig. 1.5).

Le second niveau est la syllabe. Il s'agit d'une suite de notes répétées un certain nombre de fois. Quand cette suite est constituée de la même et unique note répétée plusieurs fois, cette syllabe est dite simple. En revanche quand plusieurs notes différentes sont répétées plusieurs fois dans un même ordre, il s'agit de syllabes complexes.

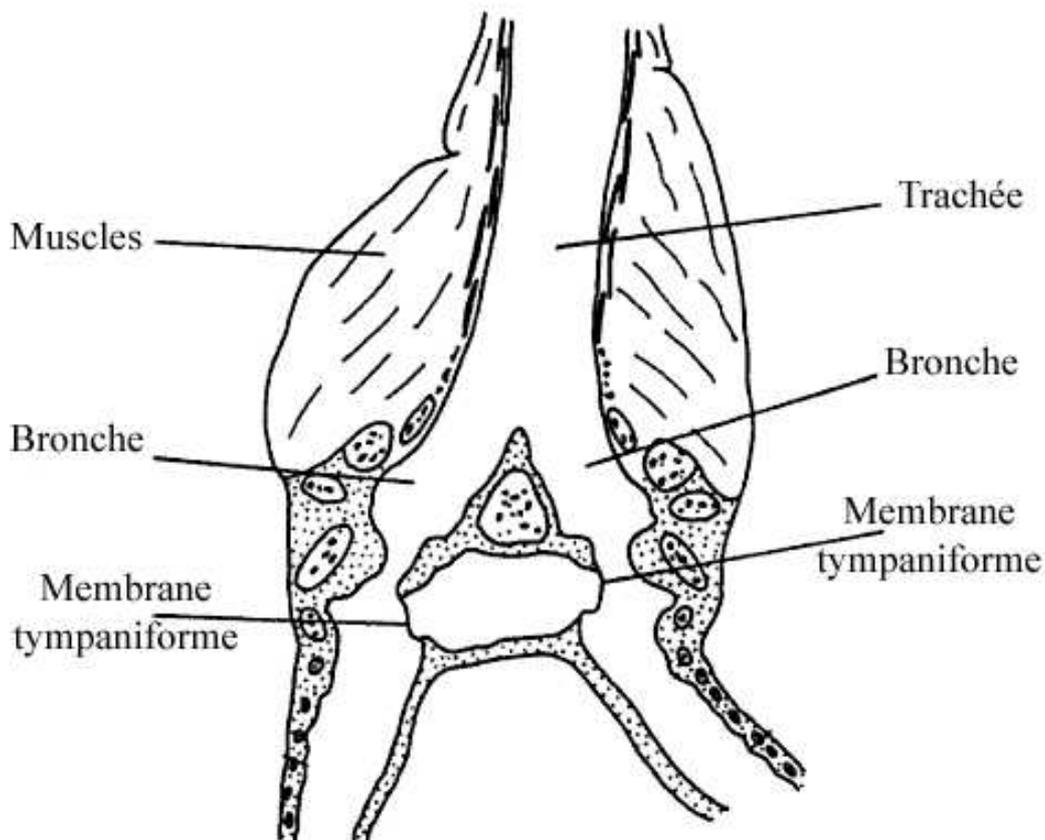
Une suite de syllabes constitue un niveau plus élevé d'organisation : la phrase. Une phrase est un segment de chant, souvent constant, constitué de plusieurs syllabes répétées. Une phrase se caractérise donc par le nombre de notes différentes, par sa durée, par son intensité, par son empan fréquentiel (fréquence maximale à laquelle on soustrait la fréquence minimale) et par son tempo (nombre de syllabes par seconde).

Enfin, le chant est une suite de phrases, dont l'ordre peut être constant ou non, selon les espèces et les individus. C'est à partir d'un pool de phrases que l'oiseau peut créer son ou ses chants. Chez certaines espèces, telles que le pinson des arbres *Fringilla coelebs* ou le bruant jaune *Emberiza citrinella*, les mêmes phrases reviennent souvent dans le même ordre. Ces chants sont fortement stéréotypés. En revanche, chez d'autres espèces, comme le canari ou le rossignol philomène *Luscinia megarhynchos*, les mâles possèdent un pool de phrases qu'ils peuvent assembler les unes aux autres dans des ordres variables. Un individu de ces espèces produit donc de nombreux chants différents. L'ensemble de ces chants constitue le répertoire de chant du mâle. L'ensemble des syllabes qu'il produit constitue son répertoire syllabique.

## La production des chants chez les oiseaux chanteurs

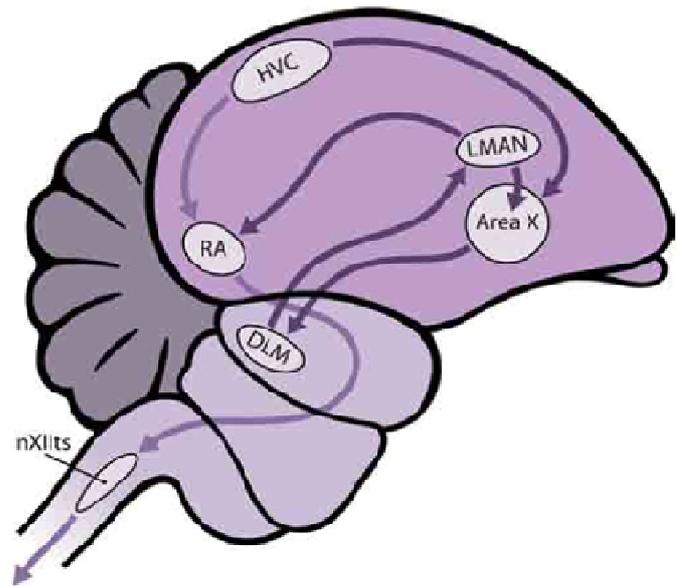
### *La syrinx et la modulation des sons*

La principale caractéristique du système de production vocal chez les oiseaux est la présence d'un organe spécial appelé la syrinx (Fig. 1.6). Cet organe est hautement spécialisé dans la production de vocalisations. La partie productrice des sons est la membrane tympaniforme située à la jonction des deux bronches. Sous l'effet de la pression lors de l'expiration, la membrane se met à vibrer et donc à produire un son (Ruppel 1933). La pression nécessaire à la mise en vibration de cette membrane est créée dans les sacs à air inter-claviculaire. D'autres éléments sont indispensables à la production des chants. Le son est amplifié à l'intérieur de la trachée pulmonaire. Sa modulation, qui lui confère ses caractéristiques physiques est quant-à-elle assurée par les muscles entourant la trachée pulmonaire, dont ils modifient la forme et le volume, et par le bec, qui modifie la fréquence d'émission à la fin du parcours du son. L'obtention de notes



**Figure 1.6** Schéma de la section d'une syrinx de moqueur roux *Toxostoma rufum*, d'après Suthers (1990).

distinctes, définies dans une bande de fréquence restreinte, est possible par le filtre que représentent les parois de la trachée pulmonaire. Le son initialement produit est constitué d'une note et de l'ensemble de ses harmoniques, c'est-à-dire des résonances de la note. Ces dernières sont éliminées grâce à la paroi souple du système vocal, agissant comme un filtre (Beckers et al. 2003a, 2003b ; Suthers 2003). La complexité de la production motrice des chants nécessite un contrôle efficace au niveau



**Figure 1.7 Le système de production du chant, d'après Nottebohm (2005). HVC : High Vocal Center. RA : Robust nucleus of the Archistriatum. LMAN : Lateral Magnocellular nucleus of the Anterior Neostriatum. DLM : Dorso-Lateral division of the Medial thalamus) – flèches pâles : circuit moteur – flèches foncées : circuit d'apprentissage.**

du système nerveux central. Différents noyaux cérébraux interviennent lors de la production et de l'apprentissage des chants.

### *Les bases cérébrales de la production du chant*

#### *- Le circuit moteur*

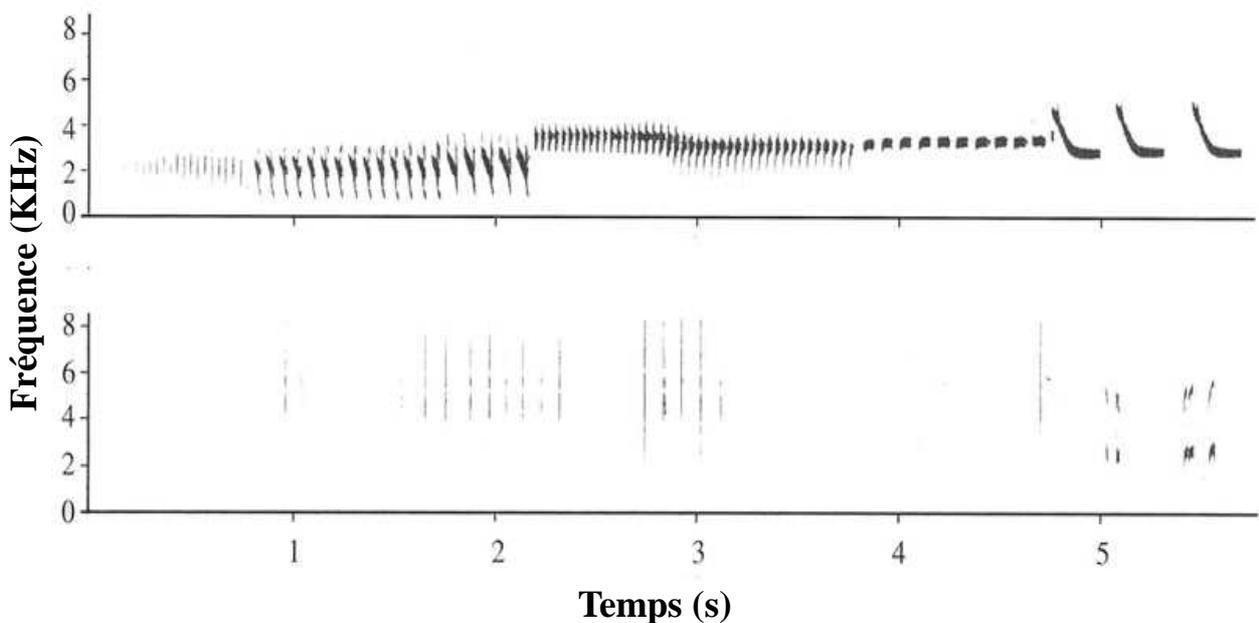
Le contrôle de cette production acoustique complexe est possible grâce à un haut degré de spécialisation au niveau cérébral. Plusieurs circuits neuronaux interconnectés (Fig. 1.7) interviennent dans l'apprentissage, la réception et la production du chant.

Chaque circuit se compose de plusieurs noyaux (ou centres nerveux). Le premier circuit est le circuit moteur (ou circuit postérieur descendant), lié plus particulièrement à la production et à la perception des chants. Il regroupe principalement le noyau HVC (Higher Vocal Center), le noyau RA (Robust nucleus of the Archistriatum) et le noyau nXIIIts (tracheosyringéal portion of the 12th cranial nerve). Les influx nerveux proviennent du HVC, transitent par le RA avant d'atteindre le

nXIIIts. De ce dernier centre, les influx nerveux contrôlant la production vocale se dirigent vers la syrinx.

C'est la comparaison entre les noyaux HVC des mâles (producteurs de chants) et des femelles (non productrices) qui a permis de formuler l'hypothèse de son intervention dans la production des chants. Le noyau HVC des femelles est en effet largement moins développé que celui des mâles (Nottebohm & Arnold 1976). Cette hypothèse a été renforcée par des études démontrant l'incapacité de produire des chants construits chez des mâles ayant subi des lésions sur ce noyau (Fig. 1.8). Chez les canaris, Nottebohm et al. (1986) a également mis en évidence que la taille du noyau HVC augmentait lors de l'apprentissage du chant chez les jeunes, et durant la période de cour chez les adultes, avant de décroître à la fin de l'été. La taille de ce noyau est donc corrélée à l'intensité de l'activité du chant chez les mâles. Chez les femelles, au contraire, son ablation entraîne une diminution de la capacité à discriminer entre les chants de différents mâles (Hallé et al. 2003).

Ainsi, sa taille relative varie significativement selon l'espèce et selon la période de l'année (Nottebohm et al. 1986). En outre, il est possible d'activer artificiellement sa croissance par des implants de testostérone (voir p. 42). Une étude a également permis de mettre en évidence une



**Figure 1.8 Sonagrammes de chants de canaris domestiques avant (en haut) et neuf mois après la lésion bilatérale du noyau HVC (en bas), d'après Nottebohm et al. (1976).**

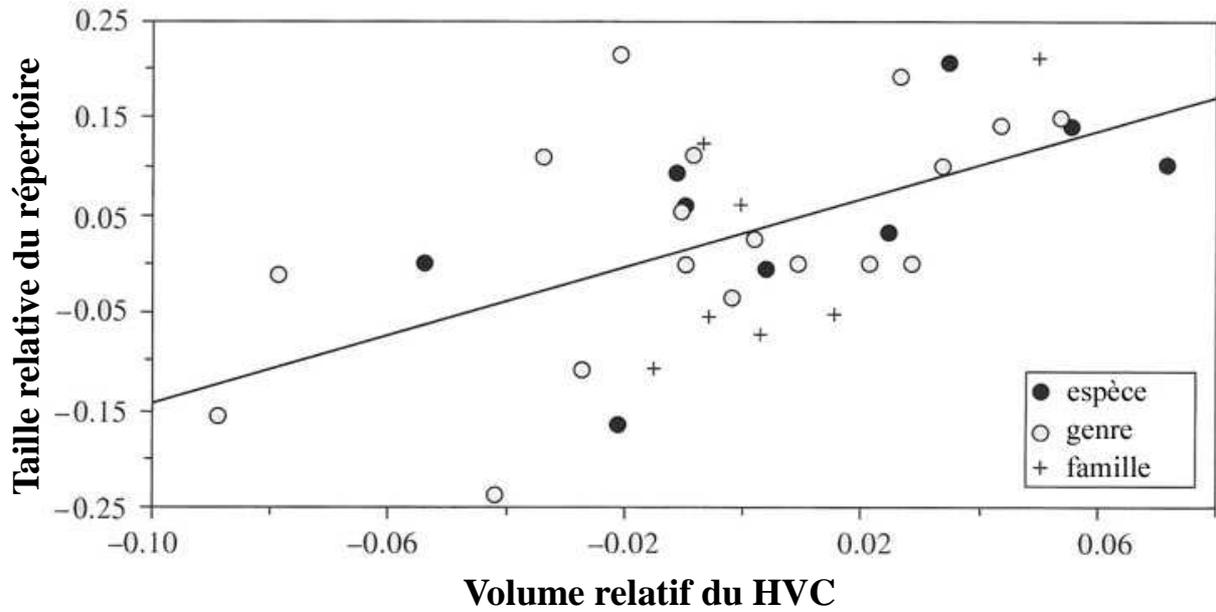


Figure 1.9 Relation entre la taille du répertoire et le volume relatif du noyau HVC par rapport à la taille totale du cerveau chez les oiseaux, d'après DeVoogd et al. (1993).

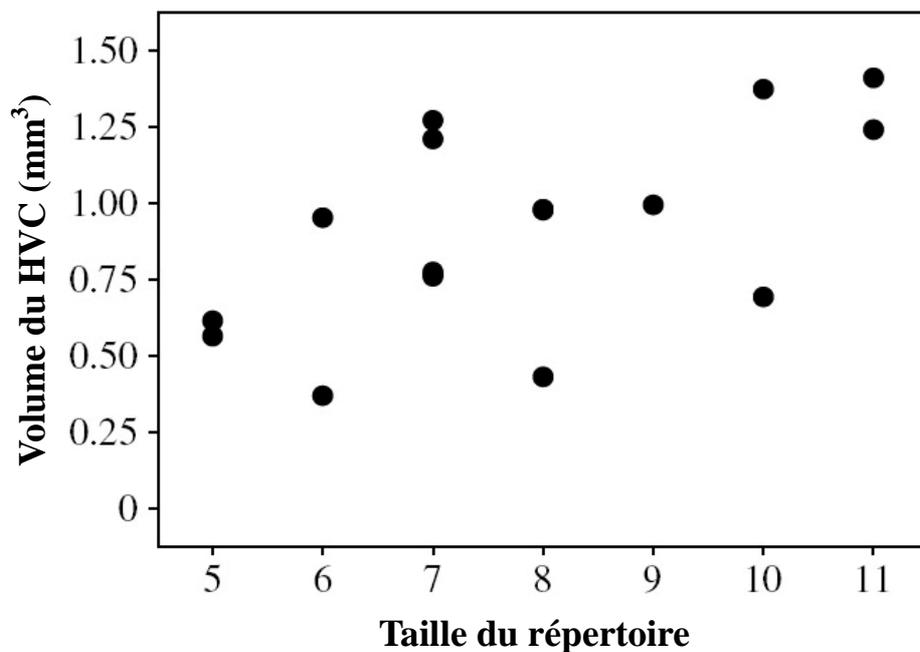
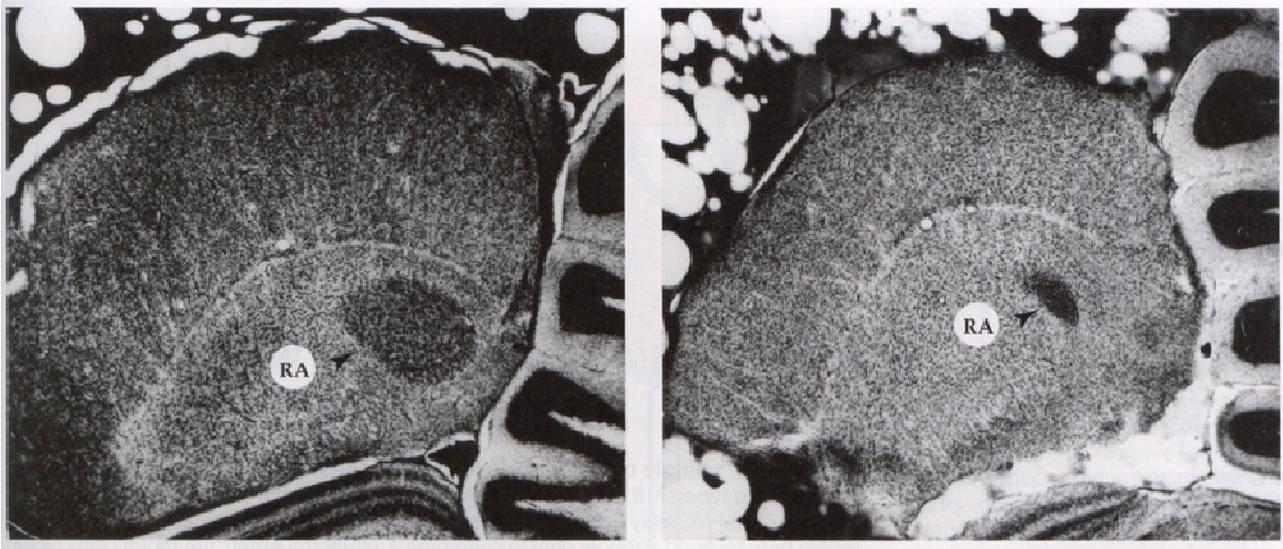


Figure 1.10 Relation entre la taille du répertoire et le volume du HVC chez le pinson chanteur, d'après Pfaff et al. (2007).

relation directe entre le volume du noyau HVC et la taille du répertoire du groupe taxonomique considéré (DeVoogd et al. 1993 – Fig. 1.9). Cette relation s'exprime également au niveau intra-spécifique chez le pinson chanteur *Melospiza melodia* (Pfaff et al. 2007 – Fig. 1.10).

Un autre noyau ayant une importance considérable lors de l'apprentissage et de la production du chant est le noyau RA. Ce noyau augmente également en taille lors de



**Figure 1.11** Comparaison de la taille des noyaux RA chez le mâle (à gauche) et la femelle (à droite), d'après Nottebohm & Arnold (1976).

l'apprentissage du chant chez les jeunes canaris (Nottebohm et al. 1986), puis diminue à la fin de la période de reproduction. Chez les mâles, sa taille suit ensuite une périodicité annuelle, simultanément aux pics de testostérone (Gahr 1994 ; Gahr & Kosar 1996). Ces deux noyaux (HVC et RA) sont indispensables à la production de chants structurés, et sont à ce titre plus développés chez les mâles que chez les femelles (Fig. 1.11).

- Les noyaux cérébraux intervenant dans l'apprentissage du chant

Alors que le circuit postérieur descendant est clairement impliqué dans la production de chants, le circuit antérieur frontal ne semble indispensable que pour son apprentissage. Ce circuit, relie également les noyaux HVC et RA, mais via l'aire X (zone X du lobe paraolfactif), le noyau DLM (Dorso-Lateral division of the Medial thalamus) et le LMAN (Lateral Magnocellular nucleus of the Anterior Neostriatum - Fig. 1.7). La lésion de ces noyaux ne provoque pas de modifications majeures sur le chant des adultes. En revanche, réalisée sur des individus juvéniles de diamants mandarins, elle les rend incapables d'acquiescer un chant similaire à celui de l'espèce. De plus, il est connu que les individus juvéniles produisent des chants plus variables que ceux des adultes (Deregnaucourt et al. 2004, 2005 ; Tchernichovski et al. 2004). Or, l'ablation du noyau LMAN

entraîne la stéréotypie de ces pré-chants. Une étude de Ölveczky et al. (2005) démontre également que les neurones produisant des influx nerveux en direction du RA par l'intermédiaire du circuit antérieur frontal sont recrutés de façon très aléatoire chez les jeunes individus, tandis que cette variabilité est beaucoup plus faible chez les adultes. Il semblerait donc que ce circuit antérieur frontal agisse comme un élément nécessaire à la plasticité des chants lors de son ontogénèse. Cette plasticité est elle-même indispensable à l'ajustement des chants au modèle proposé par le tuteur.

Cette hypothèse d'apprentissage par imitation/ajustement est renforcée par les expériences réalisées sur des oiseaux rendus sourds même si les résultats de ces expériences diffèrent sensiblement en fonction des espèces et de l'âge des oiseaux. Ainsi, chez le pinson des arbres, Nottebohm (1968) montre que le fait d'altérer les tympans des mâles adultes n'a que peu d'influence sur la structure du chant. Cependant, en effectuant cette même opération sur des jeunes avant qu'ils n'aient pu entendre le moindre chant, la structure du chant se révèle très modifiée. L'importance de l'écoute de son propre chant est donc démontrée en endommageant les fonctions auditives de l'oiseau après sa phase sensible, mais avant la phase d'entraînement. Cette altération conduit à la production de chants intermédiaires, dont la structure est correcte, mais les éléments distordus. Une fois la phase d'entraînement terminée et le chant cristallisé, la surdité n'a en revanche que peu d'influence sur le chant.

#### *Les différents modèles de développement des chants*

Les jeunes oiseaux ont donc besoin d'une période d'apprentissage pour produire un chant construit. Ainsi, il a été démontré que les jeunes pinsons des arbres élevés en isolement acoustique (sans apprentissage des modèles) produisent des chants possédant la même longueur, le même empan fréquentiel et le même tempo que dans les conditions normales. Cependant, la structure et l'intonation des notes différaient sensiblement de celles de leurs congénères élevés en présence de mâles adultes (Thrope 1958 ; Nottebohm 1968 ; Slater 1989). Ces expériences expriment clairement la différence entre les apprentissages et les prédispositions chez cette espèce.

Le modèle de développement des chants des oiseaux intègre donc une phase sensible pendant laquelle l'oisillon mémorise les chants des mâles adultes. Cependant, une phase d'entraînement, appelée phase sensori-motrice et ayant généralement lieu lors d'une augmentation du taux de testostérone, après la phase de mémorisation, est nécessaire pour la production de chants comparables à ceux des adultes. Pendant cette phase, l'oiseau novice vocalise intensément et ajuste son chant sur celui des adultes.

#### *Le chant chez les oiseaux élevés en isolement acoustique*

Comme ce qui a été noté précédemment, le chant des oiseaux élevés en isolement acoustique diffère de celui des oiseaux élevés au contact des chants de leur espèce. On distingue cependant deux types de réactions face à ces contraintes. Dans un premier cas, l'oiseau n'exprime qu'une faible part des caractères du chant de l'espèce. Dans un second, l'oiseau connaît une phase pendant laquelle ses vocalisations sont une série de phrases non structurées, puis il structure son chant d'une façon qui lui est propre. C'est le cas du canari domestique, chez qui l'isolement acoustique des mâles n'appauvrit pas leur répertoire, mais modifie la phonologie et la syntaxe des chants (Kreutzer et al. 1996 ; Lehongre et al. 2006).

#### *Le chant développé en présence de différents modèles*

Il est donc indéniable que l'apprentissage du chant passe par une phase d'écoute et d'imitation du chant des adultes. La production du chant est donc dirigée par des facteurs génétiques, liés à l'espèce, mais aussi par des facteurs épigénétiques, faisant intervenir l'environnement et la plasticité de l'expression du génome. Ainsi, grâce à une base commune à toute l'espèce, un mâle novice a une tendance à imiter le modèle homospécifique. Les études sur le terrain de Payne (1981) ont démontré que les jeunes de passerins indigo *Passerina cyanea* ajustent leur chant sur ceux des mâles des territoires avoisinants. Elevés en captivité, ces oiseaux imitent plus particulièrement les chants des mâles avec lesquels une interaction visuelle est possible. En

outre, les jeunes créadions rounoirs *Creadion carunculatus* capturés à la naissance, puis relâchés dans un nouveau territoire, produisaient un chant similaire à celui de leurs voisins, mais qui diffère de celui de leur aire d'origine (Jenkins 1978).

En revanche, la diffusion de chants hétérospécifiques peut n'avoir que peu d'influence sur la production du chant des jeunes en laboratoire (Marler 1970 ; Marler & Peters 1977). Cependant, les bruants à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys* élevés depuis leur éclosion avec des mâles adultes de bengali rouge *Amandava amandava* apprennent le chant de leur modèle, et non celui de leur espèce (Baptista & Morton 1981, 1988). Les auteurs ont ainsi pu conclure que les interactions sociales directes avaient une forte influence sur l'apprentissage d'un modèle hétérospécifique chez cette espèce.

Ainsi, certaines caractéristiques du chant sont inscrites dans le patrimoine génétique de l'espèce, alors que d'autres sont soumises à des facteurs externes, en particulier sociaux. Les caractéristiques du chant des adultes dépendent donc à la fois de prédispositions et de la phase d'apprentissage. La question fondamentale de l'apprentissage à l'âge adulte reste cependant encore en suspens. Alors que certaines espèces acquièrent leur chant définitivement lors de la phase sensible (« close-ended learners »), d'autres réorganisent leur chant à chaque début de saison de reproduction, en y intégrant de nouveaux éléments (« open-ended learners »). Cependant, il est possible que ces éléments aient été acquis tout au début de leur vie, mais qu'ils n'aient jamais été employés auparavant.

## **Les fonctions du chant**

Deux grandes fonctions sont généralement attribuées au chant : la défense d'un territoire et l'attraction de partenaires sexuels. Les études novatrices de Krebs (1977) ont permis de montrer l'impact du chant sur la conservation du territoire. Deux types de protocoles ont pu mettre en évidence cet effet. Dans un premier type d'études, les auteurs ont retiré des mâles de leur territoire, et ont remplacé la moitié de ceux-ci par des haut-parleurs diffusant les chants de ces mâles. Au

bout d'une dizaine d'heures, les territoires sans haut-parleurs ont été visités par d'autres mâles, tandis que ce délai était considérablement allongé lorsqu'un haut-parleur fonctionnait. Le deuxième type d'études consistait en une incision dans les sacs vocaux des oiseaux de manière à les rendre muets pendant un certain temps. Les territoires de ces mâles incapables de chanter sont plus souvent convoités par les mâles voisins que ceux des mâles chanteurs (Peek 1972). Cette fonction a été par la suite confirmée par des études sur le terrain. Par exemple, les mâles dont le territoire a été visité par des rivaux augmentent leurs productions sonores les jours suivants (Amrhein & Erne 2006) ainsi que l'intensité de cette production (Brumm & Todt 2004).

L'autre grande fonction des chants des mâles est l'attraction des femelles. Cette fonction a été suggérée par Darwin (1871) et reprise par Catchpole (1980). Les premiers éléments empiriques de cette prédiction proviennent de l'étude d'Eriksson & Wallin (1986) sur les gobe-mouches noirs *Ficedula hypoleuca*. Des couples d'oiseaux ont été retirés de leur territoire d'origine. Puis, la femelle y a été relâchée sans le mâle. En revanche, des nichoirs garnis ou non de haut-parleurs ont entre-temps été installés sur le territoire. Les femelles ont visité les nichoirs avec des haut-parleurs diffusant des chants de mâles plus fréquemment que les autres nichoirs. Par la suite, de nombreuses études ont trouvé des corrélations entre certaines caractéristiques du chant et leur attractivité pour les femelles. Ainsi, la fréquence d'émission d'une phrase spéciale avec un taux élevé de répétition de trilles est associée à un succès reproducteur important chez le pipit spioncelle *Anthus spinoletta* (Rehsteiner et al. 1998). Chez le canari domestique (Vallet & Kreutzer 1995) et le bruant des marais *Melospiza georgiana* (Ballentine et al. 2004), cette caractéristique du chant augmente le taux de réponses sexuelles des femelles.

Ces préférences des femelles pour certains types de caractéristiques du chant ne semblent pas arbitraires. En effet, une répétition rapide de trilles renseigne le receveur du signal sur la qualité de l'émetteur (Suthers et al. 2004). La production de signaux atteignant la limite physiologique de l'espèce (Podos 1996, 1997) est un élément déterminant pour évaluer les capacités d'un émetteur. Chez le pipit spioncelle, seuls les mâles en bonne condition peuvent

produire le type de chant attractif pour les femelles (Rehsteiner et al. 1998). De même, seuls les mâles en bonne condition peuvent produire les chants les plus complexes chez le rossignol philomène (Kipper et al. 2006) et le bruant des marais (Ballentine 2009). Enfin, Buchanan & Catchpole (2000) ont pu montrer que le nombre de syllabes produites par les mâles de phragmites des joncs *Acrocephalus schoenobaenus* était un indicateur fiable de son investissement dans les soins parentaux.

La production du chant est donc sous l'influence de multiples paramètres morphologiques, physiologiques et environnementaux, comme les relations sociales. De plus, les caractéristiques du chant d'un oiseau ne sont pas fixes, mais sont au contraire malléables, et évoluent au cours des saisons et des années. Ainsi, les chants peuvent fournir de nombreuses indications sur l'état physique, neurologique, hormonal ou sur le rang social de son producteur. Le chant est donc considéré comme un indicateur fiable de la qualité de son émetteur. Son utilisation est donc un atout pour l'étude de la sélection sexuelle chez les oiseaux.

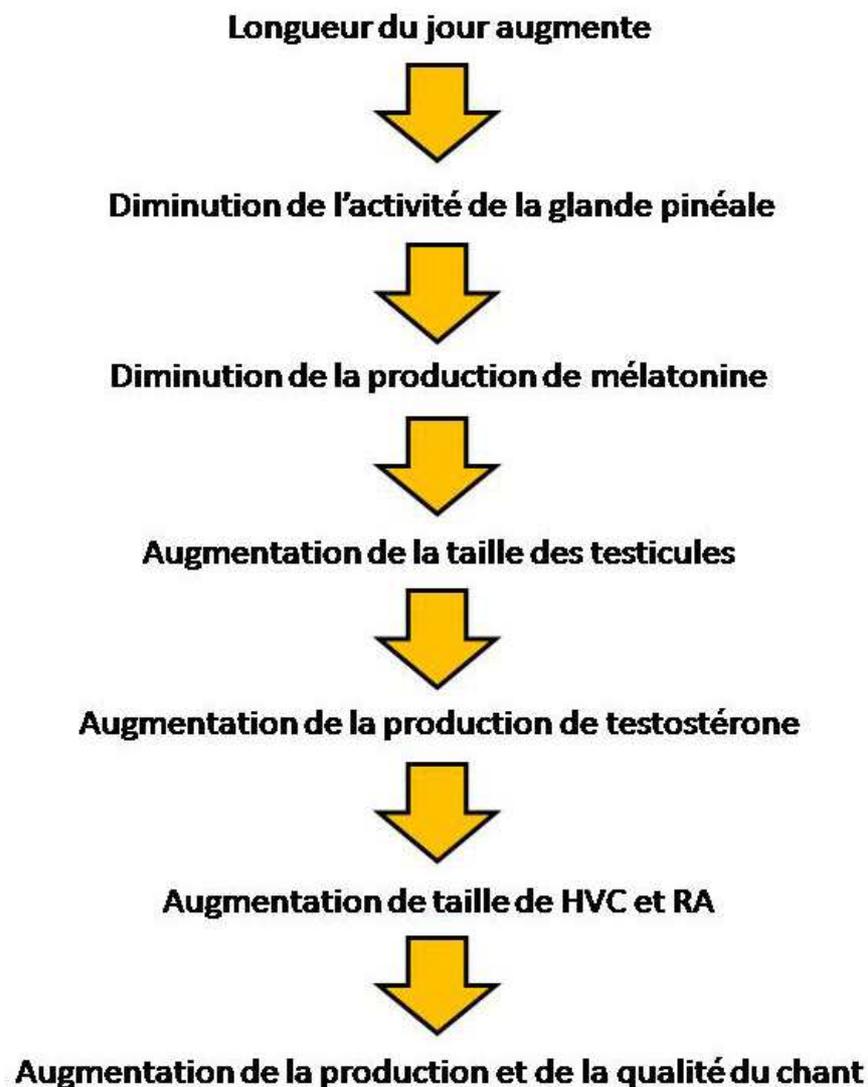
## **V/ La reproduction et les hormones sexuelles**

### **La photopériode et la saisonnalité de la reproduction**

Même si certains oiseaux se reproduisent toute l'année, la saisonnalité de la reproduction est très marquée chez la plupart des espèces de zones tempérées. Le facteur essentiel intervenant dans le déclenchement du processus de reproduction est la photopériode, qui, en interaction avec d'autres facteurs telles que la température, la pluviométrie et la disponibilité en nourriture, détermine « la fenêtre de reproduction » (Leitner et al. 2003). La durée de la photopériode agit sur la physiologie des oiseaux par l'intermédiaire de la mélatonine, hormone fabriquée principalement par les glandes pinéales en absence de lumière (Mayer et al. 1997). La lumière inhibe sa production, si bien que sa concentration est plus élevée la nuit que le jour, et que son pic journalier dure plus longtemps en hiver qu'en été. Cette hormone a des récepteurs dans différentes zones du système endocrinien (Gahr & Kosar 1996 ; Cassone et al. 2008). Pour les oiseaux chez qui les

accouplements se font en hiver, un taux élevé de mélatonine durant une longue période stimule le développement ovarien et testiculaire. En revanche, pour les oiseaux chez qui les accouplements et la reproduction s'effectuent au printemps, un taux élevé de mélatonine pendant une longue période de la journée va inhiber la reproduction (Fig. 1.12).

Chez la majorité des passereaux du Paléarctique, l'allongement de la durée du jour va réduire le temps pendant lequel le taux de mélatonine présent dans le plasma est élevé. Comme cette hormone joue un rôle inhibiteur, un allongement de la durée du jour produit une augmentation de la masse des testicules chez les mâles et une augmentation de la masse ovarienne



**Figure 1.12** Schéma simplifié du contrôle hormonal du chant des oiseaux se reproduisant au printemps ou en été, adapté de Kroodsma (2004).

chez les femelles (Mayer et al. 1997). Chez les mâles, le développement des gonades augmente la concentration de testostérone, ce qui stimule la croissance des noyaux du chant (Evans & Heiser 2004). Chez les femelles, les taux de progestérone et de LH provoquent le développement ovarien. Or, ce sont ces concentrations en LH et progestérone qui induisent les comportements reproducteurs chez les canaris domestiques (Leboucher et al. 1994, 2000).

### **Le chant sous l'influence de concentrations hormonales**

Tout comme la reproduction au sens physiologique, les comportements qui lui sont liés dépendent également des concentrations hormonales et suivent une saisonnalité marquée. Contrairement à l'idée communément acceptée jusqu'alors, les travaux de Nottebohm (1980, 1981, 1985) et de Goldman & Nottebohm (1983) ont démontré l'existence de la neurogenèse à l'état adulte chez le canari domestique. En effet, les noyaux HVC et RA possèdent plus de neurones lors de la période printanière et estivale que lors de la période automnale et hivernale. En outre, ces neurones sont davantage interconnectés lors de cette même période. Cette croissance et cette recrudescence de la production de neurones coïncident donc avec la période pendant laquelle les canaris domestiques mâles chantent le plus. Un mécanisme régulant à la fois la motivation à chanter et le contrôle du chant est donc susceptible d'intervenir. Par ailleurs, il a été démontré que l'implant de testostérone chez des oiseaux mâles augmente significativement la production et la qualité du chant chez les oiseaux chanteurs, y compris chez les femelles (Fusani 2008).

La production de chants est donc sous contrôle hormonal. Pendant la période de reproduction, le taux de testostérone plasmatique est suffisamment élevé pour provoquer une augmentation de la taille des noyaux du circuit moteur (circuit postérieur descendant). Lors de la période automnale ou hivernale, au contraire, l'atrophie des gonades cause une baisse du taux de stéroïdes sanguins, ce qui a pour effet la diminution de la taille des noyaux du chant. Les concentrations hormonales agissent donc sur la motivation sexuelle des oiseaux et sur la qualité du

chant des mâles. Or, chez les oiseaux chanteurs, ces chants ont un rôle prépondérant dans la sélection sexuelle.

## **VI/ La sélection sexuelle**

Les fondements de la sélection sexuelle suivent les mêmes mécanismes que ceux de la sélection naturelle (Darwin 1859). D'après cette théorie, les individus dont les caractères favorisent la survie ont davantage d'opportunités de se reproduire que les autres, si bien que, par le biais de l'hérédité, les caractères qui leur sont avantageux sont plus fréquemment transmis aux générations futures. Or, les observations naturalistes de Darwin lui ont fourni de nombreux contre-exemples qui contredisaient cette théorie. Chez de nombreuses espèces, des caractères handicapant les déplacements, le camouflage ou nécessitant un apport d'énergie supplémentaire existent, malgré un coût évident en termes de capacité à survivre. En remarquant que les mâles sont plus souvent dotés de tels apanages, Darwin a émis l'hypothèse que ces caractères exubérants avaient une fonction pour l'accès aux femelles. Il a donc dû ajuster sa théorie de la sélection naturelle en y intégrant un deuxième moteur concourant à l'évolution des espèces : la sélection sexuelle.

La sélection sexuelle (Darwin 1871) reprend le même principe que la sélection naturelle, mais elle l'applique à la reproduction, et non plus uniquement à la survie. Selon cette théorie, les individus dont les caractéristiques augmentent leur probabilité de s'accoupler et/ou de se reproduire produisent davantage de descendants que les autres. Grâce au phénomène de transmission des gènes, ces caractères sont donc favorisés au fil des générations successives.

La sélection sexuelle est donc un des deux moteurs de l'évolution des espèces (Darwin 1871). Au fil des générations, elle a favorisé les individus dont la reproduction était la plus efficace en termes de nombre et de viabilité des descendants. La sélection naturelle et la sélection sexuelle interviennent à chaque génération, la première en éliminant les individus les moins aptes à survivre, et la seconde, en ne permettant pas la reproduction des moins efficaces lors des parades, des accouplements et de la fécondation. Ainsi, certaines mutations ne permettant pas la

reproduction ne peuvent se répandre dans les populations, même si ces mutations sont bénéfiques en termes de survie des individus. Au contraire, il est possible que certains caractères favorisant la reproduction puissent se développer, même s'ils représentent un handicap pour la survie des individus (théorie du handicap – Zahavi 1975).

Malgré les premières résistances face à ces théories, celles-ci connaissent un succès rapide dans la communauté scientifique et servent de base à l'étude de l'évolution des espèces. Darwin n'a cependant pas proposé de processus expliquant les choix des femelles et préférait attribuer aux animaux des sentiments humains. Wallace (1891), quant-à-lui, proposait que le choix des femelles s'effectue pour maximiser l'efficacité de la sélection naturelle. Les femelles choisiraient les mâles ayant le meilleur potentiel reproducteur et les meilleures chances de survie. Il attribua aux caractères sexuels secondaires, qui sont les caractéristiques d'une espèce intervenant dans le choix du partenaire, la fonction de reconnaissance de l'espèce et d'évitement de copulations non fécondes.

Ces théories ont posé les bases de nombreuses recherches sur la sélection sexuelle. Plusieurs aspects de la théorie de la sélection sexuelle en découlent. La sélection intra-sexuelle s'intéresse aux conflits entre les individus d'un même sexe pour accéder au sexe opposé, et donc se reproduire. La sélection inter-sexuelle met l'accent sur les phénomènes de choix du partenaire, en majorité le choix des femelles pour certains mâles et le rejet d'autres mâles, moins attractifs. Enfin, il existe une sélection sexuelle post-copulatoire, dès lors que les modes de sélection pré-copulatoires n'ont pas permis à la femelle de définir un partenaire sexuel mâle unique. Dans ce cas, des processus de compétition se mettent en place dans les tractus génitaux des femelles.

La sélection intra-sexuelle prend le nom de « compétition spermatique », c'est à dire la compétition entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles. La sélection inter-sexuelle est appelée « choix cryptique ». Elle signifie l'intervention de l'état physiologique ou du comportement de la femelle dans le succès des spermatozoïdes.

## **La sélection sexuelle pré-copulatoire**

### *Le sens de la sélection sexuelle*

Comme Darwin l'avait déjà remarqué, les individus mâles sont souvent plus ornementés que les individus femelles, au moins dans la grande majorité des espèces chez lesquels les deux sexes présentent des phénotypes différents. Il faut donc en conclure que le besoin de « séduire » est plus important chez les mâles que chez les femelles. Les raisons de l'ornementation exagérée des mâles par rapport à la discrétion des femelles sont liées à un investissement différencié des deux sexes dans les processus de reproduction.

### *L'anisogamie*

La cause ultime de cette différence entre les mâles et les femelles provient d'un investissement différent dans la production de gamètes. Chez tous les vertébrés supérieurs, les gamètes mâles (spermatozoïdes) sont de petites cellules flagellées, avec de nombreuses mitochondries, mais peu de réserves énergétiques. En revanche, les gamètes femelles (ovocytes) sont de grande taille, immobiles et possèdent beaucoup de réserves énergétiques. De plus, à partir de la maturité sexuelle, la production de spermatozoïdes est relativement constante pendant les périodes de reproduction, alors que la production d'ovocytes est cyclique. Il en résulte une production de spermatozoïdes beaucoup plus élevée que celle d'ovocytes. Enfin, la femelle est souvent impliquée dans la gestation ou l'incubation des œufs. Le nombre potentiel de descendants d'une femelle est égal au nombre d'œufs arrivant à terme. En revanche, le nombre potentiel de descendants d'un mâle est égal au nombre de descendants de l'ensemble de ses partenaires sexuels. Pour augmenter ce nombre, il doit augmenter le nombre de ses partenaires tandis que la femelle doit au contraire limiter son choix aux mâles qui assureront à ses descendants le meilleur phénotype, c'est-à-dire le meilleur potentiel de survie et la meilleure attractivité au stade adulte. Il en résulte une généralité (avec de nombreuses exceptions) qui confère au mâle une nature visant à multiplier le nombre de ses partenaires tandis que la femelle se doit d'être plus sélective.

### *Le sex-ratio opérationnel*

Une autre manière de considérer l'investissement différencié des deux sexes consiste à déterminer le nombre d'individus de chaque sexe disponibles pour la reproduction. Comme précédemment expliqué, les femelles produisent un nombre limité d'ovocytes pendant une période restreinte, alors que les mâles produisent de nombreux spermatozoïdes pendant toute la période de reproduction. Par conséquent, à un instant  $t$ , le nombre de femelles disponibles pour la reproduction est toujours inférieur au nombre de mâles. Le ratio des mâles et des femelles sexuellement réceptifs définit le Sex-Ratio Opérationnel (SRO - Emlen & Oring 1977). Celui-ci est très souvent biaisé en direction des mâles ( $SRO > 1$ ). De ce fait, les mâles doivent lutter plus intensément que les femelles pour accéder à un partenaire de reproduction.

### **La sélection intra-sexuelle**

#### *Trouver un partenaire*

La première étape de cette compétition est donc la rencontre du partenaire. Plusieurs stratégies de recherche peuvent être exploitées. La première revient à féconder une partenaire avant les rivaux. Pour cela, certains insectes, comme les papillons nocturnes, possèdent des organes chimiorécepteurs très efficaces permettant de détecter des femelles à des distances de plusieurs kilomètres. Sous l'influence de la compétition intra-sexuelle, les mâles de ces espèces ont développé des antennes munies de soies sensorielles de plus en plus efficaces pour la détection de phéromones du sexe opposé. Une autre possibilité consiste à arriver sur le lieu de reproduction avant les rivaux et de s'assurer ainsi les meilleurs sites de reproduction (Aebischer et al. 1996 ; Lozano et al. 1996 ; Smith & Moore 2004). Enfin, une maturation précoce peut servir les intérêts des mâles si elle permet de s'accoupler très tôt avec les femelles, en particulier dans le cas où un premier accouplement rend les femelles non réceptives aux autres prétendants (Wicklund & Fagerström 1977 ; Singer 1982 ; Legrand & Morse 2000).

*Statut de dominance*

Ces techniques ne sont néanmoins efficaces que si la femelle n'est que peu sélective et qu'un accouplement unique lui suffit. Dans les cas contraires, où la primauté n'a pas d'effet, et où la femelle dispose d'un plus grand panel de mâles au sein duquel choisir, la compétition intra-sexuelle par interférence prend le pas sur la sélection intra-sexuelle par exploitation. Le cas typique correspond aux combats entre les mâles pour l'établissement de hiérarchies. Ces conflits ont favorisé l'évolution de structures défensives ou offensives, telles que la taille, la masse corporelle et/ou des armements, ce qui peut expliquer pourquoi chez certaines espèces les mâles sont plus grands que les femelles (Leboeuf & Reiter 1988).

Chez les oiseaux cependant, les agressions physiques ne sont pas observables chez toutes les espèces car les conflits peuvent être résolus d'une autre façon. Les protagonistes peuvent évaluer la force physique de leur opposant par des signaux. Une condition nécessaire pour l'évolution de ces signaux est l'honnêteté du signal. L'évolution d'un signal basé sur un « mensonge » est peu probable car la capacité de démasquer ces « menteurs » se développerait de façon simultanée dans les populations. Ainsi, le « bluff » est une stratégie trop risquée dans le cas d'interactions agressives pouvant aller jusqu'au rapport physique (Maynard-Smith & Harper 2003). Des études empiriques ont en effet pu prouver la corrélation entre certaines qualités du mâle et les signaux que celui-ci transmet (Ballentine et al. 2009). Ainsi, chez la perdrix rouge *Alectoris rufa*, Bortolotti (2006) a pu montrer que les individus en mauvaise condition physique ne peuvent pas synthétiser assez de mélatonine pour colorer la totalité de leurs plumes. Or, lors des interactions agressives, les individus observent mutuellement la qualité de leur plumage. Ainsi, grâce à ce type de code, les mâles moins compétitifs préfèrent s'effacer que de subir une défaite dommageable (Elias et al. 2008 ; Loehr et al. 2008 ; Wyman et al. 2008 ; Okada & Miyatake 2009 ; reviewed in Arnott & Elwood 2009).

## **La sélection inter-sexuelle**

La sélection sexuelle ne concerne cependant pas uniquement le sexe vers lequel le sex-ratio opérationnel est biaisé. Les individus du sexe opposé sont loin de n'occuper qu'un rôle secondaire lors de l'appariement. Chez de nombreuses espèces, la sélection intra-sexuelle s'opère dans un sexe, tandis que l'autre sexe sélectionne ses partenaires potentiels. La sélection inter-sexuelle intervient de fait dès lors qu'un individu tend à s'apparier plus souvent avec certains phénotypes du sexe opposé. Comme ce qui a été dit précédemment, le choix de ces phénotypes est généralement réalisé par les femelles. Celui-ci se base sur les caractères physiques du mâle. Si certains de ces caractères lui ont conféré une plus grande attractivité, alors ils ont été favorisés durant l'évolution, jusqu'à l'obtention d'un dimorphisme sexuel important. A partir du moment où les traits physiques du mâle sont différents de la femelle, ils prennent le nom de Caractère Sexuel Secondaire (CSS).

### *Les Caractères Sexuels Secondaires (CSS)*

Une explication de l'évolution des Caractères Sexuels Secondaires (CSS) a été proposée par le mathématicien Fisher (1930). Les mâles possédant un trait favorisant les accouplements ont davantage de descendants que les autres car ils peuvent augmenter le nombre de femelles qu'ils fécondent. En parallèle, les femelles marquant de fortes préférences pour ces mâles sont indirectement avantagées puisqu'elles possèdent une descendance masculine plus attractive (Andersson 1994). Ainsi se met en place un processus d'emballement entre les CSS exagérés des mâles et les préférences des femelles pour ces CSS. Cette théorie a le mérite de réconcilier les vues de Darwin et de Wallace sur le choix du partenaire. Cependant, deux questions restent en suspens : 1) Où se situe la limite du développement des CSS ? et 2) Pourquoi subsiste-t-il des différences dans l'expression des CSS des mâles ?

### *Le principe du handicap*

La théorie du handicap (Zahavi 1975, 1977) suggère des réponses à ces interrogations. Elle propose les faits suivants : 1) L'exhibition des CSS est coûteuse, ce qui stabilise l'emballement des CSS, 2) Le coût de l'expression des CSS ne peut pas être assumé de la même façon par chaque membre mâle d'une population. Plusieurs approches ont pu démontrer le coût du développement des CSS. Parmi elles, les travaux de David et al. (1998, 2000) mettent en lumière le fait que des conditions de développement non optimales limitent le développement des CSS chez les mouches de la famille des Diopsidae *Cyrtodiopsis dalmanni*. Une autre démarche consiste à augmenter la qualité de l'environnement de certains individus et d'observer leurs réponses comportementales. Chez le gobie buhotte *Pomatoschistus minutus*, les mâles auxquels Olsson et al. (2009) a fourni un complément alimentaire ont produit des nids de meilleure qualité (avec plus de décoration végétale) que les individus avec un régime alimentaire standard. Or le choix du partenaire s'effectue au moins en partie sur la qualité de ces nids chez cette espèce. La construction du nid peut donc être considérée comme un CSS comportemental, qui est lié à la condition du mâle.

### *Les bénéfices directs*

Les raisons qui guident les femelles dans leur choix ne sont pas en fait basées sur des préférences arbitraires. En choisissant certains mâles, elles cherchent à tirer un profit de ceux-ci. Les bénéfices directs sont ceux liés à l'investissement du mâle lors de la reproduction. Ils peuvent être séparés en quatre catégories : leur capacité d'insémination, la protection et la sécurité, l'accès à la ressource et les soins parentaux (Danchin et al. 2005).

Typiquement, les femelles peuvent choisir des mâles capables de protéger efficacement leurs jeunes. Par exemple, les femelles de perdrix grises *Perdrix perdrix* choisissent les mâles dont le comportement de gardiennage est le plus marqué (Dahlgren 1990). Outre la protection contre les prédateurs, la recherche d'une protection contre le harcèlement sexuel des autres mâles peut également être un argument pour le choix de certains mâles. Gowaty & Buschhaus (1998)

suggèrent d'ailleurs que la monogamie chez certaines espèces d'oiseaux viendrait essentiellement d'une nécessité pour la femelle de trouver un mâle la défendant contre les coûts liés à de nombreuses copulations forcées (hypothèse de la « Creation Of a Dangerous Environment »).

Le choix d'un partenaire pour les ressources qu'il propose est également bien documenté et les présents nuptiaux sont très répandus dans le règne animal (Boggs 1995). Ces cadeaux peuvent prendre plusieurs formes. Chez les insectes, les blattes mâles de l'espèce *Blatella germanica* secrètent un mucus nutritif sous leurs élytres qu'ils présentent à la femelle lors de la parade nuptiale (Nojima et al. 1999). Chez les mantes religieuses *Mantis religiosa*, le cadeau nuptial n'est autre que sa propre anatomie (Lawrence 1992). Enfin, chez les araignées *Pisaura mirabilis*, les mâles capturent de petites proies pour courtiser les femelles (Bilde et al. 2007). Les oiseaux peuvent également tenter d'attirer les femelles en leur offrant de l'alimentation. Les mâles de sterne pierregarin *Sterna hirundo* apportent à leur partenaire des offrandes alimentaires avant la ponte des œufs. Le taux de nourrissage du mâle avant l'accouplement est un indicateur fiable de son investissement futur dans le nourrissage des jeunes, et influe sur la date et la taille de la ponte (Nisbet 1973 ; Wiggins & Morris 1986). Enfin, la qualité du territoire est une autre façon de s'assurer une ressource alimentaire fiable. Chez les gobe-mouches noirs, les femelles choisissent en partie leur partenaire en fonction du territoire qu'ils occupent, les mâles les plus compétitifs occupant par ailleurs les meilleurs territoires (Alatalo et al. 1988 ; Slagsvold et al. 1988).

Enfin, certains caractères indiquent de façon fiable l'investissement des mâles dans les soins parentaux. Ainsi, chez le phragmite des joncs, il est montré que la taille du répertoire du mâle est corrélée à l'investissement dans le nourrissage des jeunes. Ce chant sert par ailleurs de base au choix du partenaire sexuel de la femelle (Buchanan & Catchpole 2000).

### *Les bénéfices indirects*

Une autre façon d'appréhender le choix du partenaire est de considérer que la femelle n'effectue pas son choix sur les aptitudes du mâle qui lui seront avantageuses, mais sur les qualités

génotypiques qui seront transmises à sa descendance. Pour que ce mode de sélection s'opère, il faut admettre l'héritabilité des CSS (Moore 1990 ; Andersson 1994). Le choix d'un partenaire possédant certains caractères doit être avantageux pour la descendance de la femelle. Par exemple, chez les hirondelles rustiques, les femelles choisissent les mâles dont la queue bifide est à la fois longue et symétrique (Møller & Nielsen 1997). Or ces caractéristiques sont corrélées à une survie accrue des mâles d'une année sur l'autre (Møller & Szép 2002). Par le biais de l'hérédité, la femelle s'assurera donc une descendance avec une meilleure survie. Si, comme c'est le cas ici, les CSS des mâles sont liés à une meilleure survie, on peut conclure que la femelle choisit un mâle non pour ses qualités sexuelles, mais de survie. Cette théorie, appelée « la théorie des bons gènes », a été très largement illustrée, notamment par les études portant sur les CSS indicateurs du taux de parasitisme des mâles durant leur développement (Møller 1992, 2002 ; Costa & Macedo 2005 ; Ezenwa & Jolles 2008). En revanche, le choix de CSS attractifs peut ne pas avoir d'autre raison que la transmission de ces CSS à sa descendance. La femelle ne choisit alors plus un mâle pour sa capacité à survivre, mais pour ses qualités de reproducteur (ou plus exactement de « séducteur »). Dans ces cas, l'expression des CSS n'est pas forcément liée à des capacités particulières du mâle. De tels exemples semblent assez nombreux, mais le fait que ce lien ne soit pas mis en évidence ne signifie cependant pas son absence.

Il est probable que ces caractères, qui ne sont liés à aucune aptitude particulière évidente du mâle, aient évolué à partir de signaux initialement destinés à la sélection intra-sexuelle (Berglund et al. 1996). Plusieurs raisons laissent en effet penser que les ornements (CSS destinés au sexe opposé) sont apparus après les armements (« armement » est utilisé ici au sens large : « signal envers un individu du même sexe », et non pas au sens strict : « organe intervenant directement dans les combats »). La première de ces raisons est que la femelle trouve un intérêt à choisir un mâle de statut élevé. Elle peut donc utiliser des signaux initialement destinés aux autres mâles. Ensuite, les CSS cumulent souvent le double-emploi d'armement et d'ornement. Lorsque les CSS ne sont destinés qu'à un seul sexe, ils agissent plus souvent comme armement que comme

ornement. Enfin, les traits utilisés lors des interactions agressives sont probablement plus honnêtes que ceux destinés aux femelles car les tricheurs peuvent être plus aisément et plus rapidement démasqués par le biais de réels affrontements (Danchin et al. 2005).

### **La sélection sexuelle post-copulatoire**

En dehors des cas de monogamie stricte, les spermatozoïdes de plusieurs mâles se trouvent mélangés dans les voies génitales de la femelle. Dès lors, étant donné que le nombre d'ovocytes à féconder est plus faible que le nombre de spermatozoïdes potentiellement fécondants, les gamètes des différents mâles se trouvent en compétition les uns avec les autres. Il existe donc une sélection dite « post-copulatoire » car se produisant après les accouplements avec les différents partenaires (Birkhead & Pizzari 2002). De même qu'avant l'accouplement, la sélection peut être intra-sexuelle ou inter-sexuelle. Au niveau intra-sexuelle, la sélection est appelée « compétition spermatique », puisqu'elle met en opposition les spermatozoïdes de plusieurs mâles (Davies 1983). En revanche, la pression que peut exercer une femelle sur le devenir des gamètes des mâles est appelée « choix cryptique » (Pizzari & Birkhead 2000).

#### *La compétition spermatique*

La compétition spermatique intervient lorsque plusieurs mâles copulent avec une femelle (Birkhead & Møller 1998). Une définition plus précise sépare la compétition spermatique ayant lieu par exploitation des ressources de celle plus directe ayant lieu par interférence. Par exemple dans les cas où l'ordre des accouplements détermine quel mâle aura la plus grande part de paternité, nous pouvons conclure que les spermatozoïdes ne luttent pas les uns contre les autres. L'ordre d'arrivée des spermatozoïdes aux gamètes de la femelle détermine la paternité de la descendance, mais ceux-ci n'interagissent pas entre eux (Birkhead & Møller 1998 ; Rugman-Jones & Eady 2007). En revanche, lors de la rencontre des liquides séminaux de plusieurs mâles, il peut y avoir une influence réciproque sur la viabilité de leurs spermatozoïdes. Par exemple, la toxicité

ou la mise en place de barrières physiques de l'un peut détruire une partie des spermatozoïdes de l'autre mâle ou les empêcher d'atteindre les ovocytes (Baker & Bellis 1988 ; Thornhill & Gangestad 1996 ; Shackleford et al. 2005). Une course aux armements semblable à ce qui se passe avant les accouplements est donc probable, mais jusqu'à présent les études démontrant ces effets sont rares du fait des difficultés d'observation de tels processus (Thornhill & Gangestad 1996). Nous pouvons cependant déduire que la compétition spermatique par exploitation a comme conséquence une plus grande production de spermatozoïdes, et une production de spermatozoïdes plus mobiles que lors de l'absence de compétition (Tuttle et al. 1996 ; Tuttle & Pruett-Jones 2004 ; Froman et al. 2002 ; Immler & Birkhead 2007). Par ailleurs, avec la compétition par interférence, l'évolution des éjaculats a mis en place non seulement des mécanismes permettant d'augmenter leur efficacité, mais également dans le but de nuire aux rivaux. Plusieurs types d'« armes » se sont développés à cet effet : toxicité chimique, barrière physique, etc. On peut citer l'exemple de spermatozoïdes « kamikazes » chez les mammifères (Baker & Bellis 1986), qui s'agglutinent dans les tractus génitaux des femelles et empêchent le transit des spermatozoïdes des concurrents. Outre le développement de telles particularités, le comportement des mâles peut également avoir un impact sur le devenir de leurs spermatozoïdes. Par exemple, chez l'accenteur mouchet les mâles stimulent le cloaque des femelles polyandres, jusqu'à obtenir de la femelle une défécation (Davies, 1983). Chez les oiseaux, le cloaque est à la fois l'extrémité du tube digestif et des voies génitales. Ainsi, en stimulant les muscles de cette zone, les mâles de cette espèce peuvent provoquer mécaniquement l'éjection du sperme des rivaux.

### *Le choix cryptique*

Au contraire de la compétition spermatique, le choix cryptique est sous l'influence de la femelle. Plus de 20 types de sélection des spermatozoïdes par les femelles ont été recensés par Eberhard (1996). Même s'il est très probable qu'il soit très répandu dans le monde animal, le choix cryptique est très peu connu du fait des difficultés d'études qu'il implique. Cependant des indices

de son existence tendent à se multiplier dans la plupart des groupes ayant une fécondation interne. Le choix cryptique résulte la plupart du temps sur une élimination d'une grande part des spermatozoïdes inséminés. Cette élimination est d'ordre chimique, immunitaire ou physique (Telford & Jennions 1998). Etant donné que le nombre de gamètes mâles est supérieur au nombre de gamètes femelles, il existe pour la femelle la possibilité de choisir des spermatozoïdes. Ainsi, les tractus génitaux des femelles sont des milieux inhospitaliers pour la semence du mâle. Une sélection intense s'effectue donc sur les spermatozoïdes. La baisse du taux de fertilité entraînée pour la femelle est compensée par les bénéfices indirects qui augmenteront le pouvoir fertilisant de ses descendants. En réceptionnant les spermatozoïdes dans un milieu hostile, les femelles s'assurent que seuls les plus résistants pourront la fertiliser. De cette façon, les descendants mâles de ces femelles très sélectives produiront des spermatozoïdes résistants avec un fort pouvoir fécondant. Il s'ensuit donc un processus d'emballement semblable à celui intervenant dans le développement des CSS (Fisher 1930). Ainsi, des spermatozoïdes de plus en plus résistants sont conçus pour féconder des œufs de plus en plus protégés. Le facteur génétique est très présent dans cette sélection spermatique. Ainsi, en accouplant des femelles apparentées et des femelles non apparentées à différents couples de mâles appartenant à des lignées différentes, Wilson et al. (1997) a pu démontrer que les femelles de génotypes similaires favorisaient le succès reproducteurs des mêmes mâles. De plus, chez certaines espèces d'oiseaux, les femelles sont capables de favoriser certains mâles attractifs par rapport à d'autres. Par exemple, Pizzari & Birkhead (2000) montrent que chez les poules domestiques *Gallus gallus domesticus*, les femelles éjectent plus fréquemment le sperme des mâles qu'elles n'ont pas choisis.

### **Tentative de synthèse**

De nombreuses notions sont abordées dans ce chapitre, et celles-ci semblent parfois paradoxales, voire antinomiques. Il semble donc opportun de revenir brièvement sur chacune d'entre elles, en tentant de les connecter les unes aux autres. Par exemple, la compétition

spermatique et le choix cryptique ne sont pas indépendants, mais au contraire imbriqués. Le résultat d'une compétition spermatique sera variable selon les conditions dans lesquels se trouvent les spermatozoïdes des différents mâles, donc selon le milieu interne et l'état physiologique de la femelle (Birkhead et al. 2004).

Pour simplifier nos explications, nous avons proposé des conditions standards, dans lesquelles le sex-ratio opérationnel était supérieur à 1 (donc où le nombre de mâles disponibles pour la reproduction est supérieur au nombre de femelles). Or, il existe des espèces, où ce SRO est inférieur à 1. Dans ce cas, la sélection sexuelle s'effectue dans le sens inverse. Le mâle est plus sélectif et la femelle développe des Caractères Sexuels Secondaires (CSS). C'est le cas des animaux tels que les hippocampes de la famille des syngnathidae (Berglund et al. 1986). Au sein de ce groupe, ce sont les mâles qui incubent les œufs et les femelles qui sont les plus ornementées. Il en est de même chez certaines espèces d'oiseaux comme les coucals *Centropus sp.*, chez qui mâle prodigue les soins parentaux (Andersson 1995). Néanmoins, chez bon nombre d'espèces socialement monogames, le SRO est très légèrement supérieur à 1. Ainsi, les deux sexes peuvent développer des CSS et devenir sélectifs (Clutton-Brock 2009). Nous admettons donc, dans ce manuscrit, que les femelles sont plus sélectives que les mâles, mais qu'elles ne sont pas les seules à effectuer un choix du partenaire.

La dichotomie entre sélection intra-sexuelle et sélection inter-sexuelle est donc parfois arbitraire. En effet, même si les femelles choisissent les mâles pour la qualité de leurs CSS, ces CSS sont fortement liés aux résultats de la sélection intra-sexuelle. Il est probable que les deux facteurs interviennent dans la décision des femelles. Les deux niveaux de sélection sont donc étroitement liés l'un à l'autre et marquent souvent une frontière indéfinie.

L'interprétation de la résolution des conflits intra-sexuels est également difficile. Des résultats contradictoires montrent en effet que le caractère de dominance ne résulte pas forcément sur un accès supérieur aux femelles. Les mâles dominants ont un accès privilégié à la nourriture, mais lorsqu'elles considèrent un mâle comme trop agressif, les femelles peuvent choisir de les

éviter (Amy et al. 2008).

On peut également se demander où se situe la différence entre les bénéfices directs et les bénéfices indirects. Si une femelle tire un bénéfice direct de son appariement avec un mâle lui proposant un territoire étendu et riche en proies, il ne faut pas exclure que la hiérarchie est parfois héréditaire, et que les descendants de ces femelles hériteront d'une partie de leur capacité à s'approprier de bons territoires.

Enfin, même la séparation entre sélection sexuelle pré- et post-copulatoire peut être controversée. Chez l'accenteur mouchet, décrit précédemment, c'est lors d'une parade pré-copulatoire que le mâle limite le nombre de spermatozoïdes du rival (Davies 1983). De même chez la poule domestique, ce sont les statuts de dominance établis avant les accouplements qui interviennent dans la prise de décision de la femelle d'éjecter ou non l'éjaculat inséminé de force (Pizzari & Birkhead 2000).

Les définitions proposées dans le cadre de la biologie du comportement ne sont donc pas toujours parfaitement adaptées aux situations rencontrées. Si la nomenclature reflète généralement bien l'approche théorique, en revanche, il est commun que son application ne soit pas totalement appropriée aux cas pratiques. En effet, le nombre de stratégies de reproduction est presque aussi important que celui d'espèces. Il est par conséquent difficile de les classer dans des catégories prédéfinies, d'autant plus que les transitions d'une catégorie à l'autre s'effectuent plus souvent par une gradation progressive de l'une à l'autre.

## **VII/ La plasticité du choix du partenaire**

En dépit de l'aspect théorique du choix du partenaire impliquant le même intérêt des femelles pour s'accoupler avec un nombre restreint mâles, celles-ci montrent une certaine tolérance vis-à-vis de mâles à priori moins attractifs. Cette tolérance a poussé les chercheurs à distinguer les termes de « choix » et de « préférence » des femelles (Heisler et al. 1987 ; Jennions & Petrie 1997 ; Cotton et al. 2006a).

La préférence est un trait complexe qui détermine la façon dont les individus évaluent leurs partenaires potentiels (Cotton et al. 2006a) par rapport à une représentation d'un « standard de beauté » (Darwin 1859). La « fonction de préférence », est, quant-à-elle, l'ordre dans lequel un individu classe ses partenaires potentiels (Jennions & Petrie 1997). Le « choix » est la manifestation de ces préférences. Heisler et al. (1987) exprime ainsi cette différence : « Le choix dénote une action, tandis que la préférence dénote la disposition ou la propension qu'un individu possède, que celle-ci soit exprimée ou non ». La « sélectivité » est le lien qui unit ces deux notions. Elle est décrite comme « l'effort ou l'énergie qu'un individu est prêt à investir dans l'évaluation de ses partenaires, en termes de nombre de partenaires évalués et de temps passé à évaluer chacun d'entre eux » (Jennions & Petrie 1997). Ainsi, si la sélectivité d'un individu est très forte, ses choix correspondent à ses préférences. En revanche, si sa sélectivité est faible, ses choix se font de manière aléatoire, même si cet individu peut avoir des préférences.

En résumé, les préférences correspondent à une composante cognitive et ne sont donc pas directement mesurables, tandis que les choix correspondent à l'expression de ces préférences, et sont donc mesurables par l'étude du comportement. Dans la mesure où l'on considère que la sélectivité des femelles est rarement nulle, on peut néanmoins considérer que le choix des femelles est en accord avec leurs préférences.

Néanmoins, cette approximation fait apparaître certaines failles dans la mise en place de protocoles. Par exemple, Cotton et al. (2006a) insiste sur le fait que la variation d'un choix peut dépendre du nombre de partenaires potentiels qu'une femelle peut rencontrer. Si une femelle rencontre un faible nombre de mâles, tous de mauvaise qualité, son choix sera très différent de ses préférences. Dans ce manuscrit, une préférence exprimera alors une valeur relative et non absolue (La femelle A préfère le mâle Y au mâle Z). En plus de cela, puisque les préférences de la femelle de canari domestique envers les chants des mâles ont été étudiées intensément, nous avons une idée assez proche du « standard de beauté acoustique » de l'espèce.

Cette distinction entre le choix et les préférences, ainsi que l'utilisation du terme de

sélectivité, est liée à la variation que les femelles peuvent exprimer lors de leur décision d'appariement. Tout comme la variation de l'expression des CSS des mâles, les modèles de sélection inter-sexuelle se doivent d'inclure une variabilité héritable des préférences des femelles. Cette condition est indispensable à l'évolution des préférences (Fisher 1930 ; Andersson 1994). La répétabilité individuelle de ces préférences (Godin & Dugatkin 1995) répond d'ailleurs à ce modèle de l'évolution des préférences chez les femelles. En effet, pour répondre aux bases théoriques, la variabilité se devait d'être héritable, et donc déterminée génétiquement (Fisher 1930 ; Majerus et al. 1986 ; Houde 1988 ; Boake 1989 ; Engelhard et al. 1989 ; Houde & Endler 1990 ; Bakker & Pomiankowski 1995 ; Bakker 1999).

Par la suite, des études ont révélé des liens entre les phénotypes des femelles et leurs préférences, indépendamment du facteur génétique. Les types de variations phénotypiques pouvant influencer le comportement de choix sont multiples et peuvent faire intervenir les capacités de discrimination (Hingle et al. 2001 ; Leitner & Catchpole 2002), les expériences sociales précédentes (Baker et al. 1981 ; Nagle & Kreutzer 1997a), et les tactiques d'échantillonnage des partenaires (Jennions & Petrie 1997). Ces facteurs non génétiques sont regroupés sous les termes de « condition » de la femelle et de « contexte ».

La condition est définie comme « la capacité qu'a une femelle à payer le prix ou à tirer des bénéfices d'une discrimination » (Cotton et al. 2006a). Dans le modèle typique, on considère que le choix d'un partenaire est coûteux (par exemple si l'on doit se déplacer pour comparer, si l'on doit résister au harcèlement sexuel, etc.) et que les femelles en moins bonne condition n'ont pas la possibilité de payer ces coûts, et acceptent donc de s'accoupler avec des mâles non optimaux (Slagsvold et al. 1988 ; Edvardsson 2007). Néanmoins la définition laisse entendre que dans certains cas, la femelle peut payer le coût du choix, mais qu'elle y renonce car les bénéfices d'être sélective sont faibles. Par exemple, dans les cas d'espèces strictement monogames, il est inutile de refuser l'accouplement avec des individus non attractifs si tous les individus attractifs sont déjà appariés. Une dichotomie se présente donc dans la définition de la variation des choix en fonction

des conditions. Dans le premier cas, la femelle ne peut payer le coût relatif au choix, car elle est limitée par ses capacités physiques. En revanche, dans le second cas, l'individu est capable de payer ce coût, mais il n'est pas enclin à le dépenser. Un mécanisme cognitif d'auto-évaluation intervient donc dans la deuxième hypothèse, alors que celui-ci n'est pas indispensable à la première. Ce cas semble correspondre à celui rapporté par l'expérience de Burley & Foster (2006). Alors que, dans le protocole expérimental, le choix des femelles est peu coûteux énergétiquement, leur sélectivité est cependant affectée par une condition amoindrie. L'existence d'un processus cognitif permettant aux oiseaux de s'auto-évaluer est donc fortement suggérée par cette étude.

L'impact du « contexte » se caractérise quant-à-lui par une variation spatiale et/ou temporelle dans la sélection des partenaires (Cotton et al. 2006a). Le contexte cause des variations du choix du partenaire plus rapides que les conditions de la femelle (Qvarnström 2001). Des facteurs environnementaux (Hale & St Mary 2007 ; Hale 2008) et sociaux (Dugatkin 1996) peuvent intervenir lors du choix du partenaire (Jennions & Petrie 1997). Par exemple, dans le cas de populations à faible densité, les femelles de gobe-mouches noirs échantillonnent moins de mâles que dans les zones à forte densité, alors que leur effort d'échantillonnage reste identique (Alatalo et al. 1988). Un taux important de prédation peut également limiter la sélectivité des individus. Puisque pour rencontrer des individus du sexe opposé, les femelles et les mâles sont obligés de se déplacer, le risque de se faire repérer par un prédateur augmente les coûts liés à la sélectivité. En cas de forts risques liés aux déplacements, une stratégie appropriée consiste donc à réduire ses déplacements et à abaisser son seuil d'acceptation vis-à-vis du sexe opposé (Godin & Briggs 1996). Enfin les contextes sociaux jouent un rôle majeur dans le choix d'un mâle par les femelles, puisque la hiérarchie du mâle, ainsi que son propre statut social vont modifier leur préférence (voir p. 104).

Les modèles théoriques, ainsi que des preuves empiriques, démontrent donc que la variabilité du choix du/des partenaire(s) est très probable chez les femelles, puisque les coûts et bénéfices de la sélectivité ne sont pas identiques pour chacune d'entre elles, et varient au cours de

leur existence. Ainsi, une condition physique amoindrie, ou un contexte plus ou moins favorable, peut très largement influencer les réponses des femelles aux parades des mâles.

## **VIII/ Principe général des expérimentations et organisation du manuscrit**

Dans ce manuscrit, les réponses comportementales des femelles de canaris domestiques à différents types de chants sont étudiées. Trois chapitres ont été définis, chacun d'eux regroupant les résultats de deux expériences. Le premier chapitre décrit l'impact de la condition des femelles sur leurs réponses sexuelles. Ces conditions ont été affectées, soit par la coupe des plumes du vol, dans la première expérimentation, soit, dans la seconde, par une modification du régime alimentaire. Dans le deuxième chapitre, les deux expériences visaient à modifier le contexte du choix des femelles. Premièrement, les variations des réponses sexuelles ont été observées au cours de leurs différents cycles de reproduction : horaire de la journée, date de ponte et différences entre les cycles de ponte. Par la suite, la variable testée a été le rang social des femelles. Le troisième et dernier chapitre porte sur les possibilités d'effectuer un choix cryptique post-copulatoire directionnel chez les canaris. Les principales réponses comportementales observées sont donc différentes de celles des deux premiers chapitres. Comme les femelles de certains oiseaux peuvent évacuer le sperme de leur dernier partenaire sexuel dans leurs défécations, le nombre de leurs défécations a constitué la réponse comportementale prise en compte lors de la première expérience. Dans la seconde, les femelles sont accouplées juste avant la diffusion du chant et le nombre d'éjections de sperme qu'elles produisent a été relevé.

Les femelles ne se trouvent pas directement en présence des mâles. A leur place, des playbacks de chants sont utilisés. Ce procédé de playback est très fréquemment utilisé chez les oiseaux chanteurs. En effet, chez ces espèces, le chant du mâle est un caractère sexuel secondaire contenant de nombreuses informations sur son émetteur (Catchpole & Slater 1995). De plus, les chants atteignant les limites physiologiques de l'espèce sont souvent considérés comme des signes

de la qualité du mâle (Podos 1997; Ballentine 2009) et, à ce titre, sont très attractifs pour les femelles. Ainsi, chez le canari domestique, un tempo d'émission élevé est associé avec de bonnes capacités motrices (Suthers et al. 2004) et les chants émis à un tempo atteignant la limite de l'espèce constituent un signal honnête de la qualité de l'émetteur (Podos 1997). Chez cette espèce, les chants des mâles sont considérés comme des CSS, et les femelles répondent particulièrement à une phrase spéciale, la phrase A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998).

L'attractivité de deux types de phrases est connue grâce à des études antérieures. Chez le canari domestique, les chants les plus attractifs, dits « réactogènes », sont les chants contenant des phrases A16. Ces phrases sont composées d'une répétition de syllabes complexes, et allient un large empan fréquentiel à un tempo rapide (16 syllabes par seconde). En revanche, les phrases A8, dont le tempo d'émission est plus lent (8 syllabes par seconde), sont beaucoup moins attractives.

Dans chacun des deux premiers chapitres, la condition ou le contexte varie et les réponses sexuelles (Postures de Sollicitation à l'Accouplement – PSA - voir p. 78) des femelles aux deux types de chants sont testées. La motivation sexuelle, c'est-à-dire le nombre total de PSA prises, le choix, c'est-à-dire lequel des deux chants a provoqué le plus de PSA, et la sélectivité, c'est-à-dire leur tendance à tolérer des mâles moins attractifs, sont déterminés. L'indice de sélectivité utilisé dans le manuscrit est la proportion de réponses prises pour la phrase A16 par rapport à l'ensemble des réponses totales, c'est-à-dire la somme des réponses prises pour A16 et A8. Les femelles très sélectives ont donc un indice proche de 1 et les femelles peu sélectives ont un indice proche de 0,5.

Dans le dernier chapitre, quatre types de stimuli sont utilisés. Des chants contenant une phrase A16 constituent les chants réactogènes. Pour les chants non réactogènes, les phrases A16 sont remplacées par des phrases non réactogènes. Enfin, la diffusion de chants d'autres espèces et de silence est utilisée pour un contrôle.

# **Chapitre I : L'influence de la condition lors du choix de partenaire**

Après avoir posé les bases théoriques de la variation du choix du partenaire par les femelles, ce manuscrit présente les deux thématiques de ce sujet : dans un premier temps, l'impact de la condition, puis dans un second temps, l'impact du contexte, deux facteurs pouvant modifier les réponses sexuelles des femelles par des mécanismes différents. La recherche et le choix du partenaire, à l'instar de l'expression des caractères sexuels secondaires, sont coûteux d'un point de vue énergétique. Les réserves d'énergie disponibles pour la sélection d'un mâle déterminent donc dans une large mesure les réponses sexuelles des femelles. Ainsi, tous les facteurs influençant cette quantité d'énergie à investir, de même que ceux modifiant la condition, sont susceptibles de modifier les réponses des femelles.

Pour tester l'impact de la condition des femelles sur le pattern de leurs réponses sexuelles, nous avons mené deux expériences. Dans chacune d'entre elles, deux groupes de femelles, dont les conditions diffèrent, sont testées. Nous avons testé si des conditions différentes peuvent intervenir sur la motivation sexuelle (nombre de réponses sexuelles des femelles), sur le choix (préférence pour un des deux stimuli proposés) et la sélectivité (intensité de l'expression de cette préférence), en faisant varier des facteurs internes aux femelles. Les femelles des deux groupes se trouvant dans des conditions différentes, elles ne peuvent théoriquement pas fournir la même dépense énergétique pour assurer le coût lié au choix du partenaire.

## **I/ Les coûts liés au choix du partenaire**

Comme ce qui a été décrit en introduction (voir p. 51), la théorie de la sélection sexuelle implique une variabilité dans l'expression des Caractères Sexuels Secondaires (CSS) des mâles, alors que les préférences associées des femelles devraient se porter sur un nombre restreint de mâles. Ainsi, un paradoxe se dessine dans cette opposition entre les intérêts des deux sexes. Si les

caractères choisis par les femelles étaient toujours identiques, alors la diversité génétique codant les CSS des mâles devrait s'amenuiser au cours des générations, et tous les mâles devraient exprimer des CSS ou des parades similaires.

Une possibilité pour résoudre ce « paradoxe du lek » serait d'attribuer aux femelles des préférences variables ou un certain niveau de tolérance vis-à-vis des mâles moins attractifs. Cette explication est d'autant plus satisfaisante que la variabilité du choix du partenaire, au même titre que la variabilité de l'expression des CSS, est une condition indispensable à l'évolution de leurs préférences (Pomiankowski & Møller 1995 ; Rowe & Houle 1996 ; Cotton et al. 2004 ; Tomkins et al. 2004). Actuellement, la majeure partie des recherches tentant d'expliquer la plasticité des CSS des mâles et du choix des femelles est liée au coût induit par leur expression.

### **Le coût de l'expression des CSS**

Une des premières études théoriques indiquant une expression coûteuse des CSS a été formulée par Zahavi (1975, 1977). Cette théorie suggère que, pour être fiable, l'expression d'un signal de la part du mâle se doit d'être coûteuse (en termes d'énergie, d'investissement, de temps, de prédation). D'après sa théorie, un CSS efficace en termes d'attraction des femelles, mais par ailleurs peu coûteux, se développerait très rapidement au sein des populations, si bien qu'il finirait par perdre toute valeur, puisque le choix des femelles devrait alors s'effectuer sur d'autres critères. Par la suite de nombreuses études expérimentales ont étoffé cette théorie.

Une première façon de démontrer que l'expression de CSS est coûteuse consiste à abaisser de façon significative la qualité de l'environnement de mâles en développement, puis à observer son effet sur l'expression de leurs ornements. Cet impact a été mis en évidence chez les invertébrés en élevant des larves avec de l'alimentation possédant des valeurs nutritives différentes. Les conditions d'élevage sont très fortement corrélées avec la longueur des pédoncules oculaires chez les mouches diopsidae *Cyrtodiopsis dalmanni* (David et al. 1998, 2000) ou avec la durée des chants d'appel des grillons *Gryllus integer* (Hedrick 2005), les principaux CSS chez ces

espèces. Une seconde approche consiste à corrélérer certaines caractéristiques des mâles avec le degré d'expression de leur CSS, c'est-à-dire à démontrer que seuls les mâles en bonne condition peuvent payer le coût des CSS. Par exemple, la symétrie et/ou la taille des CSS sont souvent fortement corrélées avec le degré de parasitisme dont est atteint le sujet (Møller 1992 ; Costa & Macedo 2005 ; Bretman & Tregenza 2007 ; Ezenwa & Jolles 2008) ou avec sa condition physique (Kipper et al. 2006 ; Pfaff et al. 2007 ; Janicke et al. 2008 ; Wyman et al. 2008 ; Olsson et al. 2009). Enfin, il est possible de mesurer les pressions s'exerçant sur les mâles exhibant ces ornements. Reid (1987) a pu montrer que les mâles de bruants des près *Passerculus sandwichensis princeps* perdaient plus de poids pendant les nuits froides que pendant les nuits douces. Ils compensaient alors cette perte en passant un temps supérieur à se nourrir le lendemain matin, et allouaient en conséquence moins de temps au chant. Ce compromis montre que la production de CSS est coûteuse, car le temps passé à chanter diminue le temps passé à se nourrir. Enfin, Møller & Nielsen (1997) ont démontré que le taux de prédation sur les mâles (qui ont la queue plus longue que les femelles) d'hirondelles rustiques *Hirundo rustica* par les éperviers d'Europe *Accipiter nisus* est plus important que sur les femelles, ce qui confirmerait cette théorie.

### **Le coût du choix de partenaire**

De même que l'expression des CSS chez les mâles, la sélectivité de la femelle représente un investissement pour celle-ci (Pomiankowski 1987). Cependant, cette supposition est moins évidente que pour les ornements des mâles, car moins facilement mesurable. Chez les mouches diopsides, un développement larvaire dans des conditions non optimales diminue significativement la sélectivité des femelles vis-à-vis des mâles aux pédoncules fortement développés (Hingle et al. 2001 ; Cotton et al. 2006b – voir p. 68).

Une autre façon de vérifier le coût du choix est de comparer les choix des femelles en conditions standards avec ceux réalisés dans des conditions plus contraignantes. Dans les cas où les femelles doivent fournir un effort supplémentaire pour choisir entre plusieurs partenaires, leur

sélectivité est souvent altérée (Alatalo et al. 1988 ; Milinski & Bakker 1992 ; Wong & Jennions 2003 ; Booksmythe et al. 2008). Cet argument est d'ailleurs corroboré par le fait que les femelles de gobe-mouches noirs en bonne condition physique visitent plus de territoires de mâles que les femelles en mauvaise condition (Slagsvold et al. 1988).

Il est également très démontré que le risque de prédation représente un coût dans la recherche de partenaires. En effet, même si, à notre connaissance, aucune étude n'a démontré un effet de l'investissement dans la recherche du partenaire sur le taux de prédation, certaines études ont en revanche montré que le risque de prédation affecte la sélectivité des femelles (Johnson & Basolo 2003 ; Booksmythe et al. 2008 ; Dunn et al. 2008), et que la production de signaux sexuels est susceptible d'attirer d'éventuels prédateurs (Sakaluk & Belwood 1984 ; Møller & Nielsen 1997), ce qui représente deux arguments suggérant un coût de la prédation lors de la recherche du partenaire.

Enfin, les relations sociales entre les individus peuvent intervenir dans le choix du partenaire. Par exemple, certaines femelles peuvent rejeter de façon agressive les mâles qui les courtisent, les forçant à se rabattre sur des femelles moins attractives. La situation inverse est néanmoins peu plausible car les mâles courtisant les femelles sont peu susceptibles de les attaquer si celles-ci répondent favorablement. En revanche, comme les accouplements sont souvent coûteux (Eady et al. 2007 ; Barnes et al. 2008 ; Sakurai & Kasuya 2008 ; Gay et al. 2009, revue dans Clutton-Brock 2009), les femelles peuvent avoir un intérêt à limiter le nombre de copulations. Or cette résistance est elle-même coûteuse en énergie, si bien que chez les coccinelles à deux points *Adalia bipunctata*, les femelles en bonne condition parviennent mieux à résister aux tentatives de copulation forcée des mâles (Perry et al. 2009). En revanche, chez certaines espèces d'oiseaux, les femelles sont en conflit pour s'approprier les meilleurs mâles (Petrie & al. 1992 ; Slagsvold et al. 1992 ; Karvonen et al. 2000 ; Jonart et al. 2007) ou les sites de nidification (Rosvall 2008) et les agressions réciproques qui en découlent peuvent leur être dommageables. Comme le coût de ces agressions est supposé plus élevé pour les femelles en mauvaise condition

physique que pour les femelles en bonne condition, une stratégie efficace des femelles de mauvaise qualité serait de diriger leurs choix sur des mâles moins choisis (Karvonen et al. 2000).

## **II/ Les conditions influençant la sélectivité des femelles**

### **L'ontogénèse des préférences**

Chez les espèces où la compétition intra-sexuelle est faible, il est difficile de se rendre compte si les choix des femelles s'accouplant plus tardivement sont indépendants du choix des femelles s'accouplant tôt dans la saison. Leurs préférences peuvent être largement influencées par celles de leurs congénères (Dugatkin 1996). Ceci est d'autant plus vrai chez les espèces où les femelles novices s'apparient après celles plus expérimentées (Höglund & Alatalo 1995). Or, il a été montré que la copie du choix du partenaire est d'autant plus probable que les sujets sont jeunes et inexpérimentés (Pruett-Jones 1992 ; Dugatkin & Godin 1993). Ainsi, si l'observation du choix des femelles plus âgées agit sur les choix des plus jeunes, on peut conclure que les préférences sont acquises, au moins partiellement, par un processus d'apprentissage.

Il est possible d'étudier ce phénomène chez des oiseaux élevés en isolement acoustique. Comme ce qui a été décrit précédemment (voir p. 37), la production de chants conformes à ceux de l'espèce nécessite un apprentissage (Leitner & Catchpole 2007) chez la plupart des oiseaux chanteurs. La proximité de mâles chanteurs (ou de playbacks) est donc une condition nécessaire au développement du chant des jeunes.

Le développement des préférences des femelles pourrait donc théoriquement dépendre également des chants entendus pendant la phase sensible des oiseaux. La comparaison des préférences de femelles élevées en condition contrôle avec celles de femelles élevées en isolement avec des playbacks d'espèces ou de souches différentes montre que les prédispositions pour certains chants peuvent être affectées par leur environnement acoustique (Nagle & Kreutzer 1997a ; Depraz et al. 2000 ; Riebel 2003a), mais que les prédispositions de l'espèce restent néanmoins présentes (Nagle & Kreutzer 1997b ; revue dans Hernandez et al. 2008).

## Les limites de la discrimination des caractères sexuels secondaires

Les récepteurs sensoriels et le traitement cognitif des stimuli étant à l'origine du choix des femelles, leur efficacité est donc un préalable à l'établissement des préférences. Néanmoins, peu d'études rapportent des relations entre la physiologie des femelles et leur capacité à discriminer entre les différents stimuli des mâles (Hebets et al. 2008). Cependant, chez les mouches diopsidae, deux études révèlent que la capacité des femelles à discriminer entre les mâles est limitée par leur propre champ de vision. Ainsi, les femelles élevées dans un substrat faiblement nutritif développent des pédoncules oculaires plus petits que ceux des femelles élevées dans un substrat riche. Leur champ de vision est donc limité, et il leur est impossible de discriminer entre les mâles dont l'écartement des yeux (le principal CSS de l'espèce) est largement supérieur (Hingle et al. 2001 ; Cotton et al. 2006b). Les femelles de poissons guppy *Poecilia reticulata* peuvent également être limitées dans leur capacité à discriminer par une évolution de leurs récepteurs sensoriels. Une lignée a été sélectionnée pour qu'un CSS du mâle, des taches oranges, ne soit plus exprimé. Il est apparu que dans cette lignée, les préférences des femelles pour ces taches oranges disparaissaient en même temps que leur expression chez le mâle, et qu'en parallèle, la sensibilité à la couleur orange de la rétine des femelles avait disparu (Houde 1997). Chez les oiseaux, des lésions sur le noyau HVC des femelles (un noyau cérébral nécessaire à la production des chants chez les mâles - voir p. 33), indiquent que celui-ci intervient dans la discrimination des chants chez les femelles (Brenowitz 1991 ; Del Negro et al. 1998). De plus, Leitner & Catchpole (2002) ont pu montrer que la taille du noyau HVC des femelles de canaris domestiques est corrélée à leur capacité à discriminer entre les différents chants des mâles (Hallé et al. 2002). Ces études démontrent qu'à la fois la réception et le traitement des informations peuvent être une cause de variation du choix du partenaire par les femelles.

## **La condition physique des femelles et la limitation de l'investissement dans le choix d'un partenaire**

Cependant, comme ce qui a été expliqué précédemment (voir p. 59), le coût de la sélectivité est le principal facteur limitant un choix optimal (Pomiankowski 1987 ; Jennions & Petrie 1997 ; Cotton et al. 2006a ; Qvarnström 2001). La condition physique de la femelle, c'est-à-dire sa capacité à payer le prix d'une sélectivité accrue, intervient dans de nombreuses situations (Cotton et al. 2006a), puisque l'énergie qu'elle peut investir dans les différentes étapes de la reproduction (choix du partenaire, production des gamètes, incubation, investissement parental) en dépend. Deux types d'investissement peuvent être modifiés par la condition des femelles. Le premier consiste à repousser les moins bons mâles essayant de s'accoupler de façon coercitive (Rowe et al. 1994a ; Blanckenhorn et al. 2002 ; Shuker & Day 2002 ; Perry et al. 2009), et le second consiste au contraire à rechercher activement les meilleurs (Alatalo et al. 1988 ; Slagsvold et al. 1988).

Dans le premier cas, les femelles en bonne condition parviennent mieux à éviter les copulations forcées, qui leur sont dommageables (Perry et al. 2009). De plus quand les produits séminaux des mâles s'apparentent à des cadeaux nuptiaux, les femelles en mauvaise condition sont plus enclines à accepter les mâles et bénéficient d'une durée de vie allongée (Edvardsson 2007).

Dans le second cas, les femelles en mauvaise condition ne peuvent pas allouer autant d'énergie pour la recherche des bons mâles ou de temps pour les évaluer. Slagsvold et al. (1988) a apporté un argument empirique important pour illustrer ce modèle. Dans son étude, les femelles de gobe-mouches noirs prospectent moins intensément les territoires des mâles lorsque leur indice de condition physique est faible. La sélectivité de ces oiseaux semble donc limitée par leur capacité à investir de l'énergie dans la recherche du partenaire. Cependant, une autre étude, menée en laboratoire, apporte un autre point de vue sur ces résultats. Dans cette expérimentation, les conditions physiques de femelles de diamants mandarins ont été altérées par la coupe de leurs rémiges. Après quinze jours passés en volière, les femelles aux plumes coupées ne choisissent plus

préférentiellement les mâles les plus attractifs (c'est-à-dire ceux rendus plus attractifs par la pose d'une bague rouge) alors que le groupe contrôle continuait à préférer ces mâles (Burley & Foster 2006). Néanmoins, lors de cette expérience, le choix des femelles n'était pas coûteux. Burley & Foster (2006) suggèrent donc que les femelles de cette espèce sont capables d'évaluer leur propre condition physique et qu'une sélectivité décrie ne s'explique pas uniquement par la limitation énergétique dans l'effort d'échantillonnage. Chez les oiseaux monogames, dont la période de reproduction est limitée, il peut être avantageux de s'apparier rapidement. Entrer en compétition avec d'autres femelles pour avoir l'accès aux mâles les plus attractifs et risquer de se faire rejeter par ces mâles peut retarder la date de ponte (Fawcett & Johnstone 2003). Or, dans le milieu naturel du diamant mandarin, les périodes de reproduction sont courtes et imprévisibles (Hoelveck & Riebel 2010).

Cette explication permettrait également d'expliquer les inversions dans le choix du partenaire constatées par Riebel et al. (2009) et Hoelveck & Riebel (2010). Toujours chez cette espèce, les femelles en mauvaise condition (élevées en nichées de taille importante et donc moins nourries par les parents) montrent des préférences pour les chants des mâles en mauvaise condition. Cette stratégie de choix pour les mâles en moins bonne condition permet un évitement de la compétition avec les femelles dominantes et de se faire rejeter par les mâles très attractifs. De plus, en évitant les étapes de conflit, elles accélèrent le processus de reproduction et avancent leur date de ponte.

# **Première expérimentation : impact de la coupe des rémiges sur le choix de partenaire des femelles**

Dans une première expérience, la condition d'un groupe de femelles a été modifiée en coupant leurs rémiges, les plumes des ailes leur permettant de voler. Mises ainsi en volière avec un groupe contrôle, les femelles de ce groupe ont pu constater leur handicap. Cette méthode de modification de la condition a été validée par une expérience menée par Burley & Foster (2006). Le taux de réponses, le choix pour des chants de mâles et la sélectivité sont évalués en utilisant les Postures de Sollicitation à l'Accouplement (PSA), la réponse sexuelle des femelles de canari aux parades des mâles. Deux types de chants sont diffusés : un chant hautement réactogène (c'est-à-dire qui provoque un nombre important de PSA), contenant une phrase A, et un chant faiblement réactogène. Huit mois plus tard, une fois que les plumes des ailes ont repoussé, les deux groupes sont inversés et la motivation sexuelle, le choix et la sélectivité des femelles de chacun des deux groupes sont retestés.

## **I/ Matériel et méthodes**

### **Sujets et conditions de maintenance**

Les femelles de canaris domestiques que nous avons utilisées lors de nos tests proviennent toutes de reproductions effectuées au Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées (LECC) de l'Université de Paris Ouest Nanterre La Défense. Les parents sont issus de différents élevages avec une base génétique hétérogène, si bien que le taux de consanguinité parmi les oiseaux du laboratoire est faible (Julie Chebaux, données non publiées). Durant leur croissance, les femelles ont été maintenues en batteries d'élevage (118 x 50 x 50 cm) dans des salles de stabulation (Fig. 2.1), en contact acoustique et visuel avec de nombreux autres oiseaux (mâles et femelles). Elles ont ainsi pu développer des interactions sociales similaires à celles des autres oiseaux du



**Figure 2.1** Batterie d'élevage utilisée pour la reproduction et la maintenance des canaris.

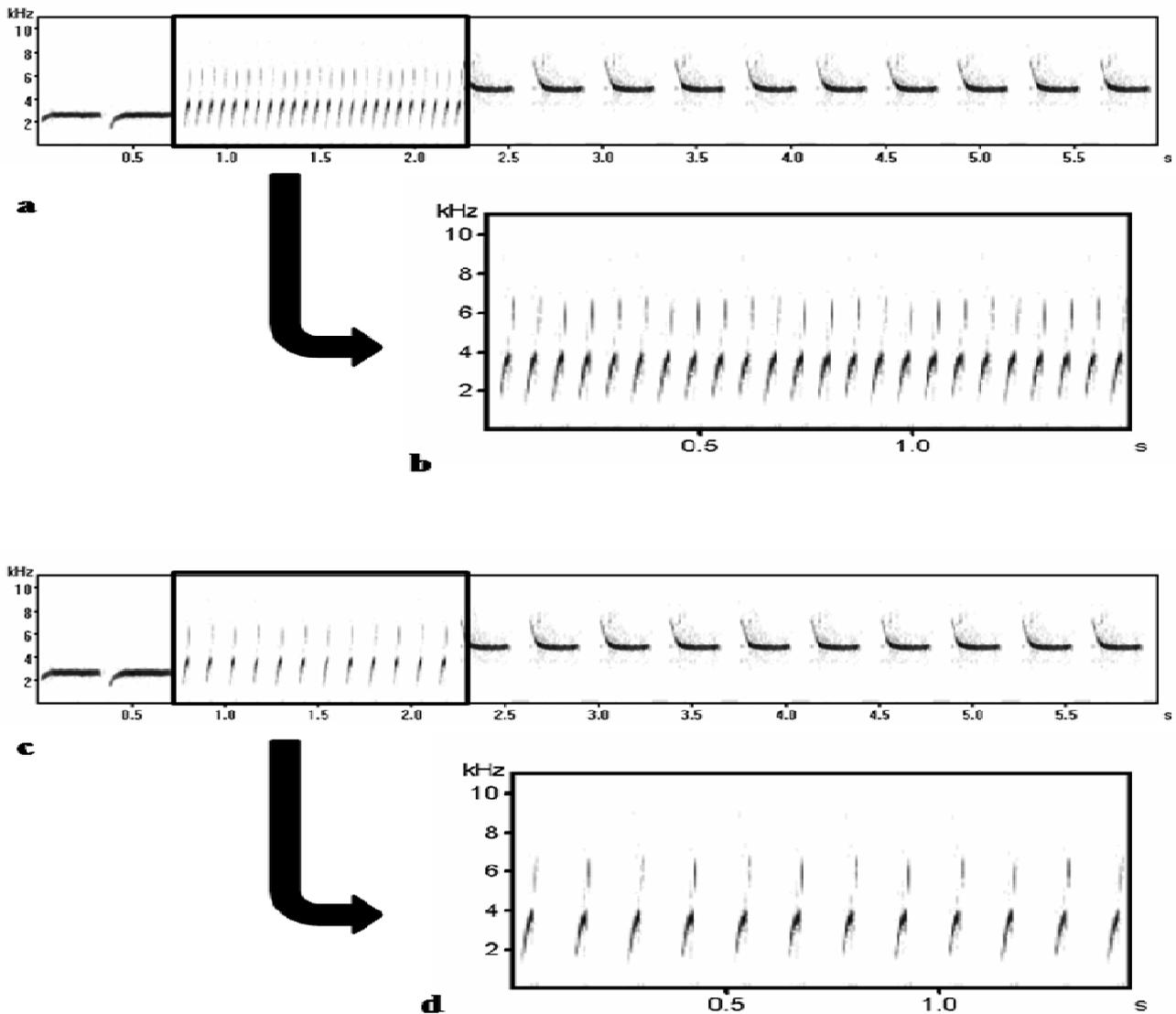
laboratoire. Elles ont en outre pu s'imprégner de différents chants de mâles pendant toute leur période sensible (Riebel 2003a, Riebel 2003b ; Pasteau et al. 2007). Lors des tests, toutes les femelles utilisées étaient âgées de 1 à 5 ans et étaient donc encore aptes à la reproduction. Les femelles les plus âgées sont restées toute leur vie dans des conditions acoustiques standards et n'ont donc pas modifié leur préférences acoustiques (Nagle & Kreutzer 1997b).

En prévision des tests, tous les oiseaux ont été passés en photopériode de jours courts (8 h de jour : 16 h de nuit) pendant une période de quatre mois au minimum. Ce délai leur a permis de retrouver leur état physiologique d'hivernage (ovaires atrophiés, faible taux d'androgènes plasmatiques) et de reconstituer des réserves énergétiques afin d'entamer une nouvelle période de reproduction.

### **Le chant des mâles**

Pour tester le choix de ces femelles, nous avons utilisé deux types de chants. Tous les chants que nous proposons aux femelles proviennent de mâles préalablement enregistrés par les membres du LECC. Des phrases provenant de ces chants ont ensuite été sélectionnées et juxtaposées pour créer les différents stimuli, en utilisant le logiciel Avisoft-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005).

Les deux types de chants sont diffusés aux femelles. Par souci de standardiser les stimuli, nous avons opté pour une construction homogène entre tous les chants. Nous avons donc toujours utilisé un « chant de fond », identique pour les deux types de chants de mâles proposés, dans lequel nous avons inséré les phrases à tester. Les chants de canaris domestiques diffusés se composent de trois parties : deux notes d'introduction (identiques dans chaque type de chant), une phrase stimulus (qui varie d'une situation à l'autre), et une phrase de conclusion (identique dans chaque type de chant – Fig. 2.2). La durée d'un chant est de six secondes, ce qui est compris dans l'intervalle de durée classique pour cette espèce (Güttinger 1985). Deux types de « phrases



**Figure 2.2 Exemples des sonagrammes de chants utilisés lors des expérimentations. a. Chant avec phrase A16. b. Détail de la phrase A16. c. Chant avec phrase A8. d. Détail de la phrase A8. – KHz : Kilohertz. S : Secondes**

stimuli » sont utilisés. Dans le premier cas, nous insérons une phrase A hautement attractive (Vallet et Kreuzer 1995 ; Vallet et al. 1998 – Fig. 2.2a), diffusée à un tempo de 16 syllabes par seconde (A16 – Fig. 2.2b). Dans le second cas, nous avons inséré une phrase A, mais produite à un tempo faible (huit syllabes par seconde – A8 – Fig. 2.2c et 2.2d). Le tempo d'émission de la phrase A et le taux de réponses des femelles sont très fortement corrélés (Vallet et al. 1997 ; Draganoiu et al. 2002). Ainsi, il a été observé que seules les phrases A émises avec un tempo supérieur à 15 syllabes par seconde avaient un fort potentiel attractif, et qu'en revanche, les phrases émises avec un tempo inférieur à dix syllabes par seconde perdaient une grande partie de leur pouvoir réactogène (Vallet et al. 1997). Nous considérons donc les chants avec phrase A16 comme fortement attractifs et les chants avec phrase A8 comme peu attractifs.

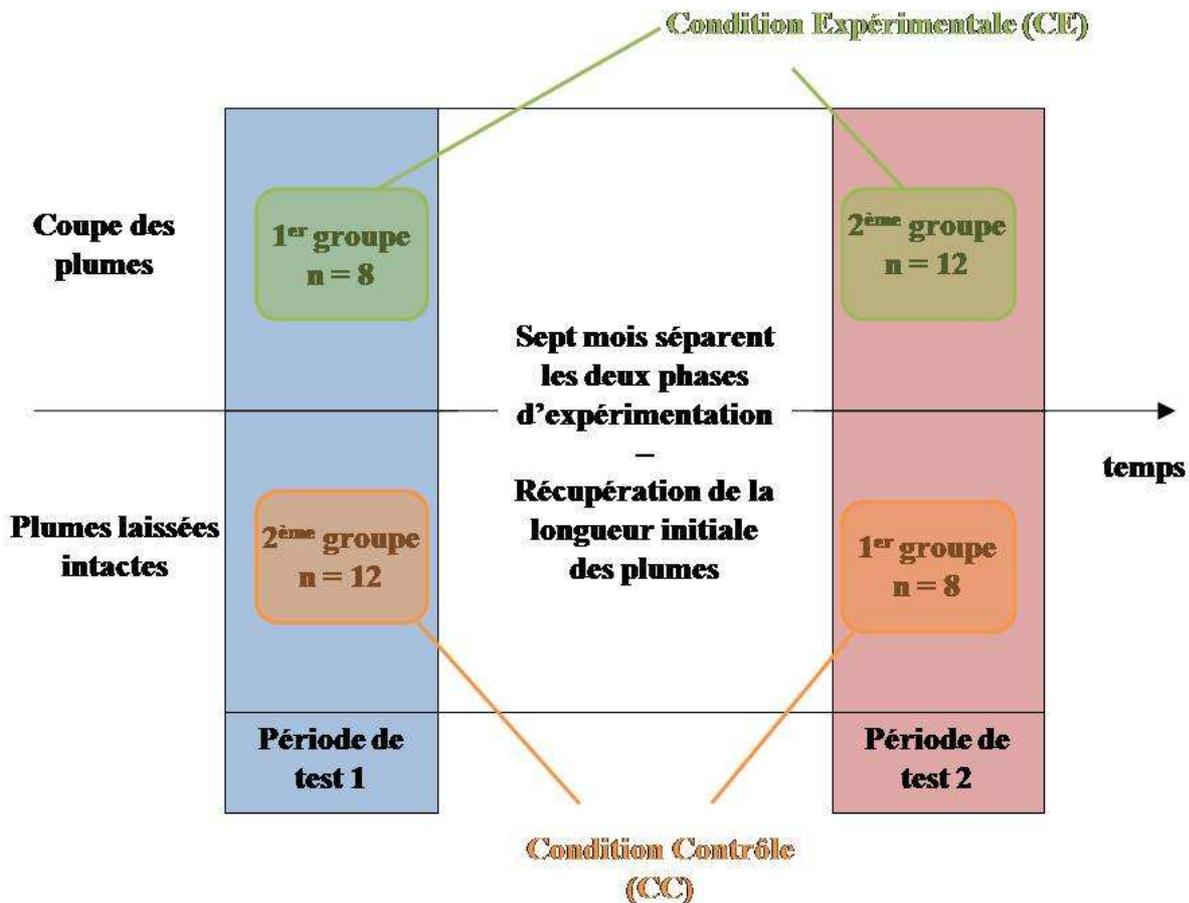
Pour prévenir tout problème de pseudo-réplication (Kroodsma 1990), nous avons utilisé 20 exemplaires de chants de fond et 20 exemplaires de chaque type de phrase stimulus (phrases A16 et phrases A8). Ces 20 exemplaires proviennent de 20 oiseaux différents. Les mêmes chants de fond sont utilisés pour les deux types de stimuli. De ce fait, nous nous assurons de leur neutralité quant aux résultats de la production des réponses sexuelles des femelles.

Les mêmes chants sont joués six fois à la suite, séparés par des périodes de 14 secondes de silence. Au final, la diffusion d'un type de stimulus dure donc deux minutes avec 36 secondes de chants et 84 secondes de silence. Les chants sont enregistrés au format .wav sur un lecteur Archos modèle XS10D et diffusés dans les caissons d'isolement acoustique avec des haut-parleurs Thompson ASK 145 et Sony SRS-ZS10. Le niveau sonore a été maintenu à 70 dB SPL à un mètre de distance.

### **Manipulation des oiseaux**

Les manipulations suivantes ont été réalisées deux fois. Pendant la période de test 1, douze femelles ont été placées en Condition Contrôle (CC) et huit femelles en Condition Expérimentale (CE). Lors de la période de test 2, nous avons appliqué aux oiseaux les mêmes traitements, mais en

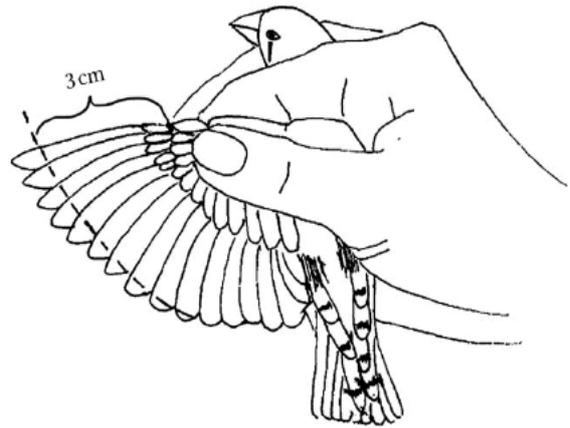
inversant les deux groupes. Les oiseaux en CE pendant la période de test 1 deviennent des oiseaux en CC et inversement (huit oiseaux en CC et douze oiseaux en CE). Ainsi, chaque oiseau a été expérimenté dans les deux conditions et peut être considéré comme son propre contrôle. La période de test 1 précède la période de test 2 de sept mois (Fig. 2.3).



**Figure 2.3** Représentation schématique du déroulement de l'expérimentation. Il existe deux périodes de test séparées de sept mois l'une de l'autre. Pendant ce laps de temps, les femelles ont effectué une mue et ont recouvré la longueur initiale de leurs plumes. Chaque femelle a été testée dans les deux conditions proposées : la Condition Expérimentale (CE) et la Condition Contrôle (CC).

Pour faire varier la condition des femelles, nous avons suivi la méthode utilisée par Burley & Foster (2006). Pour cela, nous avons coupé les dix rémiges distales (les plumes du vol) des ailes des femelles en CE à une distance de 3 cm de la courbure des ailes située à la jonction entre le carpométacarpus et le radius. La section suit la courbe décrite par l'extrémité des autres plumes. Comme la longueur de la plus longue rémige est d'environ 5 cm, nous avons coupé une longueur approximative de 2 cm de plume (Fig. 2.4). Les femelles de la CC ont été prises en main pendant

une durée de temps équivalente à celles de la CE, mais les plumes de leurs ailes ont été laissées intactes. Avant d'entamer la deuxième série d'expérimentation, lors de la période de test 2, nous nous sommes assurés que les plumes des ailes des oiseaux initialement en CE avaient retrouvées leur taille initiale. Tous les oiseaux avaient effectué une mue et les plumes avaient recouvré leur longueur initiale.



**Figure 2.4** Schéma de la coupe des rémiges des oiseaux testés, d'après Burley & Foster (2006).

Suite à cette altération de leur plumage, les oiseaux de la CC ne pouvaient plus voler. Pour leur permettre d'évaluer leur propre capacité de vol, nous avons transféré la totalité des oiseaux dans une grande volière (340 x 330 x 300 cm) pour une période de 15 jours. Cette pièce comportait une table (110 x 70 x 90 cm), deux perchoirs bas (à 30 cm du sol) et deux perchoirs hauts (à 165 cm du sol). De l'eau, des graines de jours courts (Beyers, Belgique), de la pâtée (Cébé, Belgium) et de la nourriture fraîche (pomme) leur ont été apportées quotidiennement. Un bassin était présent pour leur permettre de se baigner.

Après la période de pré-test, les oiseaux ont été placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) elles-mêmes placées en caissons d'isolement acoustique (Fig. 2.5) à deux étages (60 x 55 x 90 cm à l'intérieur ; 90 x 80 x 110 cm à l'extérieur) avec une porte transparente pour pouvoir les observer directement. Chacun était donc en contact visuel et acoustique avec au moins un autre oiseau et en



**Figure 2.5** Disposition des oiseaux dans les caissons d'isolement acoustique.

contact acoustique avec deux oiseaux supplémentaires. Cela a permis de maintenir un contact social entre les femelles et de limiter le stress dû aux nouvelles conditions de maintenance. Les cages contenaient deux perchoirs, un bac d'eau pour boire et se baigner et une corbeille aménageable en nid. Nous avons fourni aux oiseaux des graines de jours longs (Beyers, Belgique), de la pâtée et de la nourriture fraîche (pomme), du sable blanc pour oiseaux, de la charpie et un os de seiche.

Nous avons induit les comportements sexuels des femelles en utilisant une méthode non invasive (Leboucher et al. 1994), en changeant de façon soudaine la photopériode et en plaçant les oiseaux en photopériode de jours longs (15 h de jour et 9 h de nuit). Dans ces conditions, les ovaires des femelles se développent et celles-ci adoptent un comportement reproducteur (construction de nid, ponte d'œufs et production de Postures de Sollicitation à l'Accouplement – PSA – voir ci-dessous). Avant, pendant et après les expériences, la température des salles où les oiseaux ont été maintenus était comprise entre 18 et 22 °C.

La même expérience a été renouvelée sept mois plus tard (période de test 2). Pendant cet intervalle de temps, les oiseaux ont été remis dans les batteries d'élevage en stabulation. Les oiseaux de CC et de CE ont été mélangés dans les batteries d'élevage afin de s'assurer de l'homogénéité des conditions de maintenance des deux groupes. Ils ont alors passé trois mois supplémentaires en jours longs, puis quatre mois en jours courts afin de se trouver à nouveau dans les conditions standards du test. A la fin de cette période de transition, tous les oiseaux de CE avaient effectué une mue et retrouvé la longueur initiale de leurs plumes d'ailes. Lors de cette seconde période de test, nous avons manipulé les sujets de façon identique, mais en inversant les femelles des deux groupes. Les femelles ayant servi la première fois pour la CE ont servi pour la CC, et inversement. Nous avons donc obtenu un échantillon de 20 oiseaux pour chacune des deux conditions testées.

Lors de la période de test 2, nous avons en plus effectué un éthogramme des oiseaux en volière en relevant leur activité et leur position dans la volière sur douze jours. Pour cela, chaque

oiseau a été bagué avec des anneaux de couleur. En combinant la couleur des anneaux avec celles de l'oiseau, il était possible de les reconnaître individuellement. Deux fois par jour (une fois le matin et une fois l'après-midi), le comportement des oiseaux a été observé de la façon suivante : à un instant  $t = 0$ , l'expérimentateur relevait l'activité et la position dans la volière du premier oiseau sur la liste. Il disposait ensuite de 30 secondes pour distinguer le second oiseau, puis noter son activité au temps  $t = + 30$  s, et ainsi de suite jusqu'à ce que le comportement et la position de tous les oiseaux aient été relevées. Comme le scan s'opérait sur 20 oiseaux, et que deux relevés consécutifs étaient séparés de 30 s, une première phase durait 10 minutes. Elle était ensuite renouvelée 5 fois. Ainsi l'observateur a pu relever six activités et six localisations de chaque oiseau en une heure. Comme le scan est réalisé deux fois par jour, nous avons obtenu 12 données par jour et donc 144 sur toute la période de pré-test. Les activités relevées sont les suivantes : immobilité, nourrissage, toilettage et baignade. Les positions possibles des oiseaux sont : perchoirs hauts, perchoirs bas, mangeoires hautes, mangeoires basses, sol, table et grillage.

Pendant cette même période de test 2, les femelles des deux conditions ont été pesées trois fois : une première fois le jour-même de la taille des plumes, une seconde fois après 15 jours passés en volière, puis une troisième à la fin des tests, après un mois passé en caisson d'isolement acoustique. Nous avons ainsi pu observer l'impact de l'expérimentation sur l'évolution de la masse corporelle des femelles.

### **Test de choix des femelles**

Pendant un test, chaque type de chant a été émis une fois, avec deux minutes de silence entre chacun d'eux. L'ordre des diffusions pour chaque série de test a été défini aléatoirement pour contrôler l'effet d'ordre. Deux tests ont été réalisés quotidiennement, le premier le matin et le second l'après-midi, pendant une période de 30 jours consécutifs. Nous avons testé les réponses des femelles en comptant le nombre de PSA prises en les observant directement au travers de la porte en plexiglas. Pendant une PSA, une femelle cambre son dos, remonte la queue et rejette la

tête en arrière. Les ailes et les plumes autour du cloaque vibrent rapidement et les plumes entourant le cloaque s'écartent. Si l'ensemble des paramètres est présent, nous notons une posture complète, mais si l'un d'eux est manquant, nous considérons qu'il s'agit d'une demi-posture. Ce comportement est une réponse à la stimulation d'un mâle et est considéré comme un comportement exprimant l'acceptation de la femelle pour l'accouplement (King & West 1977 ; Kreutzer & Vallet 1991 ; Byers & Kroodsma 2009).

Pendant les diffusions, les caissons d'isolement acoustique sont éclairés uniquement de l'intérieur, de façon à ce que le reflet de la lumière sur la paroi en plexiglas empêche les femelles de voir l'extérieur. Ainsi, leur comportement n'est pas influencé par la présence de l'expérimentateur. Une séparation est mise entre les cages voisines pour éviter que les femelles ne s'influencent mutuellement dans leur choix lors du playback.

## **Analyse des résultats**

### *Variation de la masse corporelle lors de l'expérience*

Dans cette expérience, nous avons pesé les oiseaux à trois moments différents de la période de test : une première fois avant le passage en volière, une seconde fois après les quinze jours passés en volière, et une dernière fois à la fin du mois passé en cage individuelle. Comme la répartition des masses corporelles dans les deux groupes ne suivait pas une loi normale, nous les avons comparés en utilisant le test non paramétrique de Mann-Whitney.

### *Analyse du scan réalisé pendant la période en volière*

Nous avons également comparé le comportement et le positionnement des oiseaux en volière. Pour cela, nous avons utilisé le test du  $\chi^2$ . Nous avons comparé les occurrences de chacune des activités des oiseaux dans les deux groupes pour voir si la taille des plumes des ailes avait une influence sur leurs comportements et pour vérifier que les oiseaux aux plumes des ailes raccourcies étaient bien limités dans leur déplacement dans la volière (incapacité à atteindre les perchoirs en hauteur).

### *Motivation sexuelle des femelles*

Pour pouvoir évaluer si la coupe des plumes des ailes avait un impact sur la motivation sexuelle des femelles (c'est-à-dire le nombre total de leurs réponses), nous avons comparé le nombre total de réponses sexuelles des femelles des deux groupes. Comme la répartition du nombre de PSA ne suit pas une loi normale, nous utilisons des statistiques non paramétriques. Pour cela, nous utilisons également le test des signes de Mann-Whitney.

### *Choix des femelles et comparaisons intra-groupes*

Nous avons voulu connaître le choix des femelles pour l'un des deux chants pour les deux groupes testés. Pour cela, nous avons fait des comparaisons intra-groupes sur le nombre de PSA prises par les femelles. Comme la répartition du nombre de PSA ne suivait pas une loi normale à l'intérieur de ces groupes, nous avons utilisé un test non paramétrique (test des signes de Wilcoxon). Nous avons ainsi pu vérifier si les femelles répondaient plus aux chants avec phrases A16 qu'aux chants avec phrases A8 dans les deux conditions proposées. Nous pouvons donc observer si les femelles restent sélectives dans des conditions non optimales.

### *Sélectivité des femelles et comparaisons inter-groupes*

Ensuite, nous avons déterminé la sélectivité de chacune des femelles. La sélectivité est la proportion de PSA que prennent les femelles à l'écoute des chants attractifs A16, divisée par l'ensemble des PSA qu'elles ont prises durant les expériences. La sélectivité des femelles est notée  $PA16$ . Elle se calcule de la façon suivante :

$$PA16 = PSA_{A16} / PSA_{total}$$

Ce calcul nous donne un indice de sélectivité des femelles indépendamment du nombre de réponses. Elle est une mesure de la sélectivité des femelles vis-à-vis des phrases testées. Si  $PA16 = 1$ , cela signifie donc que toutes les PSA ont été prises à l'écoute de la phrase A16. Au contraire, si  $PA16 = 0$ , cela signifie que toutes les PSA ont été prises à l'écoute de A8.

Pour comparer les *PAI6* des deux groupes, nous avons procédé à des tests inter-groupes en utilisant le test paramétrique de Student, puisque la répartition des *PAI6* suit une loi normale.

## II/ Résultats de la première expérimentation

### Evolution de la masse corporelle

Lors de la période de test 2, les oiseaux ont été pesés trois fois. Au début de cette période, les deux groupes avaient la même masse corporelle (test de Mann-Whitney :  $U = 93$  ;  $N_{CE} = 12$  ;  $N_{CC} = 8$  ;  $P = 0,51$  ;  $m_{CE}$  (moy  $\pm$  ES) =  $25,7 \pm 1,2$  ;  $m_{CC}$  (moy  $\pm$  ES) =  $27,2 \pm 1,1$  – Fig. 2.6). Lors des quinze jours en volière, les deux groupes ont perdu en masse corporelle, mais cette perte a été plus intense chez les oiseaux en CE que chez les oiseaux en CC, si bien que les oiseaux en CE étaient plus légers lors du deuxième pesage ( $U = 111$  ;  $N_{CE} = 12$  ;  $N_{CC} = 8$  ;  $P = 0,041$  ;  $m_{CE}$  (moy  $\pm$  ES) =  $22,6 \pm 1,1$  ;  $m_{CC}$  (moy  $\pm$  ES) =  $25,9 \pm 1,2$  – Fig. 2.6). Cependant, après la période de test en cage, les oiseaux en CE ont repris du poids, alors que les oiseaux en CC ont continué à perdre du

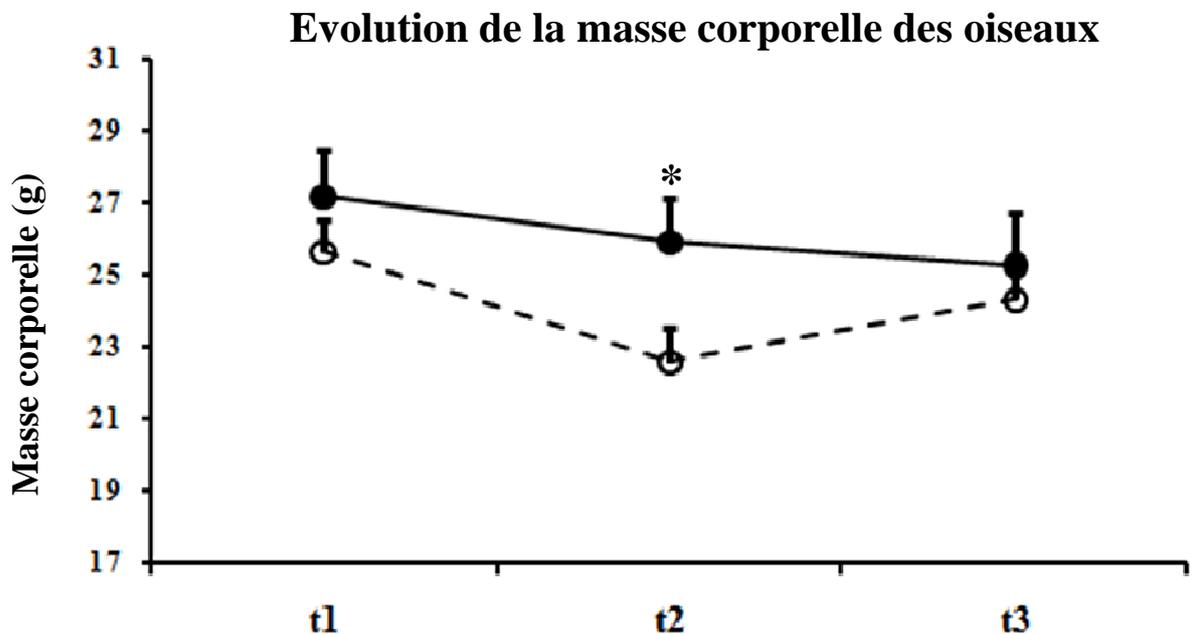


Figure 2.6 Evolution de la masse corporelle des deux groupes d'oiseaux durant la période de test 2. t1 : avant le passage en volière ; t2 : après 15 jours en volière et avant le passage en jours longs ; t3 : après 1 mois en jours longs dans les caissons d'isolement acoustique. Points noirs : oiseaux aux rémiges intactes (en Condition Contrôlé) ; Points blancs : oiseaux aux rémiges coupées (en Condition Expérimentale). \*  $P < 0,05$ .

poinds. A la fin des trente jours passés en cage individuelle, la masse corporelle des oiseaux en CE ne différait pas significativement de celle des oiseaux en CC ( $U = 81$  ;  $N_{CE} = 11$  ;  $N_{CC} = 8$  ;  $P = 0,97$  ;  $m_{CE}$  (moy  $\pm$  ES) =  $24,3 \pm 1,1$  ;  $m_{CC}$  (moy  $\pm$  ES) =  $25,2 \pm 1,5$  – Fig. 2.6). Dans aucun des deux groupes, on ne trouve de corrélation entre la masse corporelle initiale et la perte de masse en volière (corrélation de Spearman :  $r = 0,071$  ;  $N = 8$  ;  $P = 0,84$  pour le groupe CC et  $r = 0,21$  ;  $N = 12$  ;  $P = 0,48$  pour le groupe CE).

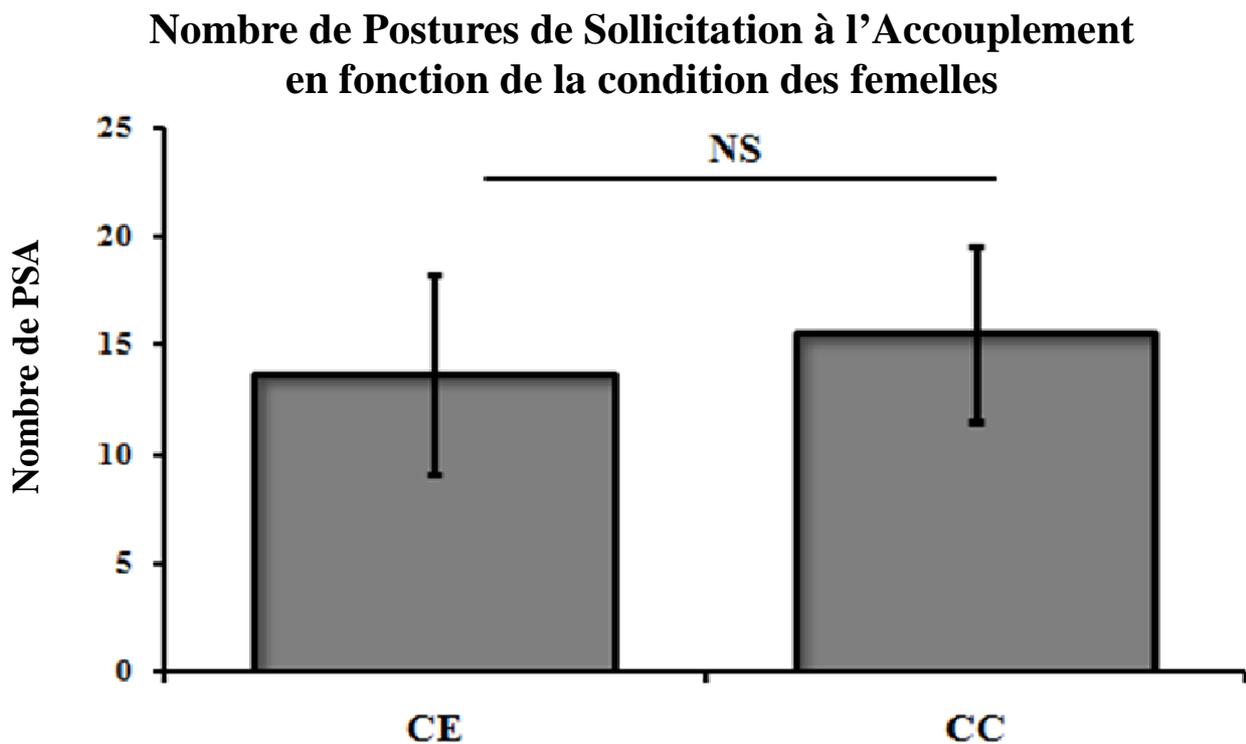
### Les pré-tests

Lors des douze jours pendant lesquels les oiseaux ont été observés en volière, des différences significatives sont apparues entre les activités et les positionnements des deux groupes. Au niveau du positionnement, les oiseaux du groupe CE ont, comme prévu, moins réussi à atteindre les perchoirs ( $\chi^2 = 309,07$  ;  $P < 0,001$ ) et les mangeoires situés en hauteur ( $\chi^2 = 312,11$  ;  $P < 0,001$ ) que les oiseaux du groupe CC. En conséquence, leur présence a été plus fréquente sur le sol ( $\chi^2 = 162,16$  ;  $P < 0,001$ ) et sur les mangeoires du bas ( $\chi^2 = 33,97$  ;  $P < 0,001$ ). Enfin, aucune différence n'est apparue dans leur fréquentation des perchoirs du bas ( $\chi^2 = 0,20$  ;  $P = \text{NS}$ ), de la table ( $\chi^2 = 2,44$  ;  $P = \text{NS}$ ), du bassin ( $\chi^2 = 0,10$  ;  $P = \text{NS}$ ) et du grillage ( $\chi^2 = 0,16$  ;  $P = \text{NS}$ ). Cependant, l'utilisation de ces trois dernières localisations étant anecdotiques, nous ne pouvons en tirer de réelles conclusions.

En ce qui concerne les activités des oiseaux, nous avons trouvé que les oiseaux du groupe CC passaient significativement plus de temps à manger ( $\chi^2 = 15,98$  ;  $P < 0,001$ ) et à se toiletter ( $\chi^2 = 5,75$  ;  $P < 0,05$ ), et sont moins fréquemment inactifs que les oiseaux du groupe CE ( $\chi^2 = 14,18$  ;  $P < 0,001$ ). Aucune différence n'est apparente en ce qui concerne l'activité de baignade ( $\chi^2 = 1,26$  ;  $P = \text{NS}$ ) et pour le temps passé à s'hydrater ( $\chi^2 = 0,84$  ;  $P = \text{NS}$ ).

### Impact de la coupe des ailes sur la motivation sexuelle

A la fin des périodes de test 1 et 2, il n'y a aucune différence significative dans le nombre total de PSA prises dans les deux conditions (test de Mann-Whitney :  $T = 382,5$  ;  $N_{CE} = n_{CC} = 20$  ;  $P = 0,47$  ;  $PSA_{CE}$  (moy  $\pm$  ES) =  $13,65 \pm 4,62$  ;  $PSA_{CC}$  (moy  $\pm$  ES) =  $15,58 \pm 4,04$ ). Les femelles en CE ont produit autant de PSA que les femelles en CC (Fig. 2.7). Ces deux tests montrent que la motivation sexuelle des femelles n'est pas affectée par le traitement.



**Figure 2.7** Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) prises par les femelles dans les deux conditions. CE : Condition Expérimentale (oiseaux aux rémiges coupées). CC : Condition Contrôles (oiseaux aux rémiges non coupées). NS : Non Significatif.

### Impact de la coupe des ailes sur le choix et la sélectivité des femelles

En CE, les femelles ont produit plus de PSA pour les chants A16 que pour les chants A8 (test des signes de Wilcoxon :  $W = -127$  ;  $N = 20$  ;  $P < 0,001$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  Es) =  $8,73 \pm 2,99$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $4,92 \pm 1,68$  ; Fig. 2.8). Ce résultat est similaire à celui obtenu dans le groupe en CC. Là encore, les femelles ont davantage répondu pour les chants A16 que pour les chants A8 ( $W = -171$  ;  $N = 20$  ;  $P < 0,001$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $10,68 \pm 2,60$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $4,9 \pm$

1,49 ; Fig. 2.8). Le traitement n'a donc pas affecté les préférences des femelles.

Le  $PAI6$  obtenu pour les femelles en CE était significativement inférieur à celui obtenu pour les femelles en CC (test de Student :  $t = -2,02$  ;  $N_{CE} = N_{CC} = 20$  ;  $P = 0,050$  ;  $PAI6_{CE}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,64 \pm 0,04$  ;  $PAI6_{CC}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,75 \pm 0,04$  ; Fig. 2.8). Pour cette raison, nous pouvons donc dire que les femelles dont la condition a été altérée par la coupe des plumes de vol sont moins sélectives que celles dont la condition n'a pas été manipulée vis-à-vis du tempo d'émission de la phrase A.

### Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises dans les deux conditions pour chacun des types de chant

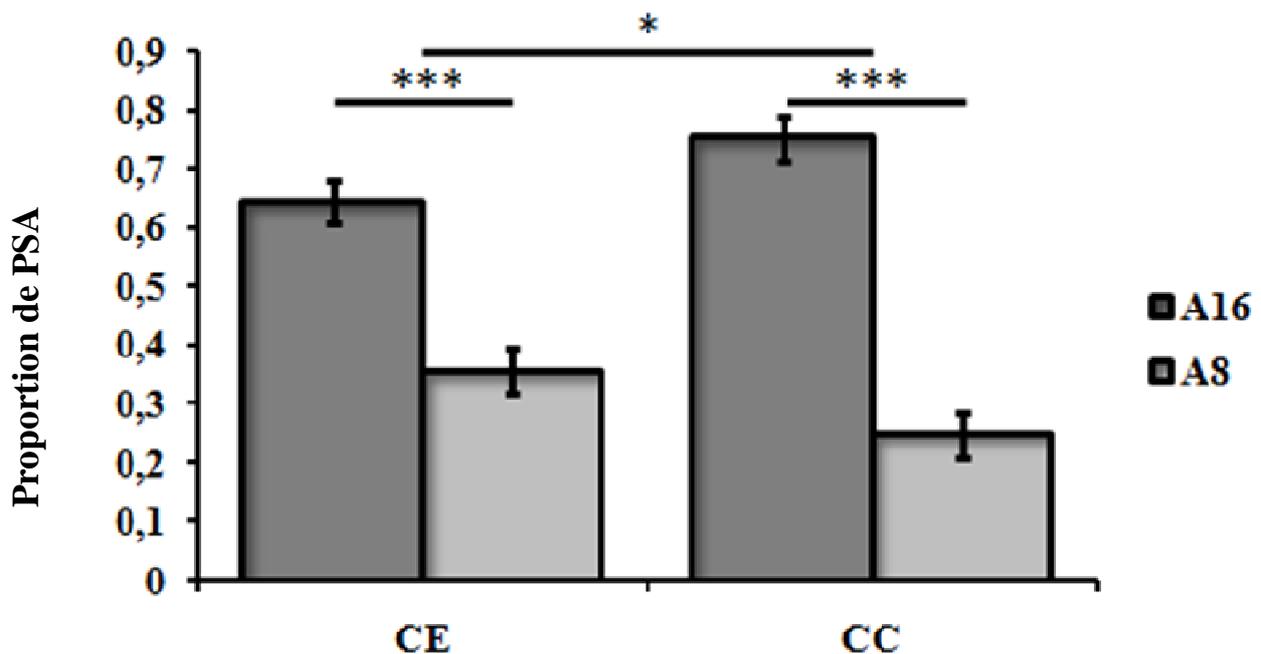


Figure 2.8 Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) pour chaque type de chants en fonction de la condition des femelles. CE : Condition Expérimentale (oiseaux aux rémiges coupées) ; CC : Condition Contrôle (oiseaux aux rémiges coupées). \*  $P < 0,05$  ; \*\*\*  $P < 0,001$ .

## **Deuxième expérimentation : impact de la qualité de la nourriture sur le choix de partenaire des femelles**

Dans une seconde expérience, l'impact de la qualité du régime alimentaire sur les réponses sexuelles des femelles est testé. La qualité du régime alimentaire peut jouer sur la condition des femelles. Ainsi, nous avons diversifié le régime alimentaire d'un groupe de femelles et avons comparé leur réponses sexuelles à l'écoute des chants A16 (hautement réactogènes) et A8 (faiblement réactogènes) en utilisant la méthode des PSA décrite précédemment. Les mêmes paramètres que pendant la première expérience sont observés : le taux de réponses, leur choix pour un des deux chants et la sélectivité.

Au moins quatre mois avant le début des tests, les oiseaux ont été placés en jours courts. Pour cette expérience, 24 femelles en jours courts ont été transférées des batteries d'élevage aux cages individuelles situées dans les caissons d'isolement acoustique. Les cages et les caissons d'isolement acoustique sont les mêmes que ceux décrits précédemment. Les chants sont également les mêmes que ceux utilisés dans la première expérience (voir p. 72).

### **I/ Matériel et méthodes**

#### **Manipulation des oiseaux**

Deux groupes de douze femelles ont été créés : un groupe auquel nous avons donné une nourriture très diversifiée (N+) et un groupe avec une nourriture moins diversifiée (N-). Nous avons nourri le groupe N+ avec des graines de jours courts (alpiste, avoine pelee, niger, nacette, chanvre), de la pâtée protéinée à base d'œuf (Cébé, Belgique) et une variété de nourriture fraîche. Du brocoli, de la pomme, de la carotte et de l'endive sont quotidiennement distribués. Pour le groupe N-, nous avons fourni quotidiennement aux oiseaux une nourriture à base de graines d'alpiste, ainsi que des graines de jours courts deux fois par semaine. La quantité de nourriture n'a

pas varié entre les groupes. Tous les oiseaux ont été nourris *ad libitum*.

Pour pouvoir obtenir un effet du régime alimentaire dès le début des tests, les femelles ont été placées dans les conditions du test quatre semaines avant le passage en jours longs. La méthode pour l'obtention de réponses sexuelles est la même que celle décrite précédemment (Leboucher et al. 1994). Les conditions de maintenance des oiseaux sont identiques à celles du premier test (voir p. 74). La masse corporelle des femelles a été mesurée de façon hebdomadaire pour deux raisons : la première est d'observer si la qualité du régime alimentaire a un impact sur la masse corporelle des femelles, la seconde est de pouvoir arrêter l'expérience en cas de perte de poids excessive et dangereuse pour les oiseaux N-.

A partir de la date de passage en jours longs, le régime alimentaire du groupe N- est resté inchangé. Pour les oiseaux du groupe N+, nous remplaçons les graines de jours courts par des graines de jours longs (alpiste, navette, gruau, niger, lin, chanvre, perilla, laitue blanche). Nous avons comparé le taux de survie et la masse corporelle cinq mois après les expérimentations (à la fin de la période en jours longs) de façon à voir si le traitement a eu un effet significatif sur l'espérance de vie des oiseaux.

### **Test de choix des femelles**

La collecte des données est identique à celle employée lors de l'expérience sur la manipulation de la longueur des plumes (voir p. 78). Nous comptons deux fois par jour le nombre de PSA en réponse aux deux types de chants diffusés, pendant une période de trente jours.

### **Analyse des résultats**

#### *Impact de la qualité de l'alimentation sur la masse corporelle des femelles*

A partir du moment où nous avons différencié le régime alimentaire des deux groupes, nous avons pesé les oiseaux une fois par semaine (la première fois étant le jour du changement de régime alimentaire). Pour chaque semaine, nous avons comparé le poids des deux groupes en

utilisant le test de Mann-Whitney. Nous pouvons ainsi déterminer si le traitement des femelles a un impact sur leur masse corporelle. Cinq mois après l'expérimentation, nous avons comparé la masse corporelle et le taux de survie dans chacun des deux groupes pour voir si le traitement a eu un effet à long terme sur les conditions physiques des femelles et sur leur survie.

### *Analyse des réponses sexuelles des femelles*

Nous analysons les mêmes composantes de la réponse sexuelle des femelles que lors de la première expérimentation, c'est-à-dire la motivation sexuelle, le choix des femelles et la sélectivité dans chacun des deux groupes (voir p. 80).

### *Analyses statistiques*

Pour comparer la motivation sexuelle et la sélectivité des femelles, nous utilisons un test de Student pour la comparaison des moyennes. Si la répartition des PSA ou des *PA16* ne suit pas une distribution normale, nous remplaçons ce test par son équivalent non paramétrique, le test de Mann-Whitney sur les rangs de classement. Pour observer, à l'intérieur de chaque groupe, les préférences des femelles pour un des deux types de chant, nous utilisons le test de Wilcoxon sur les rangs de classement, car la répartition des PSA ne suit pas une loi normale.

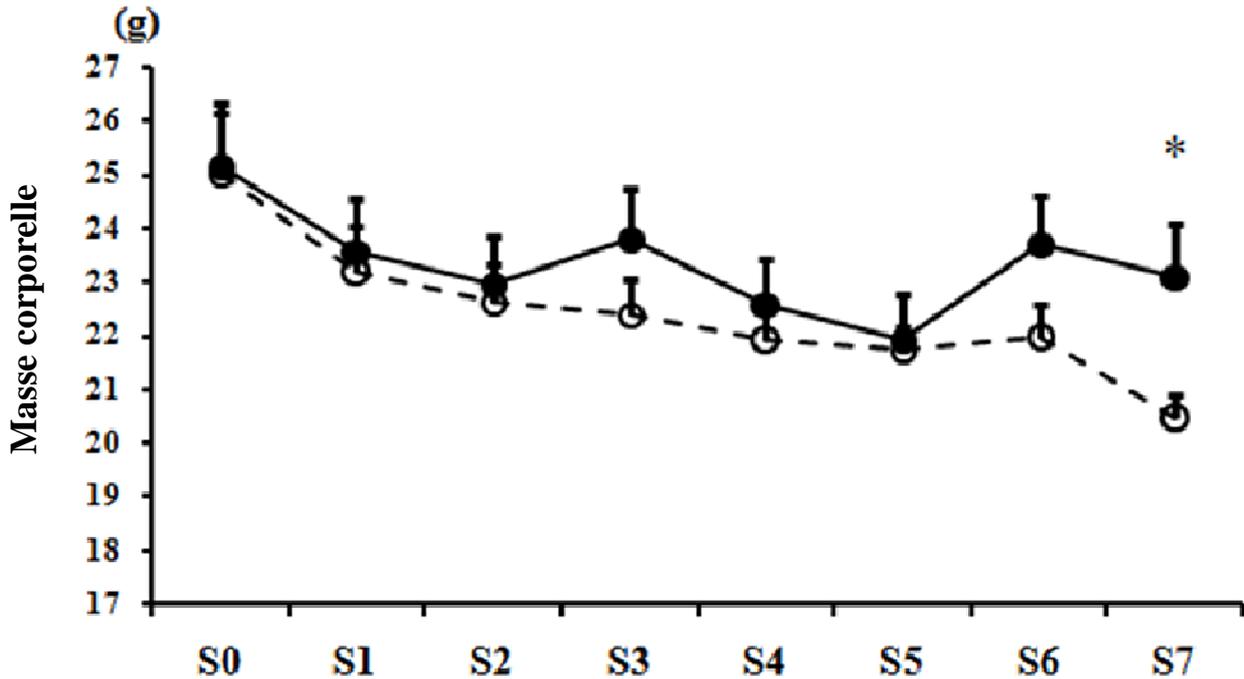
## **II/ Résultats de la deuxième expérimentation**

### **Evolution de la masse corporelle**

Pendant les quatre semaines précédant le début du test, ainsi que pendant les 30 jours de tests, les oiseaux ont été pesés une fois par semaine. Au début de cette période (semaine 0 – S0), les deux groupes avaient la même masse corporelle (test de Mann-Whitney :  $U = 148$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 12$  ;  $P = 0,98$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $25,2 \pm 1,2$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $25,0 \pm 1,1$  – Fig. 2.9). Lors du passage en cages individuelles, les deux groupes ont perdu un poids équivalent. Aucune différence significative n'était visible à S+1 ( $U = 153$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 12$  ;  $P = 0,89$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$

ES) =  $23,6 \pm 1,0$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $23,2 \pm 0,8$  – Fig. 2.8), ni à S+2 ( $U = 150$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 12$  ;  $P = 0,98$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $23,0 \pm 0,9$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $22,6 \pm 0,7$ ), S+3 ( $U = 161$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 12$  ;  $P = 0,54$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $23,8 \pm 0,9$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $22,4 \pm 0,6$ ) ou à S+4 ( $U = 148$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 12$  ;  $P = 0,93$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $22,6 \pm 0,8$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $21,9 \pm 0,6$ ).

### Evolution de la masse corporelle des oiseaux testés



**Figure 2.9** Evolution de la masse corporelle pendant la période de test (moy  $\pm$  ES). S0 : date du passage en caissons d'isolement acoustique ; S1 une semaine après le passage en caissons, etc. Les oiseaux sont passés en jours longs à la date S4. La première valeur mesurant l'impact du passage en jours longs est donc S5. Points noirs : oiseaux nourris avec une nourriture très diversifiée (N+) ; Points blancs : oiseaux nourris avec une nourriture standard (N-). \*  $P < 0,05$ .

Après le passage en jours longs, l'écart de poids entre les deux groupes s'accroît progressivement. Cependant il n'est pas significatif à S+5 ( $U = 137$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 11$  ;  $P = 0,78$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $21,9 \pm 0,8$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $21,7 \pm 0,4$ ) ou à S+6 ( $U = 107$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 11$  ;  $P = 0,13$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $23,7 \pm 0,9$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $22,0 \pm 0,6$ ), mais le devient à S+7 ( $U = 96,5$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 11$  ;  $P = 0,03$  ;  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $23,1 \pm 1,0$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $20,5 \pm 0,5$  – Fig. 2.9).

De plus, nous avons pu observer une corrélation entre le nombre de semaines écoulées et la différence entre les masses des deux groupes (Corrélation de Spearman :  $r = 0,714$  ;  $N = 8$  ;  $P = 0,04$  ). Ainsi, nous pouvons conclure que l'impact d'un régime alimentaire différencié sur la masse corporelle des femelles s'accroît avec le temps.

Cinq mois après les tests, aucune différence significative de la masse corporelle n'a été observée entre les deux groupes. La masse ne diffère pas significativement d'un groupe à l'autre (test de Student :  $t = -0,54$  ;  $P = 0,60$  ;  $N_{N+} = 7$  ;  $N_{N-} = 7$ ,  $m_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $27,168 \pm 2,25$  ;  $m_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $28,70 \pm 1,66$ ). De plus, durant cette période, le taux de mortalité est resté identique entre les deux groupes, puisqu'il restait sept oiseaux dans chacun d'entre eux.

### Impact du régime alimentaire sur la motivation sexuelle des femelles

Pendant les 30 jours de test, les deux groupes n'ont pas montré de différences significatives dans le nombre total de PSA. Le groupe N- a produit autant de réponses que le groupe N+ (test de Mann-Whitney :  $T = 122$  ;  $N_{N+} = 12$  ;  $N_{N-} = 11$  ;  $P = 0,56$  ;  $PSA_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $9,46 \pm 3,75$  ;

### Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement en fonction de la condition des femelles

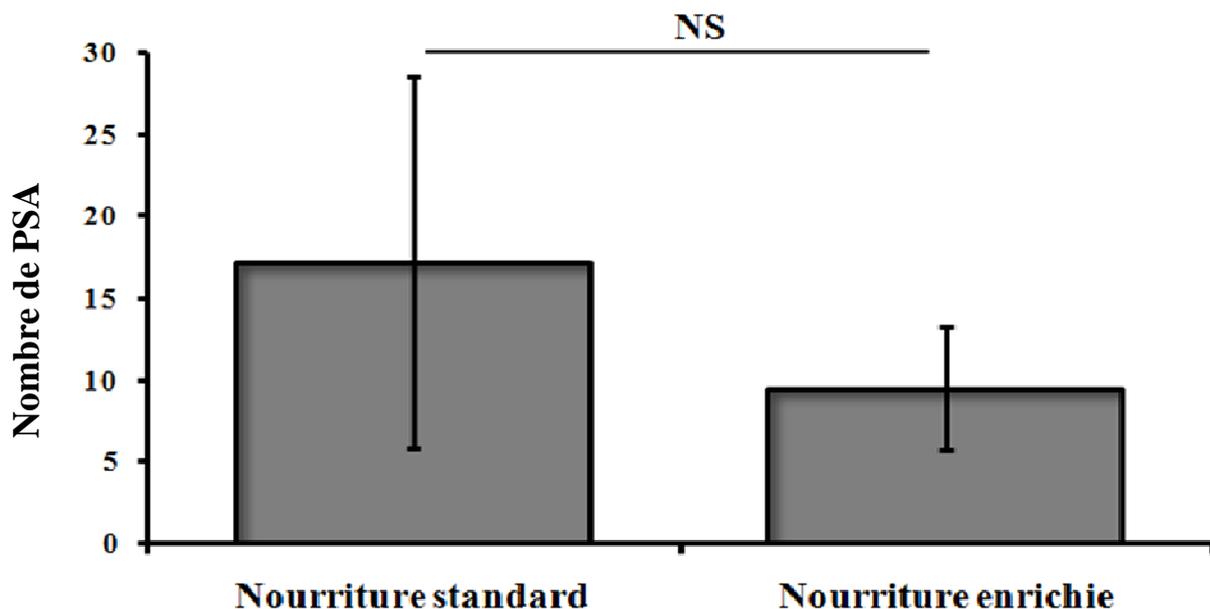


Figure 2.10 Nombre total de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) pour chacun des deux groupes. NS : Non Significatif.

$PSA_N$ . (moy  $\pm$  ES) = 17,18  $\pm$  11,35 – Fig. 2.10). La motivation sexuelle n'est donc pas affectée par le traitement.

### Impact du régime alimentaire sur le choix et la sélectivité des femelles

Les femelles du groupe N+ ont produit plus de PSA pour les chants A16 que pour les chants A8 (test des signes de Wilcoxon :  $W = -35$  ;  $N = 12$  ;  $P = 0,039$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) = 6,29  $\pm$  2,45 ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) = 3,17  $\pm$  1,41 – Fig. 2.11). En revanche, les femelles du groupe N- n'ont pas montré de différences significatives entre les deux types de chants ( $W = -9$  ;  $N = 11$  ;  $P = 0,313$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) = 9,68  $\pm$  6,14 ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) = 7,50  $\pm$  5,31 – Fig. 2.11). Contrairement au groupe avec la nourriture enrichie, les femelles du groupe avec la nourriture standard n'expriment pas de préférences pour le chant A16, avec un fort potentiel réactogène.

### Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises dans les deux conditions pour chaque type de chant

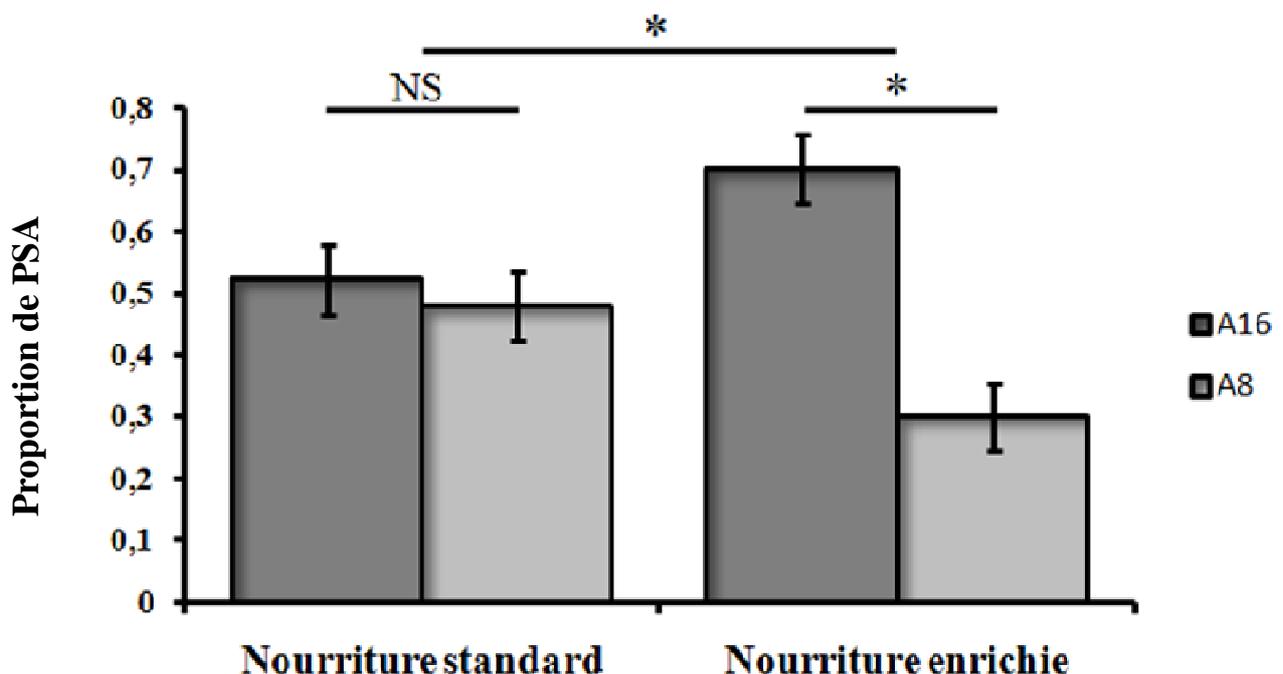


Figure 2.11 Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) prises pour la phrase A16. NS : Non Significatif. \*  $P < 0,05$ .

De plus, le *PAI6* obtenu pour les femelles du groupe N+ est significativement supérieur à celui obtenu par les femelles du groupe N- (test de Student :  $t = -2,19$  ;  $N_{N+} = 9$  ;  $N_{N-} = 6$  ;  $P = 0,047$  ;  $PAI6_{N+}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,70 \pm 0,05$  ;  $PAI6_{N-}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,52 \pm 0,57$  – Fig. 2.11). Les femelles du groupe N+ sont donc plus sélectives que celles du groupe N-.

# Discussion sur l'impact de la condition sur le choix de partenaire

## I/ Evolution de la masse corporelle des femelles

Les deux études ont pu montrer que les traitements des oiseaux ont eu un effet faible, mais significatif sur la masse corporelle des sujets. Or la perte de poids est souvent considérée comme révélatrice d'une condition physique déclinante. Nous pouvons donc considérer que, dans la première expérience, le passage en volière a eu un effet négatif sur la condition des oiseaux en Condition Expérimentale (CE), et que dans la deuxième expérience, le régime alimentaire a eu un effet faible mais significatif sur les oiseaux nourris avec une nourriture moins diversifiée (N-). La coupe des ailes, ainsi qu'une nourriture moins riche sont donc des éléments permettant d'étudier l'impact de la condition des oiseaux.

Dans la première expérience, la perte de poids plus importante pour le groupe CE est probablement due à une activité de nourrissage moins intense que pour le groupe en Condition Contrôle (CC). Même si les causes d'une allocation moins importante de temps au nourrissage ne sont pas élucidées, il reste certain que celle-ci a eu un impact significatif sur la condition des femelles en CE. Cependant, dans cette expérience, il semble que le raccourcissement des rémiges ne soit un handicap qu'en volière, lorsque les activités des oiseaux nécessitent un déplacement important. En effet, après un mois passé en cages individuelles, la différence de poids entre les oiseaux en CE et les oiseaux en CC disparaît, puisque les oiseaux en CE gagnent en masse corporelle, alors que la masse corporelle des oiseaux en CC continue de diminuer, ce qui est un phénomène souvent observé lors du passage en jours longs et dû au renouveau de l'activité de reproduction. Il semble donc que la différence de condition physique n'ait été que transitoire pendant l'expérience 1. En revanche, lors de l'expérience 2, une faible différence entre les deux groupes n'apparaît que très tardivement, après 7 semaines de régimes alimentaires différents. Il apparaît donc que les différences de condition physique ne soient que très marginales entre les

oiseaux nourris avec une nourriture fortement différenciée (N+) et ceux nourris avec une nourriture peu différenciée (N-). En revanche, la différence de masse corporelle entre ces deux groupes augmente constamment au cours de l'expérience et devient significative à la fin de celle-ci. Il apparaît donc que, même de façon marginale et peu décelable, les régimes alimentaires proposés aux oiseaux aient un impact sur leur condition physique.

Pour la première expérience, nous pouvons noter que le passage en volière était une condition nécessaire pour que les femelles puissent déceler leur différence de condition physique. En revanche, pour l'expérience 2, les femelles n'ont pas eu la possibilité de comparer leur propre condition avec celles des oiseaux ayant subi l'autre traitement.

## **II/ Comparaisons intra-groupes**

Lors de nos comparaisons intra-groupes, nous avons pu observer que tous les groupes n'étaient pas affectés de la même manière par les traitements imposés. Ainsi, lors de l'expérience 1, les deux groupes (CE et CC) ont montré des préférences similaires pour les chants avec phrase A16. En revanche, lors de la seconde expérience, seuls les oiseaux N+ ont montré ces préférences, le groupe N- n'en ayant pas exprimées. Ainsi les deux expériences confirment les études préalablement réalisées sur la phrase A (Vallet et al. 1995 ; Vallet et Kreutzer 1998) démontrant que cette phrase provoquait un fort taux de réponses sexuelles chez les femelles. Or, dans ces études, les deux phrases stimuli, c'est-à-dire la phrase A16 et la phrase A8, couvrent un empan fréquentiel identique, et diffèrent par le tempo. Vallet et al. (1997) a déjà montré que le large empan fréquentiel de la phrase A ne provoque des PSA que s'il est associé à un tempo élevé. De plus, l'étude de Draganoiu et al. (2002) confirme qu'une augmentation du tempo d'émission d'une phrase A augmente son pouvoir réactogène, même si ce rythme est supérieur à la limite physiologique de ce que peut produire l'espèce. Les études de ce manuscrit confirment également que les femelles utilisent le tempo pour évaluer la qualité de leur partenaire (Gil & Gahr 2002).

### III/ Comparaisons inter-groupes

Dans aucune des deux expériences, le nombre total de PSA prises par les femelles ne diffère significativement entre les deux groupes. Le changement de la condition physique des femelles par la coupe des rémiges et par des régimes alimentaires différents n'affecte donc pas le nombre total de réponses produites. Cependant, nous trouvons que les femelles des groupe CE et N- abaissent leur niveau de sélectivité comparativement au groupe contrôle. En effet, le ratio « nombre de PSA prises pour A16 / nombre de PSA prises pour A8 » de chaque femelle est inférieur dans le groupe CE à celui du groupe CC. La sélectivité des femelles de canaris domestiques varie donc parallèlement à leur condition physique, de façon similaire à ce qui a été décrit par Burley & Foster (2006) chez le diamant mandarin, lorsque leur capacité à voler a été supprimée. Ces résultats confirment donc la prédiction théorique affirmant que des conditions non-optimales affectent la sélectivité des femelles (Jennions & Petrie 1997) et que les préférences pour les stimuli à haute valeur attractive sont altérées (Milinski & Bakker 1992 ; Qvarnström 2001 ; Wong & Jennions 2003 ; Cotton et al. 2006a). Dans la deuxième expérience, le traitement a eu un impact supérieur sur le choix des femelles, puisque les femelles N- n'ont plus montré de préférences pour les chants attractifs.

On ne peut à priori pas définir si la modification du choix des femelles est due à une baisse de sélectivité ou à une disparition des préférences, puisque le groupe avec la nourriture faiblement diversifiée ne montre pas de différence significative dans le taux de réponses produites pour les deux types de stimuli. En fait, même si les résultats observables de ces deux processus (absence de préférences, absence de sélectivité) sont similaires, en revanche, leurs mécanismes diffèrent largement. Dans le premier cas, où la sélectivité est amoindrie, les femelles décèleraient que leur condition physique ne leur permet pas de dépenser de l'énergie en risquant de se faire refuser par des mâles, même si elles ne les jugent pas de bonne qualité. Dans le second cas, celui de l'absence de préférences, les femelles, même si elles sont prêtes à investir dans la sélection des meilleurs mâles, ne tireraient pas d'avantage à les choisir.

Cependant, nous pouvons souligner le fait que, dans la première expérience, la différence de condition des femelles (mesurée comme la différence de masse corporelle) n'est que transitoire. Dans la deuxième expérience, celle-ci s'accroît tout au long de la période de test. Il semblerait donc logique qu'un processus identique à celui observé lors de l'expérience 1 soit accentué dans l'expérience 2. La sélectivité des femelles serait ainsi abaissée jusqu'à ce que les préférences soient indécélables.

Récemment, une étude a néanmoins montré que les femelles de diamants mandarins de mauvaise qualité préfèrent les chants de mâles de mauvaise qualité quand elles doivent choisir un partenaire (Hoelveck & Riebel 2010). Une différence majeure entre cette étude et les nôtres existe cependant. Alors que les oiseaux de cette étude ont été élevés dans des conditions contraignantes dès leur éclosion, nous n'avons réduit la qualité de la nourriture de nos oiseaux que quatre semaines avant le début de nos tests de playbacks. Ainsi, Hoelveck & Riebel (2010) ont testé les effets des conditions de développement des femelles tandis que nous n'avons testé qu'un effet transitoire de la modification de leur condition.

Nos protocoles ne permettent pas de décider si la plus faible sélectivité observée est la conséquence d'un processus cognitif plutôt que d'un effet physiologique plus direct. Cependant, plusieurs arguments laissent à penser qu'il s'agit d'un processus cognitif. 1) Le nombre total de PSA reste constant quelle que soit la condition. Ce constat laisse penser que l'énergie allouée à la prise de PSA reste inchangée, et donc, que l'état physiologique de la femelle n'est pas profondément affecté. 2) Dans les études présentées dans ce chapitre, aucun coût supplémentaire évident n'est associé au choix des femelles, alors que, dans la majorité des études portant sur la variation du choix des femelles, le choix était associé à des coûts relatifs au déplacement (Slagsvold et al. 1988 ; Milinski & Bakker 1992 ; Wong & Jennions 2003) ou à la prédation (Johnson & Basolo 2003). 3) Le fait que les différences de condition physique ne soient que très marginales entre les deux groupes, et qu'elles ne s'expriment que sur une période restreinte de l'expérience révèle qu'il est très probable que le choix des femelles, supposé coûteux, ne soit pas uniquement limité par une incapacité à en payer le prix. Lors de l'expérience 1, le volume de la

cage n'est pas assez important pour que l'incapacité de voler représente un coût réel, et, lors de l'expérience 2, les différences de poids entre les deux groupes n'apparaissent que le jour où l'expérience s'est achevée. D'autres raisons que les limites énergétiques doivent être imaginées pour comprendre les baisses de sélectivité des deux groupes. 4) Des études précédentes ont clairement mis en évidence le fait que les femelles de canaris domestiques peuvent évaluer leur propre statut au sein d'un groupe (Parisot 2004). 5) Le scan effectué sur les oiseaux en volière lors de la première expérience a révélé que les activités des deux groupes différaient significativement. Le groupe CE passait moins de temps à se nourrir et à se toiletter et plus de temps immobile que le groupe CC. Cette observation confirme donc le fait que les deux groupes ont une perception différente de leurs conditions respectives.

Une auto-évaluation de la condition physique (Burley & Foster 2006) de la femelle par une réévaluation de sa propre qualité est donc probable. Lors de l'expérience 1, nous suggérons que c'est pendant la période de volière que s'opère cette auto-évaluation. En effet, les oiseaux en CE, incapables de voler et d'atteindre les perchoirs hauts et les mangeoires hautes ont pu se comparer aux oiseaux en CC, qui n'avaient aucun mal à atteindre ces objectifs. Le brassage de ces deux groupes en volière pourrait donc avoir eu un effet sur l'auto-évaluation des femelles du groupe CE. Cependant, il n'est pas prouvé que ces oiseaux aient eu besoin de se trouver en contact avec le groupe CC pour évaluer leur condition. Si l'auto-évaluation de leur propre condition se fait de façon absolue, et non relative, alors la proximité des deux groupes en volière n'est pas nécessaire à leur auto-évaluation. De plus, dans l'expérience 2, les femelles de N- peuvent difficilement comparer leur condition avec celle de l'autre groupe car aucune activité du N+ ne leur est interdite. L'auto-évaluation observée dans cette expérience semble donc absolue et ne nécessite pas une comparaison avec les autres femelles. Néanmoins, il est probable que ces deux processus ne s'excluent pas mutuellement. Une auto-évaluation de sa propre qualité peut s'effectuer de façon absolue, mais peut être renforcée par la comparaison avec des congénères. Dans ce cas, il est possible que des facteurs sociaux entrent en jeu et viennent renforcer l'appréciation que les individus ont de leur propre qualité.

## **Chapitre II : L'influence du contexte dans le choix de partenaire**

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié l'influence de la condition des femelles sur le choix de leur partenaire. En nous basant sur deux expériences distinctes, nous avons démontré que la condition influençait la sélectivité des femelles de canaris domestiques pour certains types de chants de mâles.

Dans ce second chapitre, nous nous intéressons à l'importance de facteurs externes sur les réponses sexuelles et sur la sélectivité des femelles de canaris vis-à-vis de ces deux mêmes chants. La distinction entre les facteurs internes et les facteurs externes est justifiée par les revues de questions déjà publiées. Celles-ci insistent sur le fait que, même si les résultats de ces deux types de facteurs peuvent sembler identiques, les mécanismes cognitifs mis en jeu sont néanmoins largement opposés (Widemo 1999 ; Cotton et al. 2006a). Dans le premier cas, les femelles en mauvaise condition physique deviennent moins sélectives car elles n'allouent pas la même quantité d'énergie dans le choix du partenaire que les femelles en bonne condition. Dans le second cas, le contexte fait varier le rapport coût / bénéfice de la sélectivité. Les femelles peuvent donc adapter leurs réponses pour optimiser ce rapport.

Dans le premier chapitre, nous avons insisté sur le fait que l'investissement dans le choix du partenaire n'était pas équivalent selon la condition dans laquelle se trouvait la femelle. Au contraire, dans ce nouveau chapitre, nous ne considérons pas les différences inter-individuelles entre les femelles, mais nous supposons que les femelles se trouvent dans des conditions similaires. Nous considérons que les variations des choix liées au contexte sont appréhendées de la même façon par toutes les femelles. Jennions & Petrie (1997) ont classé les facteurs externes en deux grands groupes : les facteurs environnementaux et les facteurs sociaux.

## **I/ Les facteurs environnementaux**

### **L'énergie liée à la recherche des partenaires**

Les facteurs environnementaux interviennent en premier lieu lors de la recherche des partenaires. La qualité de l'habitat (la disponibilité en sites de nidification, en nourriture, les contraintes physiques, etc.) est un facteur essentiel ayant un impact sur l'échantillonnage des partenaires sexuels potentiels. La capacité de l'habitat à fournir un territoire propice mène à une augmentation ou à une diminution des coûts de l'échantillonnage des partenaires potentiels. Il est d'ailleurs reconnu que l'environnement physique d'un milieu influençait la sélectivité des femelles. Milinski & Bakker (1992) ont pu montrer que les femelles d'épinoches *Gasterosteus aculeatus* acceptaient plus rapidement comme partenaires les mâles aux colorations ternes quand elles devaient nager contre un courant. De même, les mâles de l'athérine papillon *Pseudomugil signifer* sont moins sélectifs en eaux courantes qu'en eaux stagnantes (Wong & Jennions 2003). Chez les oiseaux, la température nocturne a également un effet sur le temps consacré à la recherche du partenaire chez les mâles (Reid 1987) et les femelles (Slagsvold et al. 1988). En effet, suite à des nuits fraîches, les oiseaux perdent un pourcentage de leur masse corporelle plus important qu'après les nuits douces. Ils compensent en allouant davantage de temps à la recherche de nourriture et donc, moins de temps à la recherche de partenaires. Enfin, la distance qui sépare un individu de ses partenaires potentiels est une cause de l'altération de la sélectivité (Alatalo et al. 1988 ; Booksmythe et al. 2008), puisqu'elle augmente l'énergie que la femelle doit investir pour échantillonner les mâles.

### **L'effet de l'environnement sur la détection des signaux physiques**

L'effet de l'environnement sur le choix du partenaire peut également intervenir sans influencer les coûts de l'échantillonnage. En effet, certains signaux peuvent être altérés par l'environnement physique. Par exemple, des Caractères Sexuels Secondaires (CSS) visuels peuvent être masqués dans les milieux turbides ou dans certaines conditions de luminosité

(Milinski & Bakker 1990). De même, la valeur d'un CSS visuel peut être accentuée par l'effet contrasté qu'il produit sur la couleur de fond. Par exemple, chez le canari domestique, les femelles s'apparient préférentiellement avec des mâles dont la couleur du plumage contraste nettement avec celle de l'environnement (Heindl & Winkler 2003).

Les signaux acoustiques sont particulièrement sensibles à cette altération. Chez les rainettes arboricoles *Hyla cinerea*, les chorus limitent la possibilité de discrimination des femelles, car celles-ci ne distinguent que les chants émis à un niveau acoustique supérieur au fond sonore provoqué par le chorus des mâles (Gerhardt & Klump 1987). Ces résultats indiquent que le choix du partenaire par les femelles de ces grenouilles est fortement biaisé par le nombre de mâles présents sur le site de reproduction. Les récentes analyses sur la production vocale des mâles d'oiseaux chanteurs en présence d'un bruit de fond laissent penser que ce phénomène existe également chez les oiseaux. Les rossignols philomènes *Luscinia megarhynchos* augmentent le niveau sonore de leurs productions acoustiques lors de la diffusion de chants hétérospécifiques (Brumm & Todt 2004). Depuis, plusieurs études ont également montré une déviation de la fréquence d'émission en présence d'un important bruit de fond (Slabbekoorn & Peet 2003 ; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2009 ; Luther & Baptista 2009). Un glissement du chant vers une fréquence plus élevée lui permet de mieux se distinguer dans un bruit de fond (Luther & Baptista 2009). Il est donc fortement probable que la perception des caractéristiques des chants dans un environnement bruyant, comme les zones urbaines, soit favorisée par leur émission à haute fréquence plutôt qu'à basse fréquence.

### **Le risque de prédation**

Si elle est avantageuse pour l'attraction des femelles, l'expression des CSS contrastant avec le milieu a cependant un coût pour le mâle puisqu'elle augmente le risque de prédation (Rosenthal et al. 2001). Choisir un mâle exhibant de tels CSS peut donc également se révéler dangereux pour la femelle. Une stratégie de prudence peut donc se mettre en place lorsque le risque de prédation

est élevé. Chez le xipho *Xiphophorus helleri*, les femelles expriment des préférences marquées pour les mâles avec de longues épines sur la nageoire. En revanche, suite à la simulation d'une attaque de prédateur, cette préférence disparaît (Johnson & Basolo 2003). Cette observation en laboratoire est d'ailleurs confirmée en nature, à l'échelle des populations. Chez le poisson poeciliidae *Brachyrhaphis episcopi*, les mâles montrent des préférences pour les femelles non familières uniquement dans certaines conditions lumineuses. Ces conditions diffèrent cependant entre les populations issues de zones avec prédateurs et celles issues de zones sans prédateurs (Simcox et al. 2005). Ces deux études démontrent qu'en cas de risque accru de prédation, les individus de certaines espèces évitent des partenaires ou des comportements pouvant attirer des prédateurs. Le coût du choix peut donc contrebalancer les préférences « standards » des animaux à la recherche d'un partenaire. Enfin, chez le poisson siphonostome *Syngnathus typhle*, chez qui le rôle des sexes est inversé, les mâles, dont le choix se porte initialement sur les femelles de grande taille, ne montrent plus de préférences après un contact avec des prédateurs (Berglund 1993). Après une simulation de prédation, les individus de cette espèce ont un comportement de reproduction moins marqué : ils passent moins de temps à parader et copulent moins souvent. La diminution des activités sexuelles et du temps passé à évaluer les différents partenaires potentiels se traduit donc également par une moins grande sélectivité.

Néanmoins, un autre mécanisme peut entrer en jeu. Il s'agirait cette fois d'une baisse de sélectivité liée à l'investissement moindre des individus dans leurs choix. Ainsi, les individus peuvent, tout en conservant leurs préférences, abaisser leur seuil d'acceptation car leur attention est détournée du choix du partenaire (Hubbell & Johnson 1987 ; Crowley et al. 1991). Cette supposition est confirmée par des tests en laboratoire, puisque chez les gammarus *Gammarus duebeni*, les individus, mâles et femelles, se montrent moins actifs dans la recherche de partenaires après avoir été exposés à des odeurs de prédateurs. De plus, les rencontres entre individus de sexes différents sont alors significativement plus susceptibles d'aboutir à une copulation (Dunn et al. 2008). Cette dernière étude illustre le compromis qui se met en place entre la nécessité de ne pas se dévoiler aux prédateurs et celle de trouver un partenaire attractif.

## Les cycles saisonniers, les cycles de ponte, le rythme circadien

Enfin, les activités de recherche de partenaires et de reproduction sont fortement liées au facteur temporel. Chez les oiseaux de zones tempérées, l'activité sexuelle est connue pour suivre une rythmicité naturelle (Kroodsmas 2004). Une photopériode printanière provoque une augmentation de la taille des gonades et donc, une augmentation de la production d'hormones sexuelles (Kroodsmas 2004). Or, le taux de testostérone a un effet stimulant sur la croissance et l'activité du noyau HVC (Nottebohm 1981). Il en résulte un pic de production de chants au début de la période de reproduction (Catchpole 1973 ; Slagsvold 1977), qui correspond à la période pendant laquelle les mâles établissent leurs territoires et courtisent les femelles. Il est suivi quelques mois plus tard par un déclin à l'approche de l'automne (Catchpole 1973 ; Krebs et al. 1981 ; Hanski & Laurila 1993 ; Nemeth 1996 ; Gil et al. 1999). De plus, des variations plus rapides sont observables. Par exemple, le taux de production vocale des mâles décroît pendant la période de fertilité des femelles (Foote et al. 2008) et pendant le nourrissage des jeunes (Pärt 1991 ; Staicer et al. 1996 ; Amrhein et al. 2004).

Comme les périodes de motivation sexuelle des mâles et des femelles sont censées coïncider, il est fortement probable que nous trouvions des résultats similaires en ce qui concerne le taux de réponses, le choix et la sélectivité des femelles. Cependant, les études démontrant de tels résultats sont rares, probablement du fait de la difficulté d'observer les comportements sexuels des femelles sur le terrain. Néanmoins, une étude réalisée sur la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica* a pu montrer que les femelles de cette espèce sont plus réceptives aux comportements de cour des mâles à la fin de l'après-midi, ce qui correspond, chez elles, à un pic hormonal d'œstradiol et de progestérone (Delville et al. 1986). Dalziell & Cockburn (2008) ont montré que les femelles de mérions superbes *Malurus cyaneus* n'acceptaient les copulations extra-couples qu'avant le lever du soleil, marquant donc elles-aussi un cycle circadien dans leurs réponses. Poesel et al. (2006) a quant-à-lui pu montrer que les mâles de mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* les plus matinaux augmentaient leur succès reproducteur. Chez les canaris domestiques,

Amy et al. (2008) a pu démontrer que les femelles présentent un pic de réponses sexuelles entre les jours J-3 et J+2 (le jour J0 correspondant à la date de ponte du premier œuf). Pendant ce pic de réponses, les femelles n'ont été sélectives vis-à-vis du statut social du mâle que pendant le jour J-3 et, à plus forte raison, pendant le jour J-1. Ces études nous permettent de confirmer que la sélectivité des femelles, ainsi que leur taux de réponses et leur choix, connaissent des variations temporelles.

A l'échelle de la saison de reproduction, il a été montré que les femelles de gobe-mouches noirs *Ficedula hypoleuca* investissent davantage dans la taille de leur nichée au début de la saison de reproduction. A contrario, elles investissent plus dans le choix du partenaire sexuel lors des pontes tardives. L'étude de Qvarnström et al. (2000) a démontré que le succès reproducteur des femelles ayant été fécondées par des mâles attractifs est plus important que celui des femelles ayant été fécondées par des mâles moins attractifs, mais uniquement à la fin de la période de reproduction. Ainsi, chez cette espèce, la plasticité du choix du partenaire est expliquée par le bénéfice variable que les femelles peuvent obtenir de leur sélectivité au cours de la saison de reproduction.

## **II/ Les facteurs sociaux**

Hormis les facteurs environnementaux, d'autres facteurs interviennent dans la variation du choix du partenaire. La densité de population, le sex-ratio, le système d'appariement, le taux de polygamie dans les populations, et l'agressivité entre les individus correspondent à des facteurs sociaux.

### **Les interactions entre mâles**

Lors des premières études sur la sélection sexuelle, il a été suggéré que le résultat des compétitions entre les mâles déterminait l'accès aux femelles (Darwin 1971), le rôle de la femelle ayant été relayé au second plan. Les modèles issus de ces études montrent que les mâles qui

remportent l'interaction s'approprient la ressource limitante pour la reproduction, c'est-à-dire la femelle (voir p. 46). Il est aujourd'hui reconnu que cette prépondérance de l'action du mâle sur le résultat de la sélection sexuelle a été originellement largement surévaluée, et il est admis que dans une majorité d'espèces, les femelles jouent un rôle au moins égal à celui des mâles (Andersson 1994).

Néanmoins, même dans de telles espèces, les interactions entre mâles peuvent diriger les choix des femelles, ces dernières pouvant utiliser les informations contenues dans les conflits pour comparer les rivaux (Doutrelant & McGregor 2000). Chez les oiseaux chanteurs par exemple, le recouvrement du chant du rival a souvent été décrit comme un signal de forte motivation/agressivité (Dabelsteen et al. 1997 ; Naguib 1999 ; Vehrencamp et al. 2007). Par ailleurs, il a été montré que les femelles de mésanges charbonnières *Parus major* étaient plus susceptibles de visiter le territoire de mâles qui recouvraient le chant de leurs rivaux que le territoire de ceux dont le chant avait été recouvert (Otter et al. 1999). De façon similaire, chez les canaris domestiques, lorsque deux chants possèdent un pouvoir attractif similaire, les femelles produisent plus de Postures de Sollicitation à l'Accouplement à l'écoute de ceux qu'elles ont entendu recouvrir un autre chant que pour ceux qu'elles ont entendu avoir été recouverts (Amy et al. 2008).

Cependant, le phénomène inverse peut parfois être mis en évidence, lorsque les femelles assistent à des interactions physiques directes entre les mâles. En effet, chez la caille japonaise (Ophir & Galef 2003 ; Ophir et al. 2005) et les canaris domestiques (Amy et al. 2008), les femelles ont tendance à éviter les mâles les plus agressifs lors des conflits physiques. Cette dernière information souligne que la victoire lors d'interactions conflictuelles entre mâles ne détermine pas systématiquement un accès privilégié aux femelles. Elles confirment néanmoins que ces dernières sont capables d'utiliser les informations contenues dans l'établissement des rapports de dominance pour choisir leur partenaire.

## La copie du choix du partenaire

D'autres relations d'ordre intra-sexuel peuvent avoir lieu lors de l'appariement. Des femelles peuvent être influencées par le choix des autres femelles et ainsi copier leurs décisions. Un premier type de relation entre les femelles a un effet indirect sur le choix du partenaire (Galef & White 2000). C'est le cas si des affinités entre des individus du même sexe se créent. Par exemple, chez les anolis dorés *Anolis auratus*, les individus s'associent en paires, indépendamment du sexe du partenaire et se déplacent ensemble (Keister 1979). Or, si une femelle A suit une femelle B, alors, lors de la période d'appariement, la femelle A se trouvera sur le territoire du même mâle que la femelle B, alors même qu'elle ne l'aurait pas choisi en l'absence de sa partenaire. Ses chances de s'accoupler avec ce même mâle seront donc augmentées, même si elle aurait pu choisir un autre mâle de façon indépendante de la femelle B (Galef & White 2000). Mais les effets sur le choix de partenaire peuvent également être directs, si « la probabilité du choix d'un mâle par une femelle dépend du fait que ce mâle se soit déjà accouplé ou ait déjà été évité » (Pruett-Jones 1992). Les preuves de l'impact de tels facteurs sociaux ont déjà été apportées chez de nombreuses espèces comme le guppy *Poecilia reticulata* (Dugatkin & Godin 1992), le tétras lyre *Tetrao tetrix*, (Hoglund et al. 1990, 1995), la caille japonaise (Galef and White, 1998) ou le rat *Rattus norvegicus* (Galef et al. 2008).

Loin d'être anecdotique, cette méthode de choix du partenaire a une réelle valeur adaptative. La copie du choix du partenaire diminue l'investissement dans le choix du partenaire (réduction du temps passé à l'évaluation des mâles – Losey et al. 1986). Ensuite, imiter les individus de même sexe dans le choix du partenaire limite le risque de choisir des mâles non attractifs. Si de nombreuses femelles s'accouplent avec un même mâle, c'est que celui-ci possède des caractéristiques attractives. Ainsi, il devient bénéfique de soi-même s'accoupler avec ce dernier pour transmettre ces caractères à sa descendance masculine (Bikchandani et al. 1992).

## La compétition entre femelles

La compétition entre les femelles est également un point essentiel déterminant le choix du partenaire. La sélection intra-sexuelle s'exprime particulièrement lorsque le sex-ratio opérationnel est biaisé en faveur des femelles (Owens et al. 1994 ; Forsgren et al. 2004) ou si la différence de qualité entre les mâles est très importante (Jennions & Petrie 1997). Chez le paon *Pavo cristatus*, les femelles dominantes monopolisent les meilleurs mâles en s'engageant avec eux dans de nombreuses parades (Petrie et al. 1992). Plus généralement chez les oiseaux, les agressions entre femelles semblent être fréquentes (Slagsvold et al. 1992 ; Karvonen et al. 2000) et jouent un rôle important dans le maintien de la monogamie (Slagsvold & Lifjeld 1994).

Dans ces cas, où les deux sexes procèdent à une sélection intra-sexuelle, les femelles les plus compétitives s'approprient alors les meilleurs mâles et inversement. On assiste donc à un appariement assorti (Enders 1995 ; Parisot 2004 ; Galis & VanAlphen 2000 ; Castro & Toro 2006 ; Holveck & Riebel 2010). Comme le suggère Holveck & Riebel (2010), l'anticipation du résultat de l'appariement assorti peut encourager les femelles non compétitives ayant évalué leur propre condition à orienter leur choix sexuel vers les mâles de moins bonne qualité, de façon à limiter les coûts liés à la compétition intra-sexuelle, ou, du moins, à accepter des mâles non optimaux.

# **Première expérimentation : les variations cycliques des réponses sexuelles des femelles de canaris domestiques**

Un des contextes pouvant influencer les réponses des femelles est la temporalité de ce choix. Dans la première expérience de ce chapitre, les cycles de réponses sexuelles des femelles de canaris domestiques sont étudiés. Trois cycles sont testés. Le rythme circadien décrit la variabilité des réponses observées au cours d'une journée. Pour observer l'impact du cycle de ponte, nous observons les réponses des femelles dans les jours précédant et suivant la ponte du premier œuf. Enfin, nous nous intéressons aux variations des réponses entre les cycles de ponte des femelles. Leur taux de réponses, leur choix pour des chants de mâles et leur sélectivité (voir p. 80) sont évalués en utilisant les Postures de Sollicitation à l'Accouplement (PSA), qui sont les réponses sexuelles des femelles de canaris aux parades des mâles. Deux types de chants sont diffusés : un chant hautement réactogène (c'est-à-dire qui provoque un nombre important de réponses sexuelles de la part des femelles) contenant une phrase A16, et un chant faiblement réactogène contenant une phrase A8 (voir p. 72).

Vingt femelles de canari domestique répondant aux mêmes critères que dans les expériences précédentes (voir p. 71) ont été utilisées. Les conditions générales de maintenance avant et pendant l'expérimentation ainsi que les types de chants diffusés sont les mêmes que ceux décrits dans la méthodologie du chapitre précédent (voir p. 71).

## **I/ Matériel et méthodes**

### **Protocole expérimental**

Pendant les diffusions, les deux types de chants (A16 et A8) sont diffusés en laissant entre eux une période de deux minutes de silence (voir p. 78). Deux séries de diffusions par jour sont réalisées, pour une durée de 64 jours consécutifs. Nous avons apporté une attention particulière au

fait que les horaires de diffusion changent tous les jours. Par exemple, si nous testons les oiseaux à 6 h du matin et 15 h un jour, nous les testons à des horaires différents le lendemain, jusqu'à ce que tous les créneaux horaires soient pris en compte. Comme la durée de la photopériode est de 16 heures et que nous couvrons deux créneaux horaires par jour, il faut compter huit jours pour que tous les horaires entre 6 h (horaire d'allumage des lumières) et 22 h (horaire d'extinction des lumières) soient couverts. Pour augmenter le nombre de réponses dans chacun des créneaux horaires, nous avons mené ce test sur une durée de 64 jours consécutifs. Chaque créneau horaire a par conséquent été testé huit fois.

### **Test de choix des femelles**

La collecte des données se fait de façon employée à celle utilisée lors des expériences du premier chapitre (voir p. 78). Nous comptons le nombre de PSA en réponse aux deux types de chants diffusés.

### **Analyse des résultats**

Le but de cette expérience est d'observer les rythmes biologiques des réponses sexuelles des femelles. Nous étudions ainsi leur motivation sexuelle, leur choix et leur sélectivité (voir p. 80) en fonction des différents cycles pouvant influencer les réponses : cycle circadien, variation dans un cycle de ponte et variation entre plusieurs cycles de ponte consécutifs.

#### *Rythme circadien et réponses sexuelles des femelles*

Pour étudier le rythme circadien des réponses sexuelles des femelles, nous avons divisé les journées en quatre parties égales : le début de matinée (DM – de 6 h à 10 h), la fin de matinée (FM – de 10 h à 14 h), l'après-midi (AM – de 14 h à 18 h), et le soir (S – de 18 h à 22 h).

Nous avons étudié trois composantes de la réponse sexuelle des femelles. Dans un premier temps, nous avons observé les variations de la motivation sexuelle des femelles (nombre de PSA).

Pour cela, nous avons compté pour chaque femelle, le nombre de PSA produites dans chacun des créneaux horaires. Ensuite, nous avons regardé, pour chaque créneau horaire, le choix des femelles pour un des deux types de chants présentés. Enfin, nous avons testé la sélectivité des femelles en calculant pour chaque horaire leur *PAI6* (voir p. 80 ).

#### *Variations dans un cycle de ponte*

Après avoir étudié les variations quotidiennes des réponses sexuelles des femelles, nous nous sommes intéressés à la variation dans un même cycle de ponte. Les femelles produisent en général des PSA du jour J-6 au jour J+2 (le jour J0 étant le jour de la ponte du premier œuf). Nous avons également observé la variation du taux de réponses, du choix et de la sélectivité au sein d'un même cycle de ponte.

#### *Variations entre les cycles de ponte*

Enfin, nous avons regardé la variation du taux de réponses des femelles et de leur sélectivité au cours de leurs cycles de ponte successifs. Un cycle de ponte débute à partir du moment où la femelle commence à prendre des PSA (ou à partir de la ponte du premier œuf, si celle-ci ne produit aucune PSA), et se termine à la ponte du dernier œuf. Si la femelle ne pond plus d'œuf pendant deux jours consécutifs, nous retirons son nid pendant deux jours. Le troisième jour, nous lui réinstallons son nid ainsi que de la charpie. Elle initie alors un nouveau cycle de ponte.

Nous regardons ensuite la motivation sexuelle des femelles, leur choix lors de chacun de leurs cycles de ponte, et leur sélectivité lors de ces différents cycles. Nous nous sommes limités à l'étude des trois premiers cycles de ponte car trop peu de femelles en ont produit davantage (15 femelles ont produit au moins trois cycles, 10 femelles au moins quatre et 3 femelles au moins cinq).

### Analyses statistiques

Pour comparer la motivation sexuelle et la sélectivité des femelles entre les différentes périodes, nous utilisons une ANOVA à mesures répétées, suivie du test post-hoc de Student-Newman-Keuls pour les comparaisons multiples. Si la répartition des PSA ou des PA16 ne suit pas une distribution normale, nous utilisons à la place une ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement. Pour observer, à l'intérieur de chaque type de cycle, le choix des femelles, nous utilisons le test de Student apparié (remplacé par le test des signes de Wilcoxon sur les rangs de classement si la répartition des réponses ne suit pas une distribution normale).

## II/ Résultats de la première expérimentation

### Impact de l'horaire sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles

A la fin de la période de 64 jours de test, il n'y a aucune différence significative dans le nombre total de PSA prises par les femelles dans chacun des créneaux horaires (ANOVA à

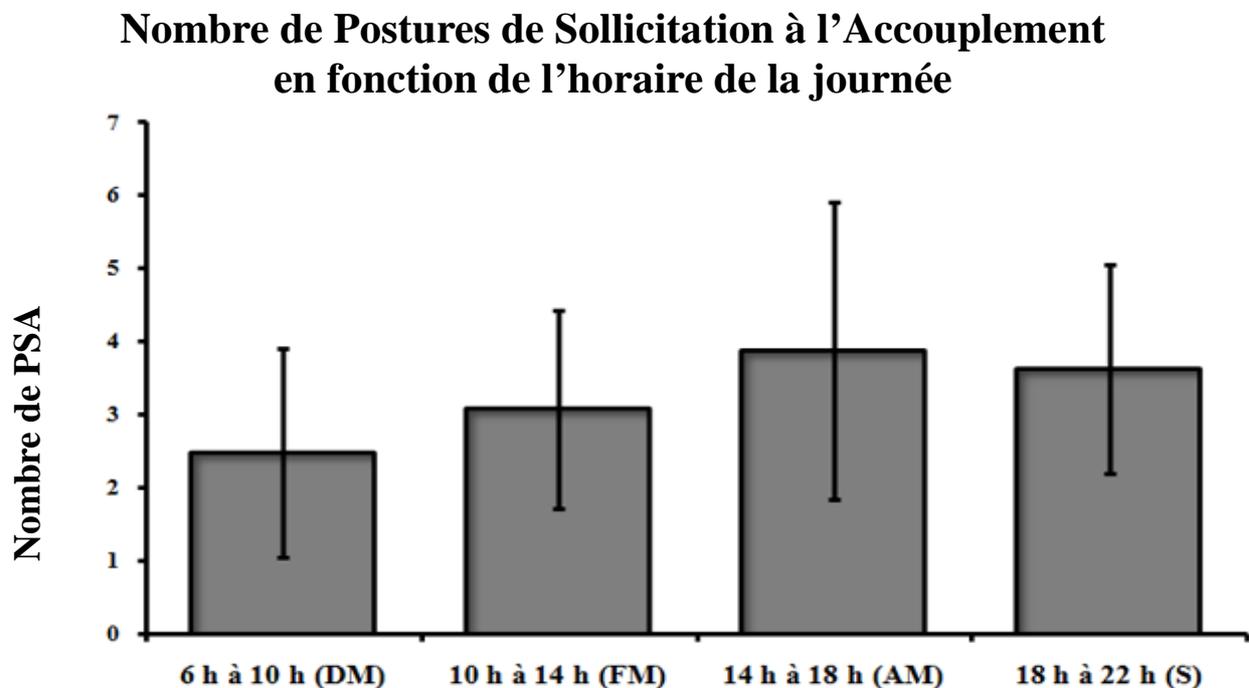


Figure 3.1 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises par les femelles en fonction de l'horaire de la journée ( $P = \text{Non Significatif}$ ).

mesures répétées sur les rangs de classement :  $\chi^2 = 5,35$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,15$  ;  $PSA_{DM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,48 \pm 1,42$  ;  $PSA_{FM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $3,08 \pm 1,36$  ;  $PSA_{AM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $3,88 \pm 2,04$  ;  $PSA_S$  (moy  $\pm$  ES) =  $3,63 \pm 1,43$  – Fig. 3.1). Les femelles prennent un nombre de PSA similaire quel que soit l'horaire de la journée.

Au cours de la journée, les femelles ont produit plus de PSA pour les chants avec une phrase A16 que pour les chants avec phrase A8 en début de matinée (test de Wilcoxon sur les rangs de classement :  $W = -77$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,005$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,58 \pm 0,81$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,90 \pm 0,62$  – Fig. 3.2a), en fin de matinée ( $W = -120$  ;  $N = 20$  ;  $P < 0,001$  ;

### Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement pour chacun des types de chant en fonction de l'horaire de la journée

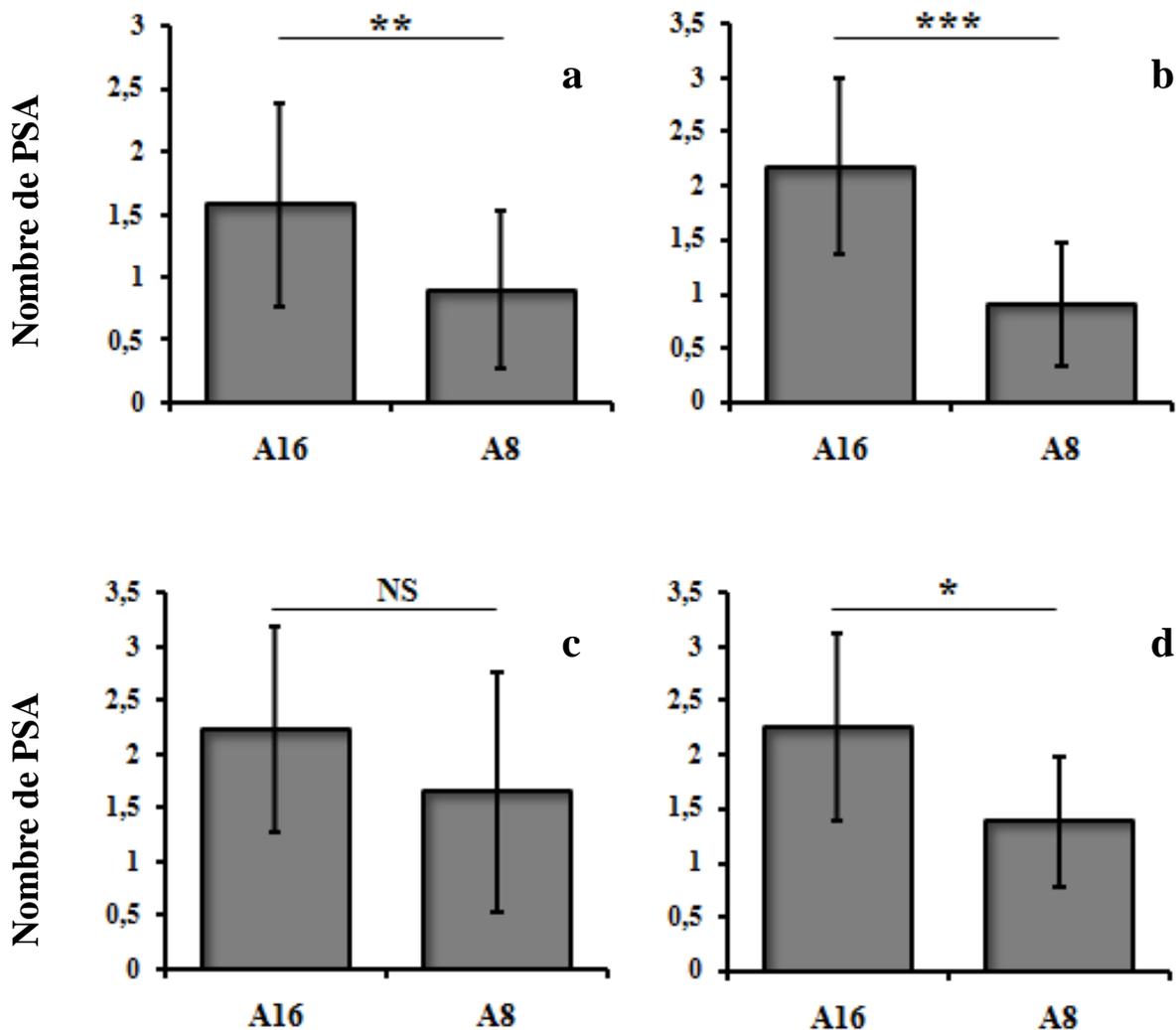


Figure 3.2 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) produites par les femelles pour chacun des types de chant en fonction de l'horaire de la journée. a. de 6 h à 10 h. b. de 10 h à 14 h. c. de 14 h à 18 h. d. de 18 h à 22 h. NS : Non Significatif. \*  $P < 0,05$ . \*\*  $P < 0,01$ . \*\*\*  $P < 0,001$ .

$PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,18 \pm 0,81$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,90 \pm 0,57$  – Fig. 3.2b) et le soir ( $W = -59$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,016$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,25 \pm 0,86$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,38 \pm 0,60$  – Fig. 3.2d.), mais pas dans l'après-midi ( $W = -45$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,077$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,23 \pm 0,96$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,65 \pm 1,11$  – Fig. 3.2c).

La sélectivité des femelles a varié au cours de la journée (ANOVA à mesures répétées :  $F = 4,07$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,013$  ;  $PA16_{DM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,76 \pm 0,08$  ;  $PA16_{FM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,81 \pm 0,04$  ;  $PA16_{AM}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,65 \pm 0,08$  ;  $PA16_S$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,66 \pm 0,06$  – Fig. 3.3). Les tests post-hoc ne révèlent cependant de différences significatives qu'entre la fin de matinée et le début de l'après-midi (SNK :  $N = 20$  ;  $P < 0,05$ ). Les autres tests post-hoc n'atteignent pas le seuil de significativité.

### Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement pour les chants avec phrase A16 en fonction de l'heure de la journée

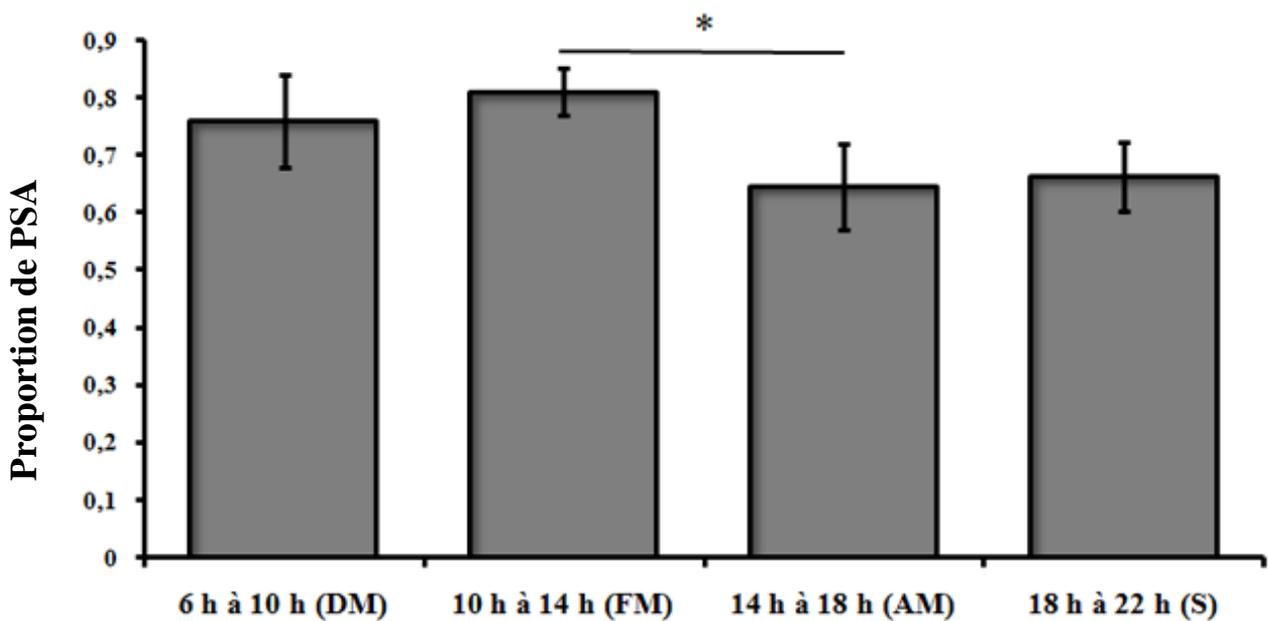


Figure 3.3 Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) prises à l'écoute des chants contenant une phrase A16, en fonction de l'horaire de la journée. \*  $P < 0,05$ .

## Evolution du nombre total de PSA au cours du cycle de ponte

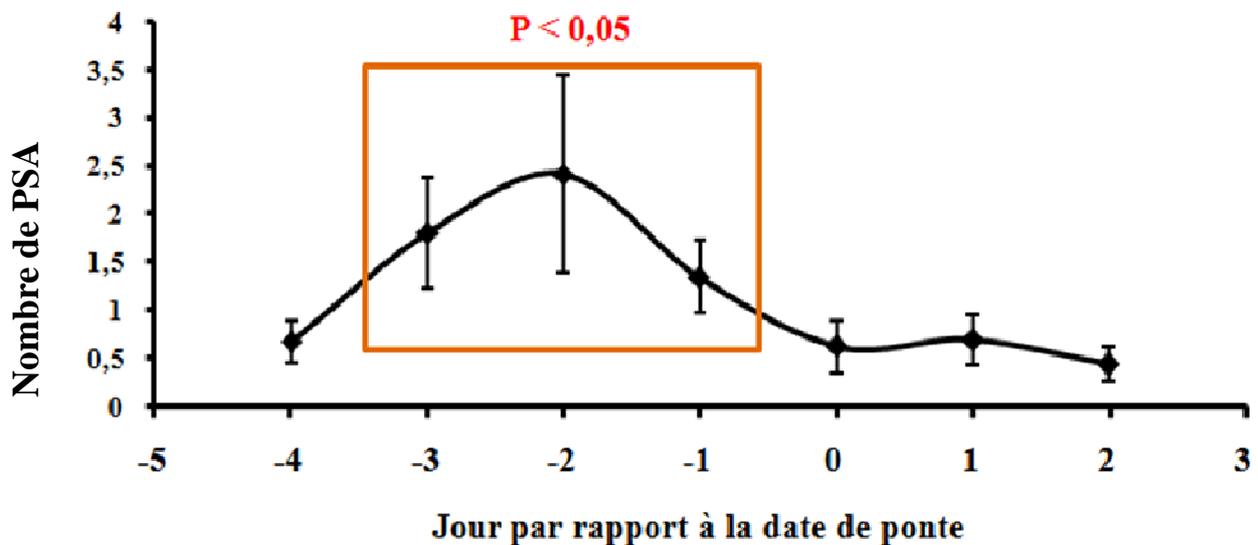


Figure 3.4 Evolution du nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises par les femelles en fonction du jour du cycle de ponte. Le rectangle rouge définit les jours pour lesquels le nombre de PSA a été significativement plus important que pour les autres jours.

### Impact du jour du cycle de ponte sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles

Au cours du cycle de ponte, les femelles ont montré de grandes variations dans la prise de PSA (ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement :  $\chi^2 = 52,92$  ;  $N = 20$  ;  $P < 0,001$ ). Les tests post-hoc de Student-Newman-Keuls ont par ailleurs permis d'isoler les jours -3 ; -2 et -1, jours pour lesquels les femelles produisent le plus de PSA (SNK :  $N = 20$  ;  $P < 0,05$  – Fig. 3.4). Le nombre maximal de PSA produites (le pic de réponses) est atteint deux jours avant la ponte du premier œuf. A cette date, le nombre moyen de PSA que prennent les femelles est de  $2,43 \pm 1,03$  (moy ± ES).

Au cours des cycles de ponte, les femelles ont produit plus de PSA pour les chants avec une phrase A16 que pour les chants avec une phrase A8 aux jours **J-3** ( $W = -52$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,042$  ;  $PSA_{A16}$  (moy ± ES) =  $1,15 \pm 0,36$  ;  $PSA_{A8}$  (moy ± ES) =  $0,65 \pm 0,24$ ), **J-2** ( $W = -55$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,002$  ;  $PSA_{A16}$  (moy ± ES) =  $1,60 \pm 0,58$  ;  $PSA_{A8}$  (moy ± ES) =  $0,83 \pm 0,48$ ), **J-1**

( $W = -67$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,005$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,00 \pm 0,25$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,35 \pm 0,18$ ) et **J+1** ( $W = -25$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,031$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,53 \pm 0,20$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,18 \pm 0,08$ ). En revanche, aucune préférence n'est décelée pour les jours **J-4** ( $W = -10$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,47$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,23 \pm 0,13$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,25 \pm 0,18$ ), **J0** ( $W = -11$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,38$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,43 \pm 0,21$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,20 \pm 0,13$ ), et **J+2** ( $W = -15$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,31$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,30 \pm 0,14$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,15 \pm 0,06$  – Fig. 3.5).

La courbe représentant la variation de la sélectivité au cours du cycle de ponte a la même allure que celle représentant le nombre de PSA. Cependant, il est plus difficile de mettre en évidence des résultats significatifs dans la sélectivité du fait du mode de calcul du *PAI6*. Chaque jour sans réponse correspond donc à une donnée manquante pour le calcul de la sélectivité. L'ANOVA à mesures répétées indique cependant une hétérogénéité dans la sélectivité des femelles au cours de leur cycle de ponte (ANOVA à mesures répétées :  $F = 5,10$  ;  $N = 20$  ;  $P < 0,001$  – Fig. 3.6). Le test post-hoc avec la méthode de Student-Newman-Keuls ne décèle

### Evolution du nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement par type de chant au cours du cycle de ponte

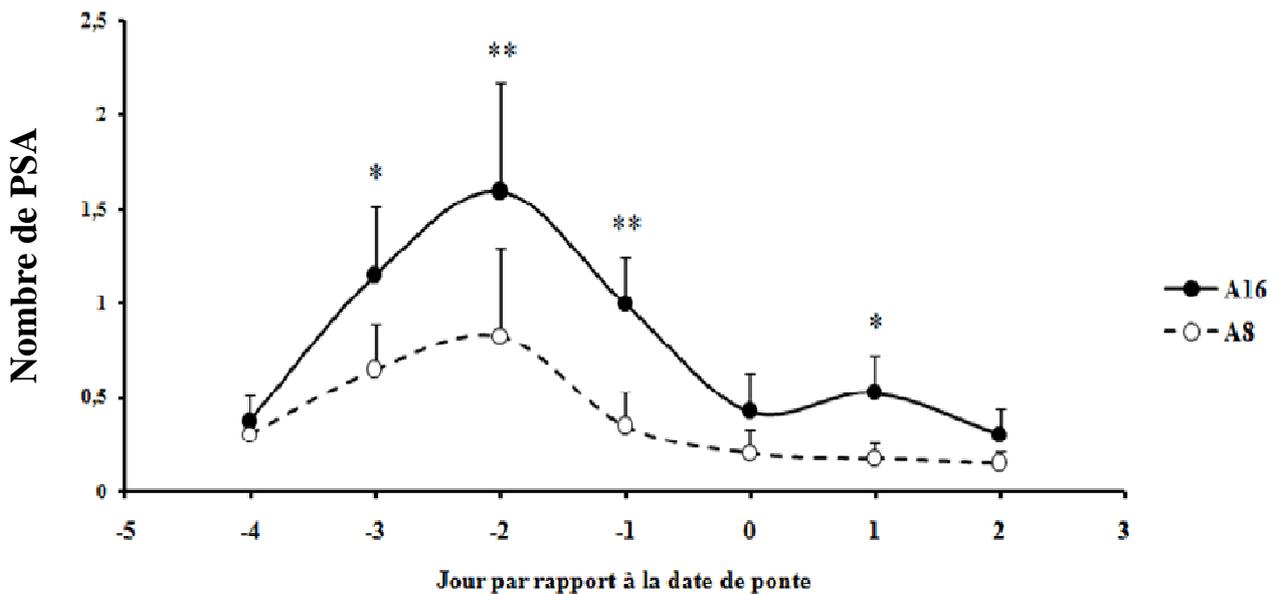


Figure 3.5 Evolution du nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) prises par les femelles au cours du cycle de ponte, pour chaque type de chant. \*  $P < 0,05$ . \*\*  $P < 0,01$ .

### Evolution de la proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises pour les chants avec phrase A16 au cours du cycle de ponte

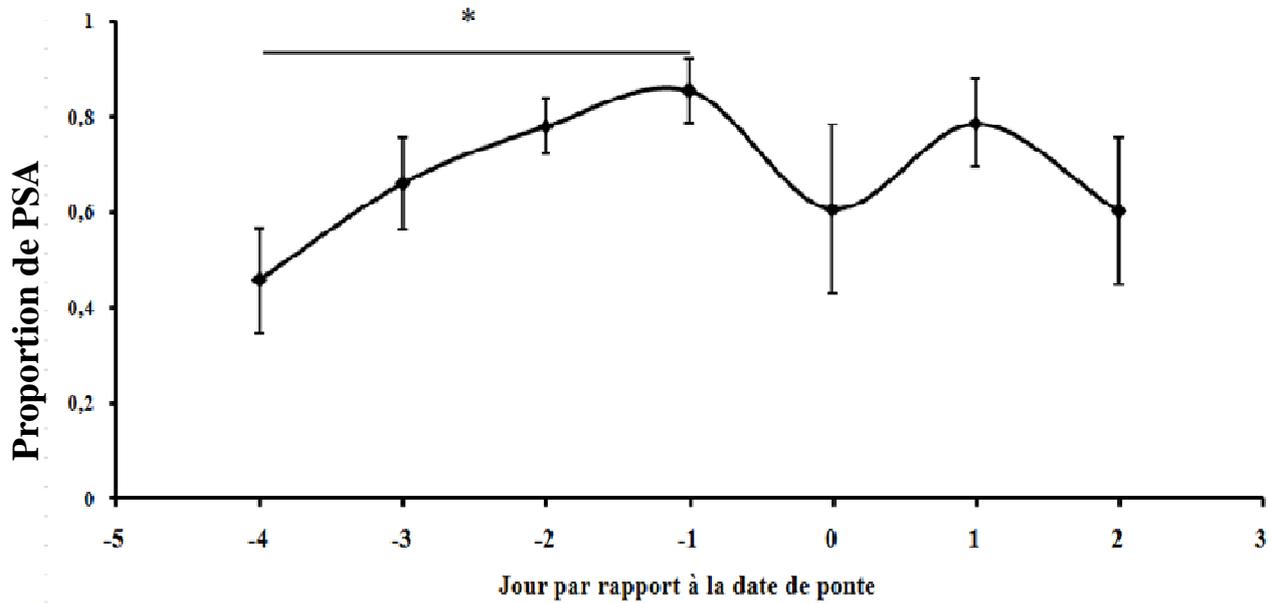


Figure 3.6 Evolution de la proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises pour les chants contenant une phrase A16, au cours du cycle de ponte. \*  $P < 0,05$ .

### Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises en fonction du cycle de ponte

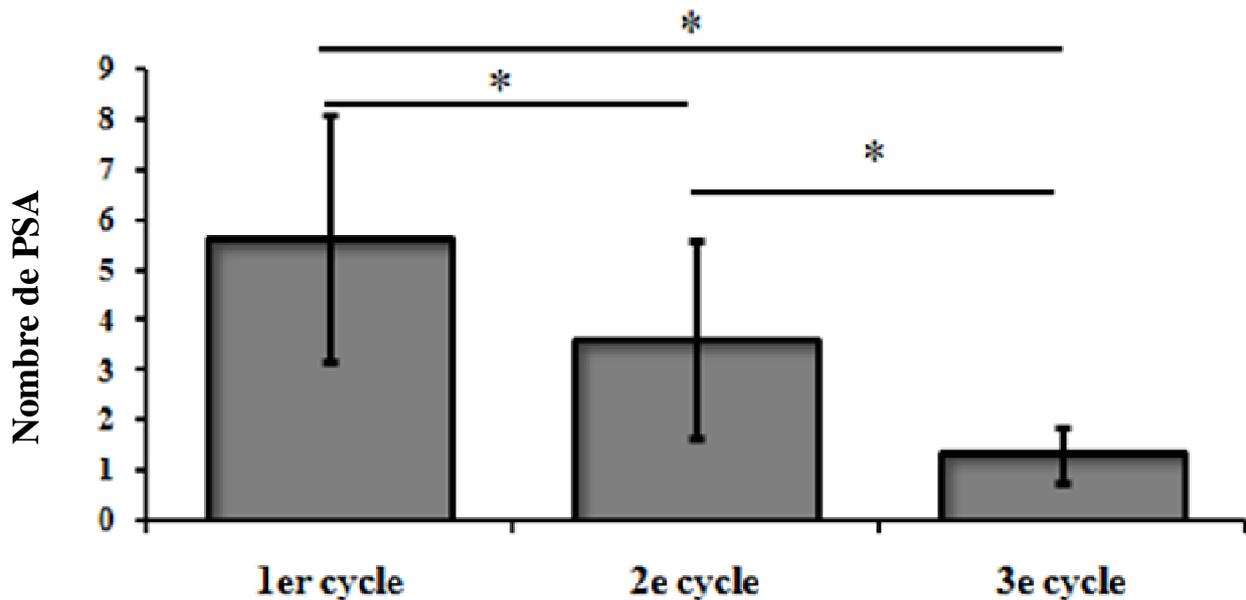


Figure 3.7 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) en fonction du cycle de ponte des femelles. \*  $P < 0,05$ .

cependant que des différences significatives entre le jour **J-4** et **J-1**. La sélectivité maximale est atteinte le jour précédant la ponte du premier œuf :  $PAI6$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,86 \pm 0,07$  alors que la sélectivité minimale s'observe quatre jours avant la ponte du premier œuf :  $PAI6$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,46 \pm 0,11$ .

*Impact du cycle de ponte sur le nombre de réponses, le choix et la sélectivité des femelles*

L'ordre du cycle de ponte joue également un rôle dans la motivation des femelles (ANOVA à mesures répétées,  $F = 31,2$   $N = 20$  ;  $P < 0,001$  ;  $PSA_{C1}$  (moy  $\pm$  ES) =  $5,63 \pm 2,45$  ;  $PSA_{C2}$  (moy  $\pm$  ES) =  $3,61 \pm 1,96$  ;  $PSA_{C3} = 1,33 \pm 0,56$  (moy  $\pm$  ES) – Fig. 3.7). Le test post-hoc de Student-Newman-Keuls révèle que les femelles produisent plus de PSA lors du premier cycle de ponte que lors du second cycle (SNK :  $P < 0,05$ ) et plus lors du second cycle que lors du troisième (SNK :  $P < 0,05$ ).

Nous avons pu mettre en évidence que les femelles choisissaient davantage les chants avec une phrase A16 que les chants avec une phrase A8 lors du premier cycle (test de Student apparié :  $t = 3,18$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,005$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $3,3 \pm 1,23$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,33 \pm 1,24$  – Fig. 3.8a) et lors du second cycle (test de Wilcoxon :  $W = -45$  ;  $N = 19$  ;  $P = 0,020$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $2,39 \pm 1,12$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,21 \pm 0,81$  – Fig. 3.8b), mais pas lors du troisième cycle (test de Wilcoxon ;  $W = -26$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,078$  ;  $PSA_{A16}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,97 \pm 1,38$  ;  $PSA_{A8}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,36 \pm 0,12$  – Fig. 3.8c).

En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences significatives dans la sélectivité des femelles entre les différents cycles de ponte (ANOVA à mesure répétées sur les rangs de classement :  $F = 0,60$  ;  $N = 20$  ;  $P = 0,56$  ;  $PAI6_{C1}$  (moy  $\pm$  ET) =  $0,73 \pm 0,22$  ;  $PAI6_{C2}$  (moy  $\pm$  ET) =  $0,69 \pm 0,29$  ;  $PAI6_{C3}$  (moy  $\pm$  ET) =  $0,65 \pm 0,32$  – Fig. 3.9).

## Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises pour chacun des types de chant en fonction du cycle de ponte

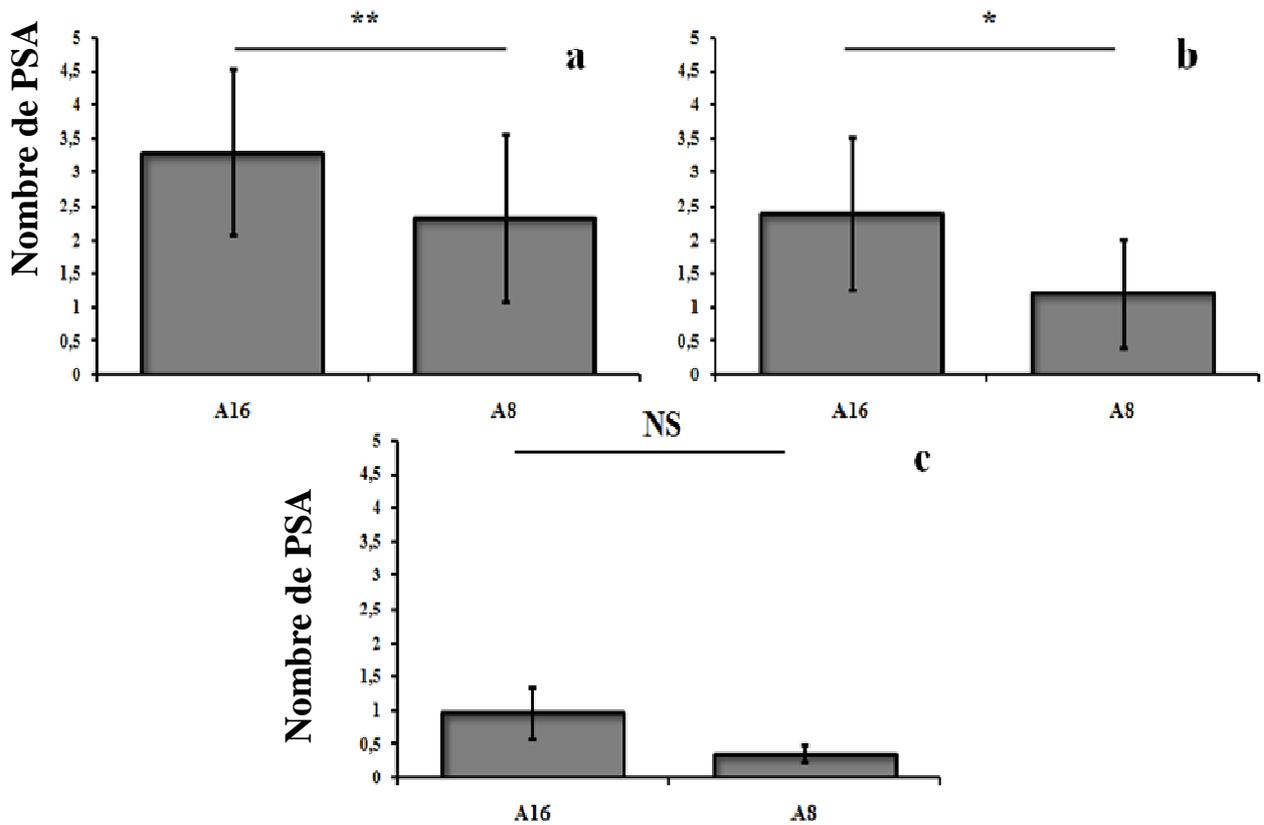


Figure 3.8 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises pour chaque type de chant et par cycle de ponte. a. 1<sup>er</sup> cycle. b. 2<sup>ème</sup> cycle. c. 3<sup>ème</sup> cycle. NS : Non Significatif. \*  $P < 0,05$ . \*\*  $P < 0,01$ .

## Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises pour la phrase A16

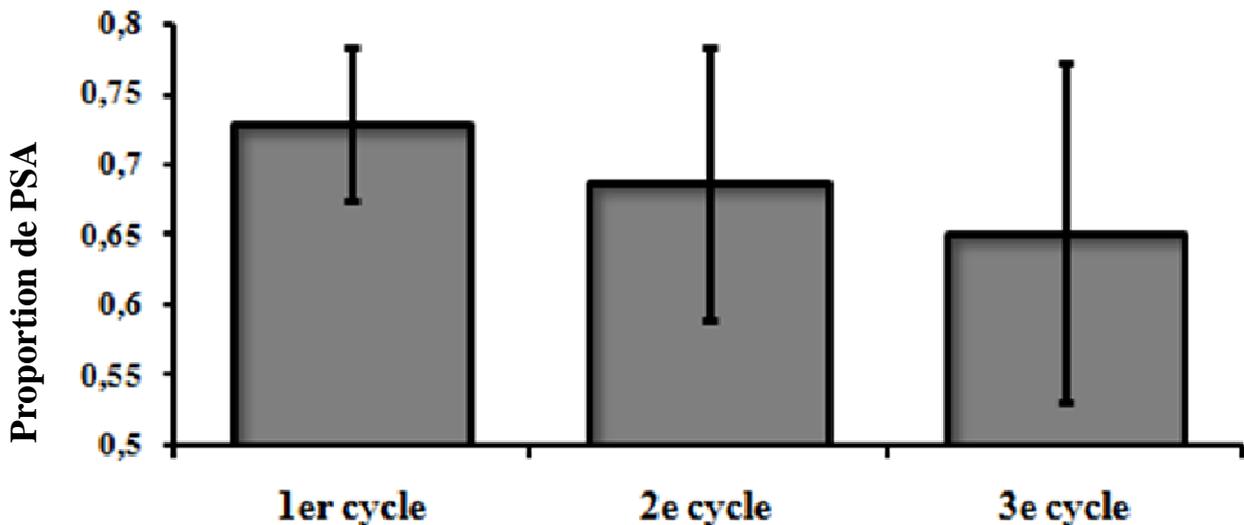


Figure 3.9 Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises pour les chants avec une phrase A16, par cycle de ponte ( $P = \text{Non Significatif}$ ).

## **Deuxième expérimentation : impact du facteur hiérarchique sur le choix de partenaire des femelles**

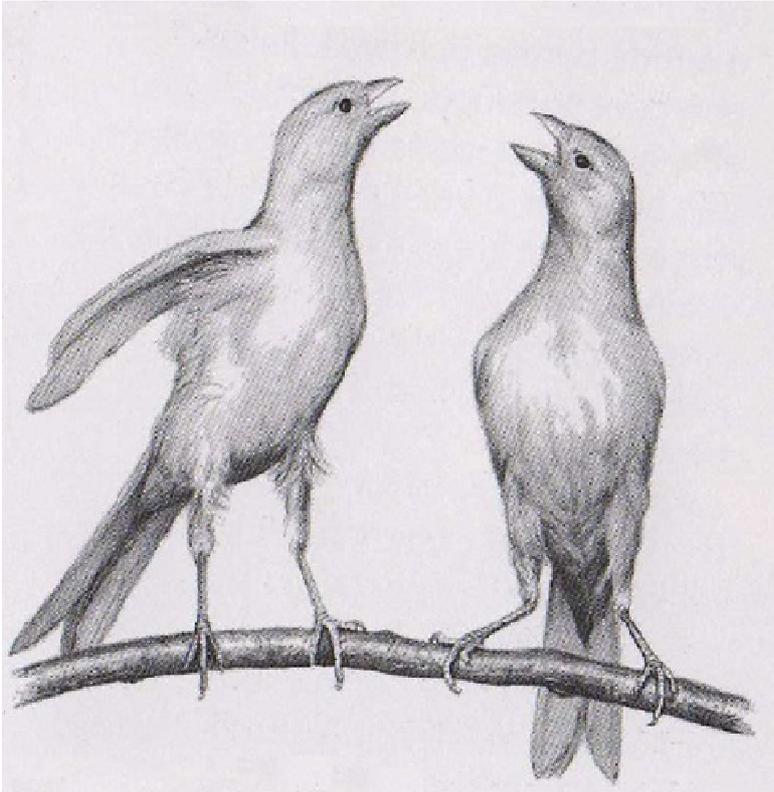
Les rapports hiérarchiques entre les oiseaux d'un groupe définissent une partie du contexte social dans lequel le choix de partenaire s'effectue. Dans cette seconde expérience, nous avons testé l'impact de ce facteur sur les réponses des femelles. Comme les rangs sociaux des femelles ne peuvent pas être modifiés expérimentalement, un index de dominance a été attribué à chaque femelle après avoir observé ses interactions avec deux autres individus lors de l'apport de nourriture prisée. Ensuite le taux de réponses (nombre total de réponses), le choix (nombre de réponses pour les deux types de chants diffusés) et la sélectivité (proportion de réponses que les femelles ont prises pour les chants avec une phrase A16) des femelles dominantes et dominées ont été testés (voir p. 80)

Les conditions générales de maintenance avant et pendant l'expérimentation ainsi que les types de chants diffusés sont les mêmes que ceux décrits dans la méthodologie du chapitre précédent (condition de maintenance avant l'expérimentation et chants des mâles – voir p. 76).

### **I/ Matériel et méthodes**

#### **Les pré-tests : détermination du rang social**

Cette première partie de l'expérimentation se déroule en jours courts (8 h : 16 h). Pour déterminer le rang social des 36 femelles, 12 groupes de trois femelles ont été placés dans des cages (55 x 28 x 33 cm) et mis dans les caissons d'isolement acoustique (deux cages par caisson). Une heure avant l'extinction de la lumière (à 16 h), nous retirons la nourriture des cages pour « affamer les femelles ». Le lendemain matin, à l'heure de l'allumage de la lumière (9 h), nous disposons dans les cages de la nourriture appétente (de la pâtée et des morceaux de pomme), puis nous observons le comportement des oiseaux pendant les 15 minutes qui suivent. Nous notons



**Figure 3.10 Posture d'intimidation chez le canari domestique, d'après Von Frisch (1991).**

alors les interactions agressives entre les oiseaux, ainsi que l'oiseau remportant le conflit. Un conflit s'exprime par une posture d'intimidation (la femelle se dresse, bat des ailes et ouvre le bec - Fig 3.10). Si, en prenant cette posture, une femelle arrive à faire fuir sa congénère, on lui attribue un point, tandis que la femelle fuyant le conflit ne reçoit pas de point. En plus de cela, nous notons le temps passé à la mangeoire, pour

comparer l'accès sur la nourriture appétente en fonction des différents statuts hiérarchiques des oiseaux. Après dix jours d'observation, nous comptons le nombre de points des femelles et nous déterminons, dans chaque cage, la femelle dominante (D - le nombre de points le plus élevé), la subordonnée (S - le nombre de points le plus bas) et la femelle intermédiaire (I - le nombre de points intermédiaire). Nous comparons le temps passé à la mangeoire entre les différents statuts sociaux en utilisant une ANOVA à mesures répétées (les données suivant une distribution normale). Les femelles I sont ensuite remises dans les stabulations et ne sont plus utilisées par la suite, tandis que nous testons les réponses sexuelles des deux groupes de femelles D et S.

### **Test de choix des femelles**

La collecte des données se fait de façon identique à celle utilisée lors des expériences du premier chapitre (voir p. 80). Nous comptons le nombre de PSA en réponse aux deux types de chants diffusés.

## Analyse des résultats

Nous avons regardé, au sein de chaque groupe, la motivation sexuelle des femelles (nombre total de PSA), leur préférence pour les deux types de chants proposés (phrase A16 ou A8), ainsi que la sélectivité des femelles (le *PAI6*). Pour tester les différences inter-groupes de ces deux paramètres, nous avons utilisé le test de Student (si les données sont réparties de façon à suivre une distribution normale), ou son équivalent non paramétrique, le test de Mann-Whitney sur les rangs de classement (si les données ne suivent pas une distribution normale).

## II/ Résultats de la deuxième expérimentation

### Résultats des pré-tests

**Tableau 3.1 Nombre d'interactions agonistiques remportées par la femelle dominante et par la femelle subordonnée dans chacune des cages.**

		Nombre d'interactions remportées
Cage 1	Dominante	31
	Subordonnée	2
Cage 2	Dominante	18
	Subordonnée	1
Cage 3	Dominante	68
	Subordonnée	9
Cage 4	Dominante	81
	Subordonnée	38
Cage 5	Dominante	82
	Subordonnée	13
Cage 6	Dominante	66
	Subordonnée	2
Cage 7	Dominante	43
	Subordonnée	1
Cage 8	Dominante	131
	Subordonnée	20
Cage 9	Dominante	85
	Subordonnée	5
Cage 10	Dominante	106
	Subordonnée	40
Cage 11	Dominante	38
	Subordonnée	9
Cage 12	Dominante	50
	Subordonnée	4

Nous avons pu déterminer, dans chaque cage, une femelle dominante et une femelle subordonnée. Pour cela, nous avons attribué un indice de dominance à chaque femelle, qui correspond au nombre d'interactions agonistiques remportées (Tab. 3.1).

### Relation entre le statut hiérarchique et le temps passé à la mangeoire

Nous avons comparé le temps passé à la mangeoire pour les trois types de femelles (femelles dominantes, femelles intermédiaires et femelles subordonnées). Les femelles dominantes ont passé en moyenne  $48,55 \pm 5,6$  (moy  $\pm$  ES) minutes sur la mangeoire pendant les quinze jours de pré-tests, les femelles intermédiaires  $24,96 \pm 5,10$  (moy  $\pm$  ES) minutes et les femelles subordonnées  $9,70 \pm 3,29$  (moy  $\pm$  ES). L'ANOVA à mesures répétées révèle un impact significatif du statut social sur l'accès à la mangeoire ( $F = 14,36$  ;  $N = 12$  ;  $P < 0,001$  – Fig. 3.11). Les tests post-hoc de Student-Newman-Keuls révèlent que les femelles dominantes passent

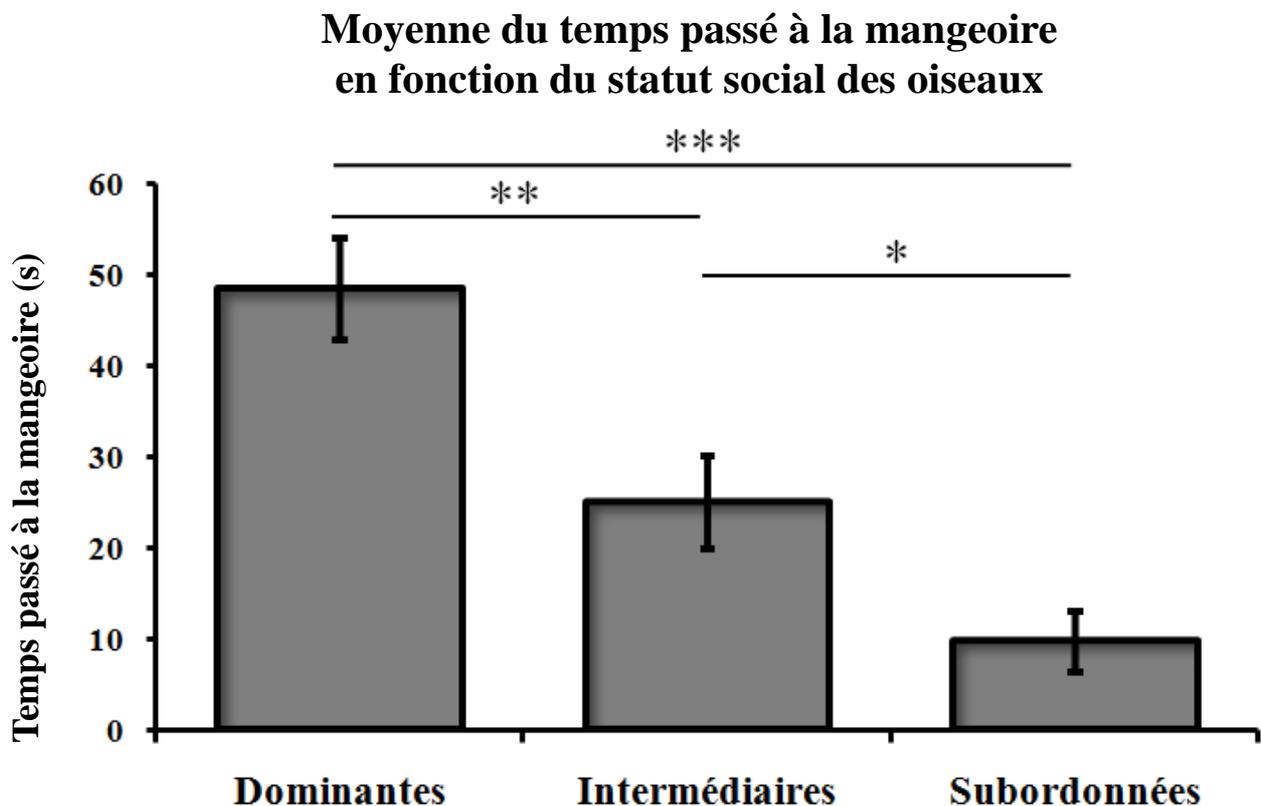


Figure 3.11 Temps passé à la mangeoire (moy  $\pm$  ES) par les oiseaux en fonction de leur statut social. \*  $P < 0,05$  ; \*\*  $P < 0.01$  ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

significativement plus de temps à la mangeoire que les femelles intermédiaires (SNK :  $N = 12$ ,  $P = 0,004$ ) et que les femelles subordonnées (SNK :  $N = 12$ ,  $P < 0,001$ ). De même, les femelles intermédiaires passent significativement plus de temps à la mangeoire que les femelles subordonnées (SNK :  $N = 12$ ,  $P = 0,049$ ).

### Résultats des tests : impact du facteur social sur la motivation des femelles

Nous n'avons pas mis en évidence une motivation sexuelle plus importante pour les femelles dominantes par rapport aux femelles subordonnées (test de Mann-Whitney :  $T = 151$  :  $N_D = 12$  ;  $N_S = 12$  ;  $P = 0,95$  ;  $PSA_D$  (moy  $\pm$  ES) =  $7,08 \pm 2,46$  ;  $PSA_S$  (moy  $\pm$  ES) =  $6,49 \pm 2,34$  – Fig. 3.12). Le nombre total de PSA a été identique dans ces deux groupes de femelles.

### Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement en fonction du statut social des femelles

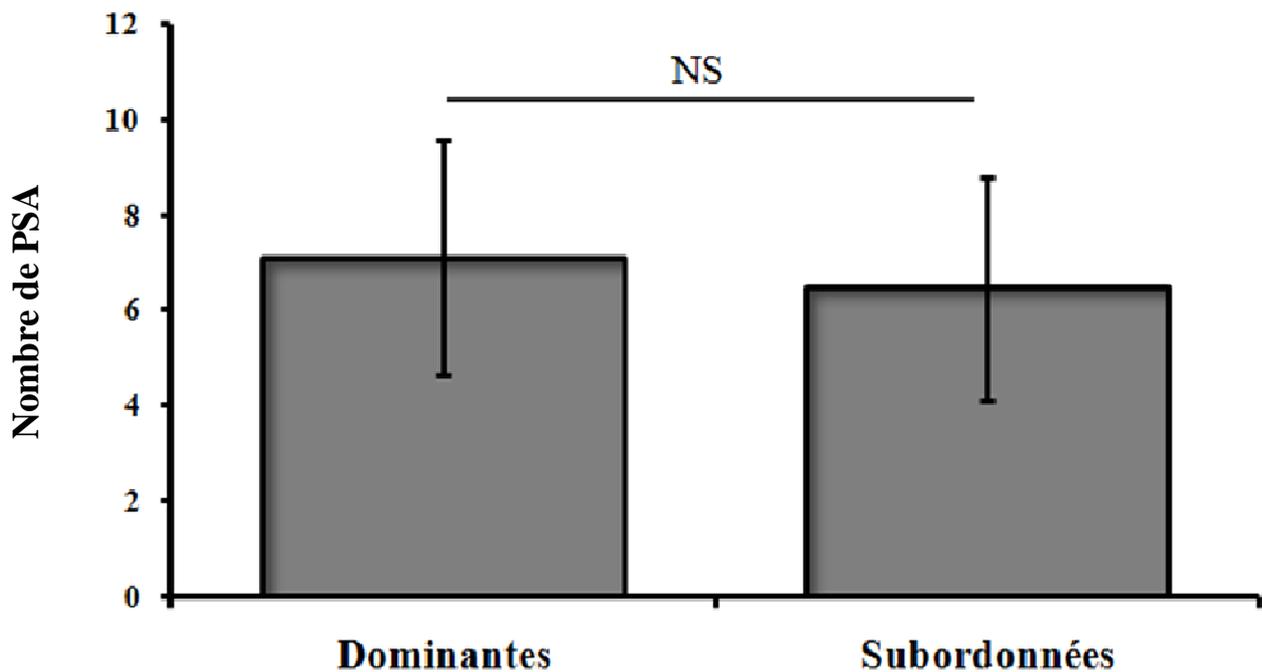


Figure 3.12 Nombre total de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) prises par les deux groupes de femelles. NS : Non Significatif.

## Résultats des tests : impact du facteur social sur le choix et la sélectivité des femelles

Dans les deux groupes, les femelles marquent une forte préférence pour les chants A16 par rapport aux chants A8. Dans le groupe D, le test des signes sur les rangs de classement indique que les femelles préfèrent les chants avec une phrase A16, hautement réactogènes, aux chants faiblement réactogènes avec une phrase A8 (test de Wilcoxon sur les rangs de classement :  $W = -36$  ;  $N = 12$  ;  $P = 0,008$  ;  $PSA_{A16}$  (moy ± ES) =  $4,67 \pm 1,58$  ;  $PSA_{A8}$  (moy ± ES) =  $2,42 \pm 0,94$ ). Il en est de même dans le groupe S ( $W = -36$  ;  $N = 12$  ;  $P = 0,008$  ;  $PSA_{A16}$  (moy ± ES) =  $4,90 \pm 5,46$  ;  $PSA_{A8}$  (moy ± ES) =  $1,79 \pm 2,36$  – Fig. 3.13).

La comparaison inter-groupe ne décèle pas de différence significative pour la sélectivité ( $PA16$ ) des femelles (test de Student :  $t = 0,028$  ;  $N_D = 8$  ;  $N_S = 8$  ;  $P = 0,98$  ;  $PA16_D$  (moy ± ES) =  $0,76 \pm 0,18$  ;  $PA16_S$  (moy ± ES) =  $0,76 \pm 0,12$  – Fig. 3.13).

### Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises pour chacun des types de chant en fonction du statut social des femelles

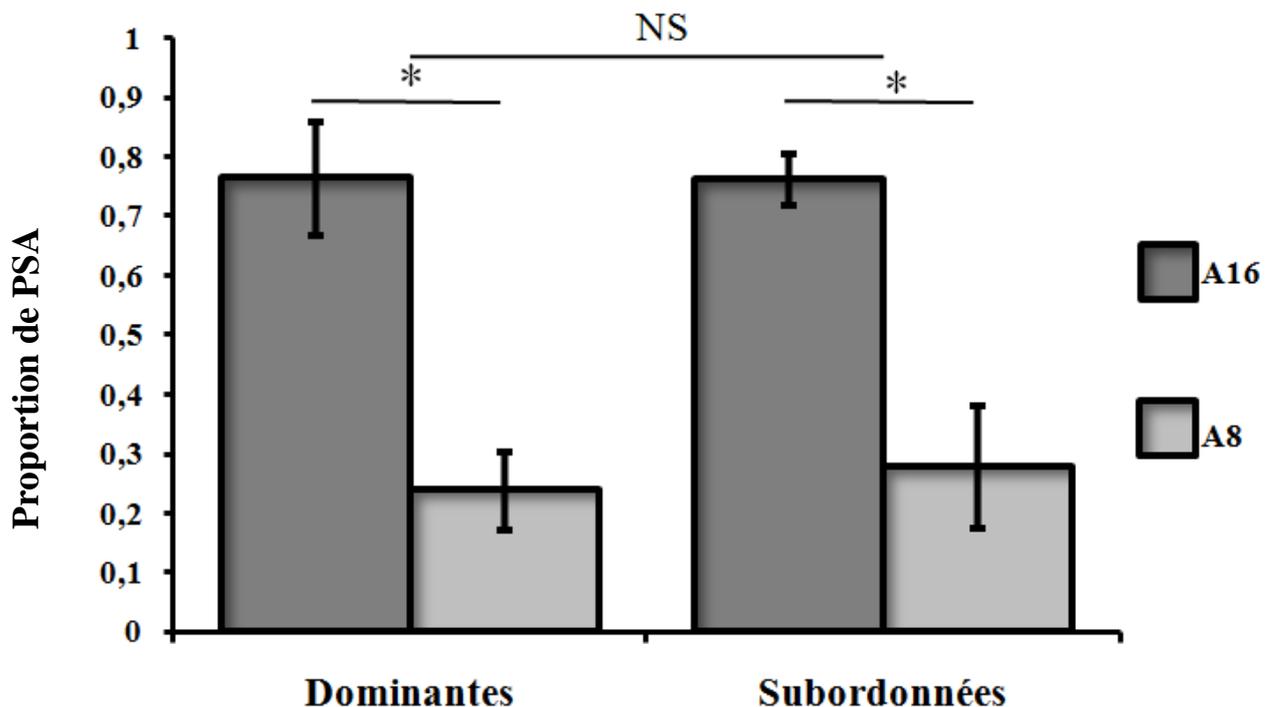


Figure 3.13 Proportion de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) prises pour chacun des deux types de chant, pour les femelles dominantes et pour les femelles subordonnées. NS : Non Significatif. \*  $P < 0,05$

# **Discussion sur l'influence du contexte lors du choix de partenaire**

## **I/ Les cycles de reproduction du canari domestique et leur impact sur le choix de partenaire**

### **Variation quotidienne des réponses des femelles**

Nos résultats n'ont pas pu montrer de variations significatives du nombre de postures au cours de la journée. Delville et al. (1986) a trouvé au contraire une grande variabilité journalière dans le comportement sexuel des femelles de cailles japonaises. D'après cet auteur, deux mécanismes peuvent expliquer ces variations : 1) le changement de comportement du mâle et 2) l'horaire de l'oviposition. Dans notre étude, les mâles sont remplacés par le playback de chants, ce qui élimine la première de ces deux variables. La ponte, qui a lieu au matin chez le canari domestique, peut au contraire avoir un impact sur la prise de PSA. Néanmoins, cet impact n'a pas été décelable. Puisque le pic de production de PSA est antérieur à la date de ponte du premier œuf, il est probable que l'heure de ponte ne puisse pas intervenir sur les réponses sexuelles. L'impact de l'oviposition et des modifications hormonales qu'elle produit n'est donc que très faiblement visible sur la production de PSA.

D'une façon générale, nos analyses semblent indiquer une baisse de sélectivité au cours de la journée. Les femelles, dont le choix se porte très largement sur les chants avec une phrase A16 au matin, ne montrent plus de préférences pour cette phrase en début d'après-midi. Une différence significative de sélectivité apparaît d'ailleurs entre la fin de la matinée et le début de l'après-midi. Il semble donc que la matinée soit une période plus appropriée à la recherche et à l'évaluation des partenaires sexuelles chez les passereaux (Reid 1987). Cependant, alors même que l'aube semble être la période la plus propice du point de vue des mâles (Pärt 1991 ; Staicer et al. 1996 ; Poesel et al. 2006 ; Dalziell 2008), nos résultats montrent que la sélectivité des femelles n'est pas plus importante au début qu'en fin de matinée ou qu'en soirée. Les variations observées ne semblent

donc pas avoir évolué de façon à favoriser une grande sélectivité au moment de la journée pendant lequel les mâles paraded le plus.

### **Variation des réponses des femelles au cours du cycle de ponte**

Notre étude confirme le fort taux de réponses des femelles de canaris domestiques quelques jours avant le début de la ponte (Leboucher et al. 1994 ; Amy et al. 2008). Ici, le pic de réponses a lieu entre les jours J-3 à J-1 (J0 est la date de ponte du premier œuf). Ces jours correspondent également au pic de fertilité des femelles (Birkhead et al. 1996). L'augmentation significative du taux de réponses sexuelles des femelles pendant cette période est similaire à celle attendue (Birkhead & Møller 1992).

Les chances pour que les copulations conduisent à une fertilisation des femelles sont particulièrement importantes pendant les jours qui précèdent la ponte des œufs. C'est à ce moment que l'intérêt des femelles à choisir les meilleurs mâles est le plus fort. Ainsi, la correspondance entre le pic de sélectivité et le pic de fertilité aurait une valeur adaptative. En effet, nous avons trouvé un effet parallèle de la date de ponte sur le taux de réponses et la sélectivité. Comme les chances d'être fertilisées par les copulations qui ont lieu entre les jours J-3 et J-1 sont plus grandes, les femelles devraient être plus sélectives durant cette période. Cependant, exception faite du jour J-1, pour lequel la sélectivité est significativement plus importante que pour le jour J-6, aucune autre différence significative n'est décelée dans nos tests. Cette absence de différences significatives peut être due au faible nombre de données. En effet, si la plupart des femelles ont répondu entre J-3 et J-1, peu ont répondu en dehors de cette période, ce qui a fortement contribué à réduire la force de nos analyses statistiques.

### **Variation des réponses des femelles entre les cycles de ponte**

Le nombre total de réponses entre les trois premiers cycles de ponte des femelles varie de façon significative. Les femelles produisent plus de réponses lors du premier cycle que lors du

second et plus lors du second que lors du troisième. Or, le nombre d'œufs pondus par cycle va généralement en décroissant. Nous pouvons donc conclure 1) que les femelles investissent davantage d'énergie dans les premiers cycles de ponte et 2) que la baisse de l'investissement des femelles dans la reproduction se traduit par une diminution de la production d'œufs et une diminution de l'investissement dans la reproduction.

Nous pouvons également observer une diminution progressive des préférences des femelles, ce qui pourrait traduire un plus faible investissement. Ainsi, nous pouvons noter que les femelles choisissent les chants avec une phrase A16 plutôt que ceux avec une phrase A8 lors des deux premiers cycles, mais pas lors du troisième. Deux processus peuvent expliquer cette absence de significativité lors du troisième. En premier lieu, les femelles peuvent ne pas avoir de préférences pour un type de chant lors de ce troisième cycle. Cela reviendrait à dire que les chants auraient alors pour elles la même valeur réactogène. Il est également possible que la valeur des chants soit reconnue par les femelles, mais que celles-ci n'investissent que peu d'énergie dans le choix du partenaire. Dans ce cas, les femelles, reconnaissant un chant de bonne qualité, n'investiraient malgré cela pas davantage d'énergie dans la prise de PSA. Les femelles produiraient donc un seuil maximal de réponses qu'elles ne dépasseraient pas quelle que soit le chant qu'elles entendent. Si le chant A8 est proche de ce seuil, alors il n'est plus possible d'observer de différences significatives avec d'autres chants plus réactogènes. Une autre explication peut néanmoins être proposée. Les femelles ayant, pendant deux cycles de ponte, montré des préférences pour les chants A16 et n'ayant pas réussi à mener une couvée à terme, il se peut qu'elles modifient leurs réponses comportementales aux chants des mâles (Choudhury 1995). Deux modifications sont possibles. Soit, seule une partie des femelles a changé ses choix en fonction de leur expérience précédente, soit une baisse de sélectivité importante a pu s'effectuer lors du troisième cycle de ponte.

Or, malgré une tendance à la baisse, nos résultats ne nous permettent pas d'affirmer que la sélectivité de la femelle diminue au cours des cycles de pontes successifs. La proportion de

réponses prises pour les chants avec une phrase A16 ne varie pas de façon significative entre les différents cycles de ponte. Si l'expression des préférences a un coût (Jennions & Petrie 1997 ; Widemo & Saether 1999 ; Qvarnström 2001 ; Cotton et al. 2006a), elle semble cependant moins coûteuse que l'investissement dans la production d'œufs et dans l'élevage des jeunes. Au cours d'une saison de reproduction, il est donc possible que les femelles voulant réduire leur investissement diminuent en premier lieu la production d'œufs et le nombre des accouplements. En revanche, Qvarnström et al. (2000) a trouvé une variation lors de l'investissement de la femelle dans le choix du partenaire en relation avec l'ordre de la nichée. Cependant, cette étude a été menée chez le gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca*, un oiseau fortement territorial, chez qui la femelle doit parcourir des distances importantes pour évaluer la qualité des mâles. Le canari domestique est quant-à-lui issu du canari sauvage, une espèce semi-coloniale (Newton 1972). D'après Møller & Birkhead (1993), la recherche d'un partenaire sexuel lui est probablement moins coûteuse que chez les espèces territoriales. Donc, les espèces territoriales seraient plus susceptibles de baisser leur investissement dans la reproduction lorsque la saison avance que les espèces grégaires. Enfin, il ne faut pas négliger que les oiseaux testés sont observés en laboratoire et que les conditions du milieu ne varient pas durant toute l'expérimentation. Or, l'étude de Qvarnström et al. (2000) a été menée sur des sujets en liberté. La variation de leur investissement peut donc être liée à la saisonnalité de façon indirecte, par l'intermédiaire d'une adaptation à des conditions du milieu changeantes.

## **II/ L'impact du rang hiérarchique sur la sélectivité des femelles**

Au contraire, la sociabilité du canari domestique augmente les coûts liés aux compétitions intra-sexuelles. Si la compétition intra-sexuelle est principalement connue chez les mâles, elle est également présente chez les femelles, d'où l'intérêt d'étudier les relations entre les facteurs sociaux et le choix du partenaire sexuel. Or, l'effet attendu du rang social sur les réponses sexuelles des femelles de canari domestique n'a pas pu être mis en évidence. La motivation

sexuelle, les préférences et la sélectivité des femelles de canari domestique étaient similaires pour les oiseaux dominants et les subordonnés.

Des facteurs que nous n'avons pas pris en compte lors de notre expérience jouent également un rôle dans l'établissement des rangs sociaux. Ceux-ci peuvent par exemple être liés à l'âge (Landau 1951a ; Kim & Zuk 2000), à la capacité à se battre (Jonart et al. 2007), à la motivation (Jonart et al. 2007), à l'agressivité (Ficken et al. 1990), aux capacités cognitives (Pravosudov et al 2003 ; Pravosudov et Omanska 2005), à l'histoire de vie (Landau 1951b), etc.

Les facteurs hiérarchiques ont des effets majeurs sur le succès reproducteur des mâles. En effet, chez les espèces où la compétition intra-sexuelle est forte, les mâles dominants réussissent à s'approprier plus de femelles que les mâles subordonnés (Leboeuf & Reiter 1988 ; Andersson 1994 ; Pizzari et al. 2002). En revanche, les effets sur la femelle sont moins évidents, puisque le succès reproducteur des femelles a une variance beaucoup moins importante que celle des mâles (Bateman 1948). Néanmoins, chez les espèces pratiquant le lek, les femelles dominantes empêchent les femelles subordonnées d'accéder aux meilleurs mâles (Karvonen et al. 2000), et cette tendance est supposée encore plus importante pour les espèces socialement monogames (Slagsvold et al. 1992 ; Rosvall 2008). Ainsi, les femelles dominantes ont un statut privilégié car elles peuvent s'approprier les meilleurs mâles, capables d'occuper les meilleurs territoires et d'assurer la meilleure descendance. Il en résulte que, malgré une faible variance dans le succès reproducteur de la femelle, les femelles dominantes ont un meilleur succès reproducteur que les femelles subordonnées (Vehrencamp 1977).

Dans l'expérience décrite, les résultats ont permis d'observer la mise en place d'une hiérarchie entre les femelles de canaris domestiques mises dans une même cage, basée sur l'agressivité et la motivation des femelles (Ramsay & Ratcliffe 2003). En revanche, aucun impact du statut social de la femelle et de leur sélectivité vis-à-vis du chant des mâles n'a pu être trouvé. Les préférences des femelles sont toujours dirigées vers les mêmes types de chants, contenant les phrases A16. Pour expliquer l'absence de différences significatives entre les choix des femelles

dominantes et subordonnées, nous pouvons formuler l'hypothèse selon laquelle les oiseaux, en concurrence pour l'accès à la nourriture lors des pré-tests, ne le sont plus lors de la seconde partie de l'expérience. Les femelles sont dans des cages individuelles, séparées les unes des autres par une paroi opaque lors de la diffusion des chants. Dans ces conditions, elles ne subissent aucune contrainte sociale lors de la prise de décision à l'écoute du chant des mâles et peuvent donc exprimer leur préférence. Or, en présence de nombreux congénères (Parisot 2004) les femelles subordonnées s'apparient avec des mâles de moins bonne qualité puisque les femelles dominantes s'approprient les meilleurs mâles. Les canaris domestiques procèdent ainsi à un appariement assorti, où les meilleures femelles s'accouplent avec les meilleurs mâles.

# **Chapitre III : La polyandrie et la possibilité de revenir sur ses choix de partenaire**

Malgré la coexistence de ces processus complexes, le choix de la femelle ne se termine pas forcément au moment des copulations. Dès lors que la femelle s'est accouplée avec au moins deux mâles, des mécanismes de sélection sexuelle post-copulatoire se mettent en place (Eberhard & Cordero 1995 ; Eberhard 1996 ; Birkhead & Møller 1998 ; Birkhead & Pizzari 2002).

La promiscuité sexuelle est un phénomène commun et possède de nombreux avantages par rapport à un système monogame (Birkhead & Pizzari 2002 ; Simmons 2005). Dans ce contexte, la pression de sélection a permis la mise en place et le développement d'une large gamme de mécanismes de sélection sexuelle post-copulatoire. Les éjaculats de chacun des mâles contiennent un nombre de spermatozoïdes bien supérieur aux gamètes pouvant être fabriqués par la femelle. Le sex-ratio opérationnel (Emlen & Oring 1977, voir p. 46) est biaisé en direction des mâles. C'est donc entre les spermatozoïdes des mâles qu'a lieu la compétition pour avoir accès à la ressource limitante, à savoir les ovules des femelles.

## **I/ La compétition spermatique**

La compétition spermatique rassemble « toute forme de compétition, à l'intérieur des tractus génitaux des femelles, entre le sperme de deux ou de plus de deux mâles pour la fertilisation des œufs d'une seule femelle pendant un cycle de reproduction donné » (Danchin et al. 2005). Au niveau des spermatozoïdes, deux types de compétition peuvent se dérouler.

### **La compétition par exploitation**

En premier lieu, la compétition spermatique par exploitation définit toute interaction indirecte entre le sperme des mâles compétiteurs (Danchin et al. 2005). Dans ce cas, l'enjeu est de

parvenir au plus vite à fertiliser les ovules de la femelle. L'évolution a donc joué sur le caractère quantitatif et qualitatif des spermatozoïdes.

S'intéresser à l'aspect quantitatif, revient à considérer que les chances de fertiliser les œufs des femelles s'apparentent à une loterie, où tous les spermatozoïde possède au départ les mêmes chances d'arriver à l'ovule. Une stratégie de reproduction adéquate serait donc une production intense de spermatozoïdes. Il a d'ailleurs été montré que les espèces polygames avaient une production de spermatozoïdes plus intense que les espèces proches mais formant des couples monogames (Parker 1970). Le fait que, dans un nombre important de taxons (incluant les insectes, les poissons, les oiseaux et les mammifères), la taille des testicules soit proportionnellement plus importante chez les espèces où la compétition spermatique est importante va dans le sens de cette hypothèse (Briskie 1993 ; Simmons 2005). En revanche, se focaliser sur l'aspect qualitatif des spermatozoïdes revient à considérer la compétition spermatique comme une course. Dans ce cas, il peut être intéressant de fabriquer des spermatozoïdes en moins grand nombre, mais plus efficaces. Les spermatozoïdes les plus rapides ou les plus résistants auraient ainsi de meilleures chances de féconder les œufs de la femelle (Froman et al. 2002). Il a ainsi été montré que les spermatozoïdes les plus longs étaient les plus efficaces chez les nématodes (LaMunyon & Ward 1999) et chez les oiseaux (Briskie et al. 1997). De même, chez la poule domestique, les mâles possédant les gamètes les plus rapides ont un pouvoir fertilisant supérieur à celui des mâles dont les spermatozoïdes sont plus lents (Birkhead et al. 1999). En général, la compétition spermatique par exploitation agit sur les deux aspects de la production des spermatozoïdes.

### **La compétition par interférence**

La compétition par interférence implique une lutte entre les spermatozoïdes de plusieurs mâles pour accéder aux ovules (Danchin et al. 2005). Cela implique donc que les liquides séminaux des mâles puissent réduire le pouvoir fécondant du sperme de leur concurrents. Ce cas est illustré par les mouches du vinaigre *Drosophila sp.*, chez lesquelles l'éjaculat des mâles est accompagné de nombreuses molécules chimiques influençant les fertilisations. Ces substances

désactivent le sperme inséminé par les précédents mâles (Chapman 2001). Chez les humains, Baker & Bellis (1988) ont également constaté que des spermatozoïdes mal formés gênaient physiquement le déplacement des spermatozoïdes de mâles compétiteurs. Même s'il est difficile de statuer sur l'origine de ce phénomène (ces malformations ont-elles été favorisées par l'évolution ?), il est cependant certain qu'il y a des interactions entre le sperme provenant de différents compétiteurs dans les tractus génitaux des femelles.

### **Extension de la définition de la compétition spermatique**

Employée dans un sens plus large, la compétition spermatique inclut également les attributs morphologiques et comportementaux des mâles : taille et forme du pénis, manipulation du comportement de la femelle, interruption des copulations de la femelle avec les rivaux, etc. La compétition spermatique intègre alors de nombreux autres phénomènes. Une première stratégie consiste à limiter le nombre d'accouplements de la femelle. Chez les mouches du vinaigre, certaines molécules produites par des glandes annexes du système reproducteur mâle inhibent les comportements reproducteurs de la femelle, notamment sa volonté de s'accoupler (Chapman 2001). Les blessures liées aux accouplements représentent également un coût important associé aux accouplements, ce qui a pour effet de limiter le nombre des accouplements successifs chez de nombreux insectes (Blankenhorn et al. 2002 ; Eady et al. 2007). Le mâle peut également, par différents biais, provoquer le rejet du sperme de mâles concurrents, stocké dans les voies génitales chez la femelle. Ce comportement est provoqué de façon chimique chez la mouche du vinaigre *Drosophila melanogaster*. Certains fluides transmis lors des accouplements provoquent une éjection de sperme de la part de la femelle (Snook & Hosken 2004). L'utilisation de moyens physiques a également été décrite. Par exemple, les mâles de caloptéryx hémorroïdal *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* (Córdoba-Aguilar 1999) et de certaines espèces de canards (Montgomerie & Briksie 2007 – voir p. 23) disposent d'excroissances sur l'organe copulateur, qui enlèvent mécaniquement le sperme inséminé par les mâles précédents. Ces derniers biaisent ainsi en leur faveur la quantité de sperme inséminé. Davies (1983) a décrit un type de comportement

similaire chez l'accenteur mouchet. Chez cette espèce, il est possible d'observer des trios, composés d'une femelle et de deux mâles. Avant les copulations, les mâles effectuent alors une parade complexe pendant laquelle ils stimulent le cloaque de la femelle. Après quelques minutes, la femelle émet une défécation, parfois accompagnée du rejet d'une masse blanche composée du sperme du rival. Les mâles augmentent ainsi leur probabilité de fertiliser les œufs de la femelle.

## **II/ Le choix cryptique post-copulatoire**

### **Avantages évolutifs et développement du choix cryptique**

De même qu'avant les copulations, la femelle n'a pas un rôle passif dans la sélection sexuelle post-copulatoire, le mode de reproduction polyandre leur donnant en effet la possibilité de « choisir » parmi un important panel de phénotypes de spermatozoïdes. Le choix cryptique est défini comme la possibilité d'une femelle de sélectionner les spermatozoïdes qui vont fertiliser ses œufs (Pizzari et Birkhead, 2000). D'un point de vue évolutif, la femelle tire un avantage indirect à être sélective, car les caractéristiques des spermatozoïdes ayant réussi à féconder ses œufs sont transmis aux spermatozoïdes de sa descendance masculine par le biais de l'hérédité (Briskie et al. 1997 ; LaMunyon & Ward 1999 ; Tregenza 2000 ; Froman et al. 2002 ; Tregenza et al. 2009). Un processus d'emballage entre les performances des spermatozoïdes des mâles et la résistance des femelles se met ainsi en place (Eberhard 1996).

### **Les mécanismes du choix cryptique post-copulatoire**

De nombreux mécanismes de sélection des spermatozoïdes existent dans les tractus génitaux des femelles. En premier lieu, la réception et le transit des spermatozoïdes s'effectue souvent dans un milieu hostile. La composition physico-chimique et la réponse immunitaire dans les voies génitales des femelles détruisent la plupart des spermatozoïdes avant même que ceux-ci aient atteint l'utérus (Eberhard & Cordero 1995). Les anticorps anti-sperme reconnaissent les spermatozoïdes comme du non-soi et les phagocytent au cours de leur migration. Cependant, les

sites de reconnaissance du non-soi sur les spermatozoïdes varient d'un individu à l'autre. Ainsi, le système immunitaire des femelles peut se montrer plus ou moins agressif envers les gamètes des mâles (Wedekind 1994 ; Danchin et al. 2005). Le Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH) semble pour cela jouer un rôle prépondérant. Il s'agit d'un groupe de gènes à fort polymorphisme intervenant dans la réponse immunitaire, et en particulier pour la défense contre le parasitisme. Le génotype CMH, détectable sur la membrane des spermatozoïdes définit la réponse immunitaire de la femelle en fonction de son propre CMH. La dissemblance entre le CMH des deux partenaires favorise la migration des spermatozoïdes tandis que leur ressemblance active le processus de leur élimination.

En fin de parcours, les spermatozoïdes doivent pénétrer dans l'ovocyte. Or celui-ci est souvent entouré d'une membrane protectrice jouant un rôle dans l'évitement de la polyspermie : la zone pellucide, chez les mammifères, ou l'enveloppe vitelline, chez les amphibiens et les reptiles. Ici encore, des sites de reconnaissance entre le spermatozoïde et l'ovocyte, ainsi que des sites d'encrage sont nécessaires. La compatibilité des deux membranes est donc une condition indispensable de la fécondation de l'œuf.

### **Rejet immédiat du sperme**

De façon similaire à ce qui a été fait pour la compétition spermatique, il est possible d'étendre la définition du choix cryptique aux comportements permettant de biaiser le résultat des copulations en faveur de certains partenaires. Ainsi, le rejet de sperme après les accouplements semble être une des façons de réduire, pour la femelle, la probabilité d'être fécondée par certains mâles.

En effet, chez beaucoup d'espèces, il est possible que la femelle éjecte du sperme de ses organes de stockage (Davies 1983 ; Snook & Hosken 2004 ; Wagner et al. 2004 ; revue dans Pizzari 2004). La sélection sexuelle post-copulatoire peut également avoir lieu plus tôt, avant même la migration du sperme dans les organes de stockage de la femelle. Chez les oiseaux, le

cloaque, qui est l'extrémité anale du tube digestif, est également le réceptacle de la semence du mâle. A ce stade, la femelle a la capacité d'effectuer un choix cryptique. Pizzari et Birkhead (2000) ont décrit ce phénomène chez la poule domestique. Chez cette espèce, les mâles combattent pour établir des hiérarchies. Cette hiérarchie dirige le choix des femelles. Les femelles s'accouplent préférentiellement avec les mâles dominants. Néanmoins, les mâles subordonnés, plus lourds et plus forts qu'elles, peuvent forcer les copulations. Ce comportement est une stratégie de reproduction alternative. Cependant, les auteurs ont observé que les femelles rejettent plus fréquemment le sperme de ces mâles subordonnés dans leur première défécation après une copulation forcée qu'après une copulation acceptée avec des mâles dominants. Cette étude supporte donc l'idée d'une relation entre le rang social des mâles et la sélection sexuelle post-copulatoire des femelles.

### **Le choix cryptique directionnel**

Cette dernière étude illustre un autre phénomène. Dans le cas décrit, les femelles favorisent, après l'accouplement, leur fertilisation par les mâles dominants. Ses choix post-copulatoires correspondent à ceux pré-copulatoires. Dans une telle situation, le choix cryptique de la femelle est dit « directionnel ». D'un point de vue théorique, il est avantageux de pratiquer une telle stratégie pour éviter des coûts liés au choix pré-copulatoire comme le harcèlement sexuel. En revanche, les femelles s'exposent aux coûts liés aux accouplements, comme la transmission de maladies, les blessures, etc. Des exemples de ce type de choix cryptique sont rares. Pour les espèces chez lesquelles il existe une possibilité d'exprimer ses préférences avant les accouplements, le choix cryptique directionnel n'a plus lieu d'être. En revanche, il est probablement plus commun quand la femelle ne peut pas résister aux mâles.

Dans ce chapitre, nous nous fixons comme objectifs 1) d'observer l'existence d'un processus de rejet du sperme chez les femelles de canaris domestiques, 2) de définir les mécanismes d'éjection du sperme inséminé et 3) d'observer si ce rejet de sperme correspond à un choix cryptique directionnel.

## **Première expérimentation : le nombre de défécations augmente à l'écoute de chants hautement réactogènes**

Après les accouplements, les femelles d'oiseaux peuvent éjecter le sperme de leur partenaire dans leurs défécations. Si les femelles de canaris domestiques effectuent un choix cryptique directionnel de cette façon, alors, elles devraient produire davantage de défécations à l'écoute de chants de bonne qualité. Dans la première expérience de ce chapitre, les femelles sont exposées à des chants de différentes qualités. Les réponses observées sont le nombre de défécations produites par les femelles. Quatre types de stimuli sont utilisés, afin d'augmenter la différence entre leurs valeurs : des chants avec une phrase A16 hautement réactogène, des chants sans phrase A16, des chants hétérospécifiques et une période de silence.

### **I/ Matériel et méthodes**

Les oiseaux proviennent du même élevage que ceux utilisés dans les chapitres précédents (voir p. 71). A ce titre, ils ont été gardés dans les stabulations avant les tests, et en caisson d'isolement acoustique pendant la durée des tests. En revanche, les chants diffusés et la collecte des données sont différentes des premières expérimentations.

#### **Les chants des mâles**

Trois types de chants sont utilisés : des chants de canaris domestiques (CD), des chants de canaris domestiques dans lesquels nous avons intégré une phrase A, hautement réactogène (CDA), des chants hétérospécifiques (H) et une période de silence d'une durée équivalente aux autres types de chants testés (Sil). Nous avons sélectionné dix chants pour chaque catégorie, venant de dix oiseaux différents. Les chants CD ont été choisis de façon à obtenir une durée globale de dix secondes (Fig. 4.1a), ce qui est compris dans l'intervalle de durée normale (Güttinger 1985). Pour

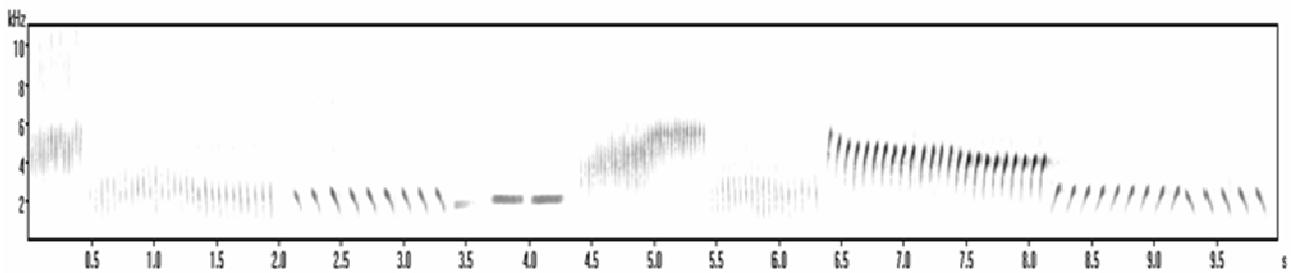
les CDA, nous avons utilisé les mêmes chants que pour les CD, mais nous avons remplacé une phrase de ce chant par une phrase A (Fig. 4.2b). La place de cette phrase A diffère d'un chant à l'autre. Pour le premier chant, la phrase A débute au temps  $t = 0$  s, pour le second, elle démarre à  $t = 1$  s, etc. Dix phrases A différentes provenant de dix mâles différents sont utilisées (Fig. 4.1c). Un playback global est composé de trente répétitions du même chant diffusé alternativement avec une période de dix secondes de silence. On obtient ainsi dix playbacks par type de chant de canaris domestiques. Chacun d'eux dure dix minutes, avec cinq minutes de chant et cinq minutes de silence. Pour les chants H, nous avons également créé dix playbacks différents. Deux chants ont été sélectionnés pour chacune des cinq espèces suivantes : le verdier d'Europe *Carduelis chloris*, le serin cini, le tarin des aulnes *Carduelis spinus*, le pinson des arbres et le troglodyte. Ces espèces appartiennent toutes au groupe des oiseaux chanteurs et représentent un échantillon représentatif des passereaux du Paléarctique. Si la durée du chant n'égale pas les dix secondes, nous respectons la durée naturelle de ce chant et jouons sur les silences afin que ces playbacks durent également dix minutes, avec cinq minutes de chant et cinq minutes de silence (Fig. 4.1d). Ces chants sont diffusés avec le même matériel que décrit précédemment (voir p. 74). Enfin, nous diffusons une période de silence de dix minutes.

### **Protocole expérimental**

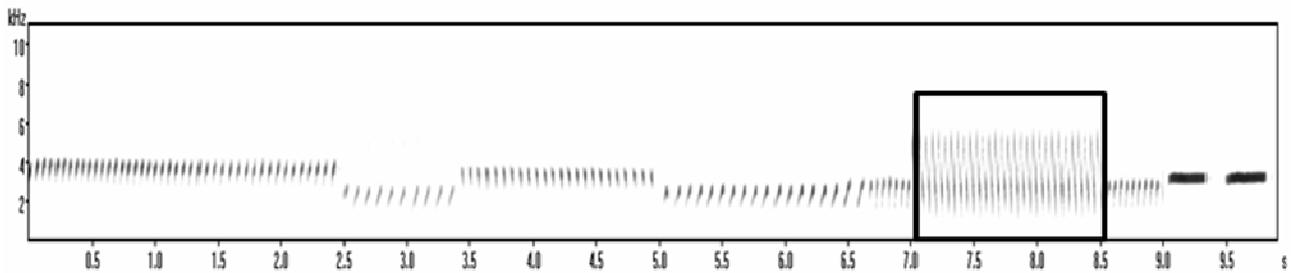
Cette première expérience s'est déroulée en deux étapes. Dans un premier temps, les femelles ont été testées en jours courts, avant d'être testées en jours longs dans un second temps. Les femelles ont été maintenues dans des cages en plastique (35 x 20 x 23-25 cm), disposées dans les caissons d'isolement acoustique (voir p. 76). Un tapis de sol en plastique peut se glisser à l'intérieur des cages et être récupéré sans avoir besoin d'ouvrir les cages.

En jours courts, 15 femelles ont été testées. Deux femelles malades ont été retirées de notre groupe expérimental pour les expériences en jours longs, soit treize femelles au total. Les haut-parleurs sont placés dans les caissons d'isolement quinze minutes avant le début du test pour éviter

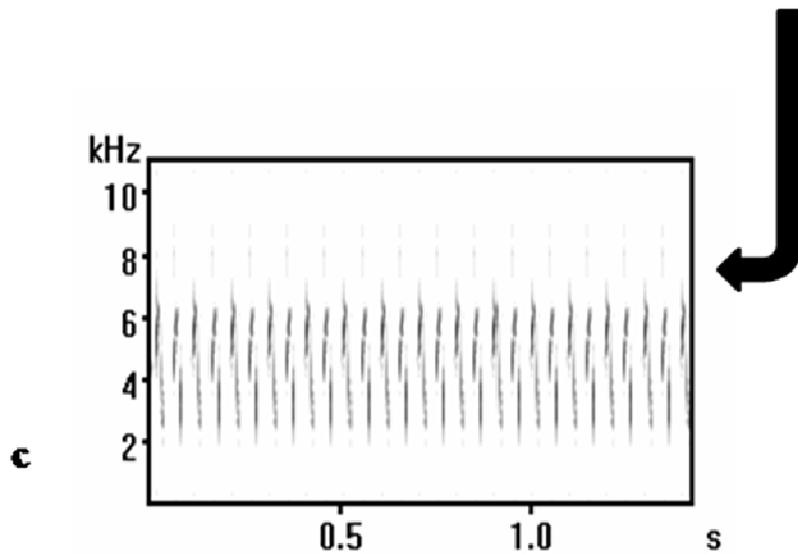
## Sonagrammes des différents types de chants diffusés



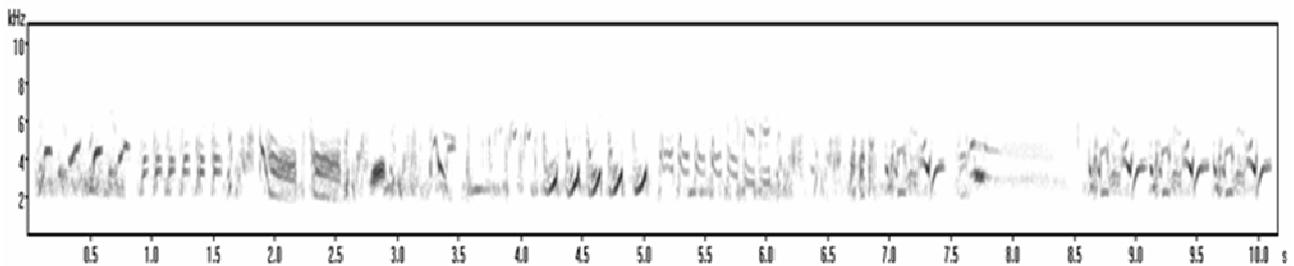
**a**



**b**



**c**



**d**

Figure 4.1 Exemples de sonagrammes utilisés lors des expérimentations. a. Chant CD de canari domestique. b. Chant CDA de canari domestique incluant une phrase A. c. Détail de la phrase A. d. Chant hétérosécifique de tarin des aulnes *Carduelis spinus*.

le stress dû à la manipulation des cages. Chaque type de chant décrit au début du chapitre précédent est joué une fois par jour, dans un ordre aléatoire. Nous testons ensuite le caisson suivant, et effectuons ainsi un roulement avant de revenir au premier caisson et de recommencer, en diffusant un autre type de chant. Cinquante minutes sont laissées entre deux chants consécutifs afin que nous puissions avoir le temps de tester les autres caissons (Fig. 4.2). Avant chaque test, nous retirons le tapis de sol et en plaçons un nouveau.

### Analyse des résultats

Pendant la période de jours longs uniquement, nous observons directement les PSA qu'ont prises les femelles à l'écoute des différents types de chants. En jours courts comme en jours longs, nous comptons le nombre de défécations présentes sur le tapis de sol pour nous assurer qu'aucune

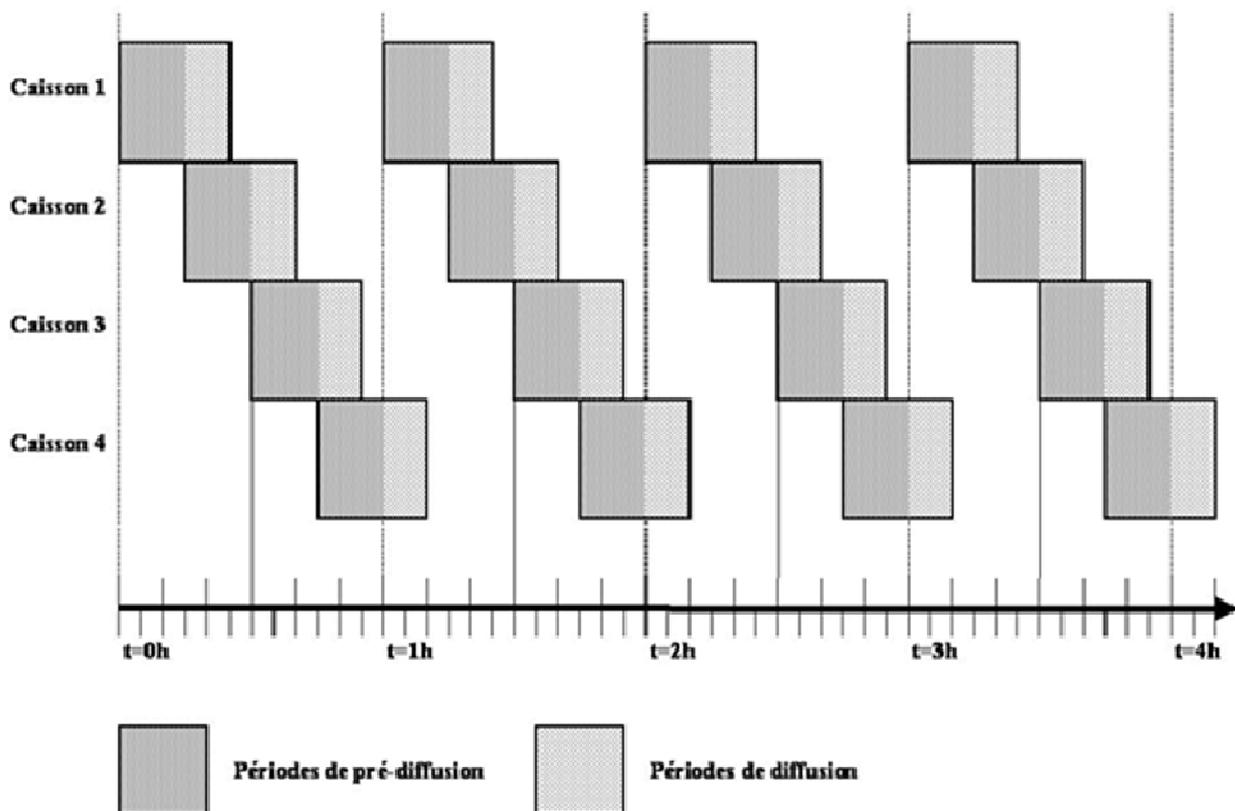


Figure 4.2 Ordre de diffusion des chants pour les quatre caissons. L'axe horizontal représente le temps écoulé. Chaque alignement horizontal représente un caisson unique. En gris soutenu sont représentés les temps de latence avant le début de la diffusion. En gris plus clair sont représentées les périodes de diffusion. Chaque début de diffusion correspond avec le début de la période de latence du caisson suivant.

de celles-ci n'ait été manquée par nos observations directes. Nous comparons ces résultats en utilisant une ANOVA à mesures répétées lorsque la distribution des PSA et des défécations suit une loi normale. Si la répartition des réponses ne suit pas une loi normale, nous utilisons une ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement. Les comparaisons post-hoc sont réalisées avec les tests de Student-Newman-Keuls.

## II/ Résultats de la première expérimentation

### L'impact du chant sur le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement

En jours longs, une moyenne,  $0,49 \pm 0,21$  PSA (moy  $\pm$  ES) ont été prises pour 10 minutes de chant diffusé. La répartition de ces PSA est très largement influencée par le type de chant (ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement :  $\chi^2 = 19,08$  ;  $N = 13$  ;  $P < 0,001$ ). Les femelles sollicitent davantage les accouplements lorsqu'elles entendent un chant de Canari Domestique avec une phrase A que lorsqu'elles entendent un chant de Canari Domestique sans phrase A, et davantage lorsqu'elles entendent un chant de Canari Domestique que quand elles entendent un chant Hétérospécifique (SNK :  $N = 13$  ;  $P < 0,05$  ;  $PSA_{CDA}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,77 \pm 0,33$  ;  $PSA_{CD}$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,58 \pm 0,25$  ;  $PSA_H$  (moy  $\pm$  ES) =  $0,20 \pm 0,10$  – Fig. 4.3).

### L'impact du chant sur le nombre de défécations en jours courts

En jours courts, les oiseaux ont produit une moyenne de  $1,34 \pm 0,12$  (moy  $\pm$  ES) défécations pendant les dix minutes de test. Cependant, la répartition de ces défécations ne s'est pas faite au hasard (ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement :  $\chi^2 = 24,74$  ;  $N = 14$  ;  $P < 0,001$ ). Les femelles ont en effet produit significativement moins de défécations lors des périodes de silence que lors de la diffusion des trois types de chants (SNK :  $N = 14$  ;  $P < 0,05$  ;  $Def_{CDA}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,55 \pm 0,16$  ;  $Def_{CD}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,49 \pm 0,15$  ;  $Def_H$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,33 \pm 0,10$  ;  $Def_{Sil}$  (moy  $\pm$  ES) =  $1,00 \pm 0,12$  – Fig. 4.4).

## Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement prises par les femelles en jours longs

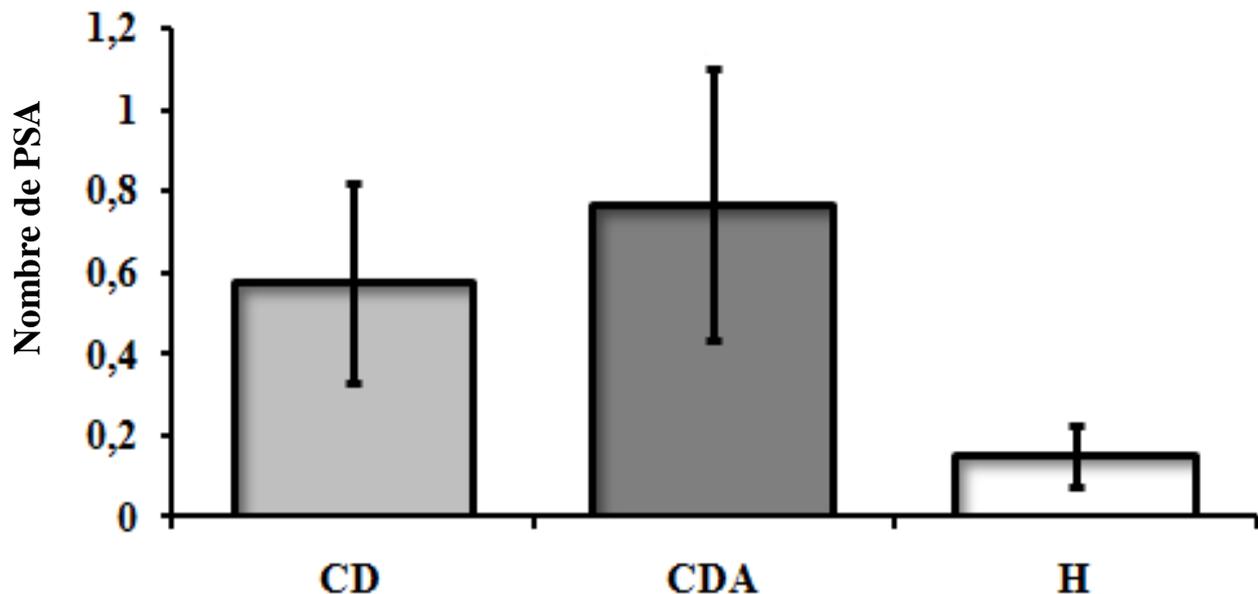


Figure 4.3 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy ± ES) produites en 1 minute à l'écoute des différents types de chant. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétérosécifique. Une couleur différente montre une différence significative ( $P < 0,05$ ). Aucune PSA n'a eu lieu pendant le silence.

### L'impact du chant sur le nombre de défécations en jours longs

En jours longs, le nombre de défécations produites en dix minutes est de  $0,68 \pm 0,06$  (moy ± ES). La répartition des défécations diffère significativement d'un type de chant à l'autre (ANOVA à mesures répétées :  $F = 5,06$  ;  $N = 13$ ,  $P = 0,005$  ;  $Def_{CDA}$  (moy ± ES) =  $0,79 \pm 0,067$  ;  $Def_{CD}$  (moy ± ES) =  $0,68 \pm 0,069$  ;  $Def_H$  (moy ± ES) =  $0,64 \pm 0,06$  ;  $Def_{sil}$  (moy ± ES) =  $0,59 \pm 0,066$  – Fig. 4.5). Le test post-hoc de Student-Newman-Keuls révèle que le nombre de défécations produites par les femelles lors de l'écoute des chants avec une phrase A est significativement supérieur au nombre de défécations produites pour les autres types de chants ou pour la période de silence (SNK :  $N = 13$  ;  $P < 0,05$ ).

### Nombre de défécations des femelles en jours courts

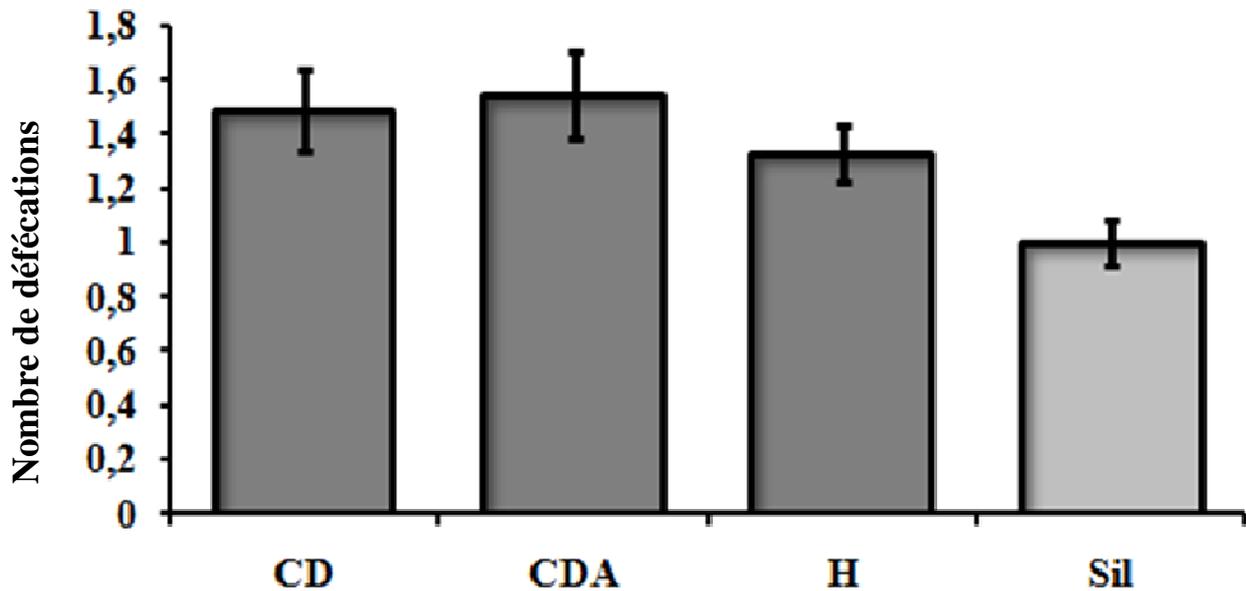


Figure 4.4 Nombre de défécations (moy ± ES) produites à l'écoute des différents types de chant en jours courts. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétérosécifique, Sil : Silence. Une couleur différente montre une différence significative ( $P < 0,05$ ).

### Nombre de défécations des femelles en jours longs

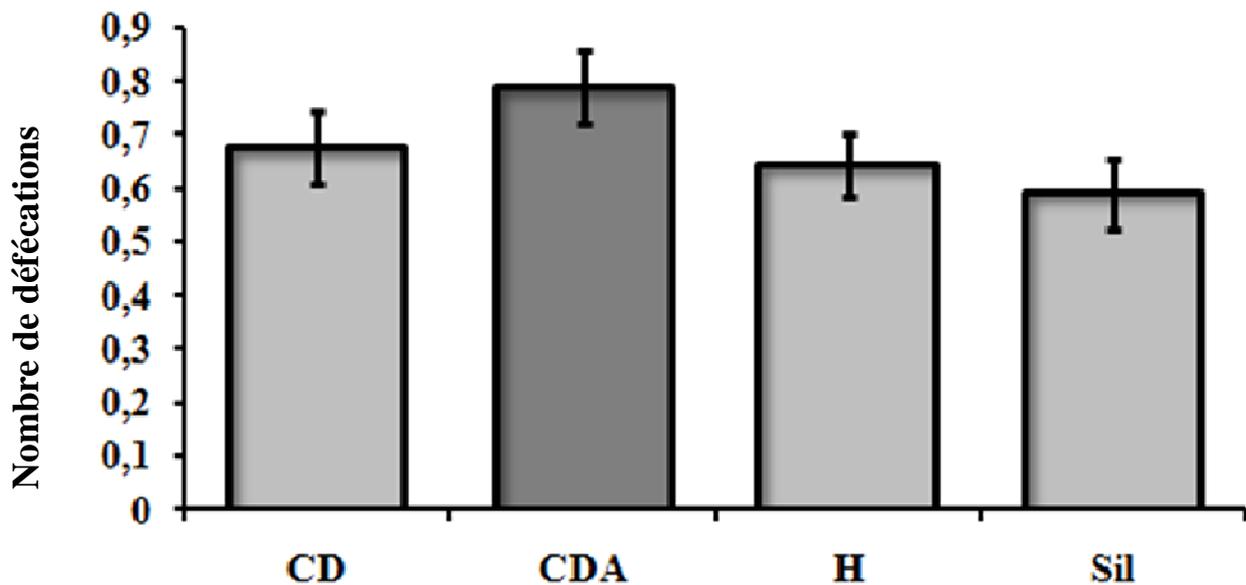


Figure 4.5 Nombre de défécations (moy ± ES) produites à l'écoute des différents types de chant en jours longs. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétérosécifique, Sil : Silence. Une couleur différente montre une différence significative ( $P < 0,05$ ).

## **Deuxième expérimentation : une augmentation du nombre de défécations se traduit par une éjection de sperme plus fréquente**

Pour compléter la première expérience de ce chapitre, une expérience similaire à la précédente a été réalisée, mais sur des femelles s'étant précédemment accouplées. Comme des spermatozoïdes sont souvent observés dans les défécations de femelles d'oiseaux après les accouplements, cette seconde expérience a pour but de tester si ces éjections de sperme sont plus fréquentes à l'écoute de chants de bonne qualité. Les femelles sont accouplées avec un mâle, puis un playback leur est diffusé. Les mêmes quatre types de stimuli que dans la première expérience leur sont présentés : des chants avec une phrase A16, des chants sans phrase A16, des chants hétérospécifiques et une période de silence. Nous collectons les défécations produites et regardons si le sperme du mâle accouplé y est présent.

Avant les expérimentations, les femelles se trouvent dans les conditions de maintenance standards décrites au premier chapitre (voir p. 71). Les mêmes chants que dans l'expérience précédente sont présentés (voir p. 135).

### **I/ Matériel et méthodes**

#### **Protocole expérimental**

Vingt mâles et vingt femelles ont été transférés des stabulations dans des caissons d'isolement. Les oiseaux ont été maintenus dans les mêmes conditions que pour l'expérience précédente (voir p. 136), à l'exception des cages qui sont cette fois en métal, et du tapis, qui n'est pas plastifié, mais en papier kraft. Nous appliquons une photopériode de jours longs pour provoquer les réponses sexuelles.

Pour initier l'expérimentation, nous plaçons ensemble un mâle et une femelle dans une cage en plastique (voir p. 136) pendant dix minutes. Si nous n'observons pas d'accouplement

(avec un contact cloacal prolongé), nous retirons le mâle et en présentons un nouveau à la femelle. Si trois mâles consécutifs ne cochent pas la femelle, nous changeons de femelle et renouvelons cette expérimentation. Si une ou plusieurs copulations ont lieu durant ce temps, nous retirons le mâle, puis commençons à diffuser un des mêmes chants que pour la première expérience (voir p. 135). Pendant la durée du test, nous notons le nombre de PSA produites par les femelles. A la fin des dix minutes de test, nous collectons chaque défécation produite par la femelle, et les observons avec un microscope à grossissement x 100, pour déterminer la présence ou l'absence de spermatozoïdes. Une femelle n'est testée qu'une fois par jour pour contrôler l'effet que pourrait avoir l'accumulation de partenaires sur ses décisions. Le lendemain, la même femelle est retestée, mais avec un mâle différent.

Typiquement, les femelles de canaris domestiques produisent des PSA entre les jours J-4 et J+3, en considérant le jour J0 comme étant la date de ponte du premier œuf (Amy et al. 2008). De façon similaire, dans notre étude, nous n'avons pas observé d'accouplements en dehors de cette période. Aucune copulation forcée n'a été observée, puisque la résistance de la femelle (postures de menace) envers le mâle est dissuasive.

Sur les vingt femelles testées, seules quatorze ont accepté de copuler au moins quatre fois. Parmi elles, seules dix ont rejeté au moins une fois du sperme dans leurs défécations. Toutes les autres femelles ont donc été retirées des analyses statistiques.

### **Analyses statistiques**

Aussi bien pour l'analyse du nombre de PSA que pour le nombre de défécations et de rejets de sperme, nous avons utilisé, lorsque les valeurs suivaient une loi normale, des ANOVA à mesures répétées, suivies du test post-hoc de Student-Newman-Keuls (statistiques paramétriques). Lorsque la répartition des données ne suit pas une loi normale, nous avons utilisé une ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement, également suivie par la méthode de Student-Newman-Keuls pour les tests post-hoc (statistiques non paramétriques).

## II/ Résultat de la deuxième expérimentation

### L'impact du chant sur le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement

En moyenne, les femelles ont pris  $1,45 \pm 0,39$  (moy  $\pm$  ES) PSA pour dix minutes d'écoute des chants. On note une hétérogénéité dans la répartition de ces PSA (ANOVA à mesures répétées :  $F = 4,94$  ;  $N = 10$ ,  $P = 0,020$  – Fig. 4.6). Ainsi, les femelles ont pris  $2,46 \pm 0,63$  (moy  $\pm$  ES) PSA à l'écoute des chants avec une phrase A, contre  $1,28 \pm 0,6$  (moy  $\pm$  ES) PSA à l'écoute des chants sans phrase A et  $0,61 \pm 0,23$  (moy  $\pm$  ES) à l'écoute des chants hétérosécifiques. Contrairement à la première expérience, les chants avec une phrase A ne produisent pas significativement plus de PSA que les chants sans phrase A (analyse post-hoc avec la méthode de Student-Newman-Keuls,  $P > 0,05$ ). En revanche, ces chants provoquent davantage de PSA que les chants hétérosécifiques (SNK,  $P < 0,05$ ). Les chants de canaris domestiques sans phrase A n'induisent pas plus de PSA que les chants hétérosécifiques (SNK,  $P > 0,05$ ).

### Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement des femelles en fonction du type de chants

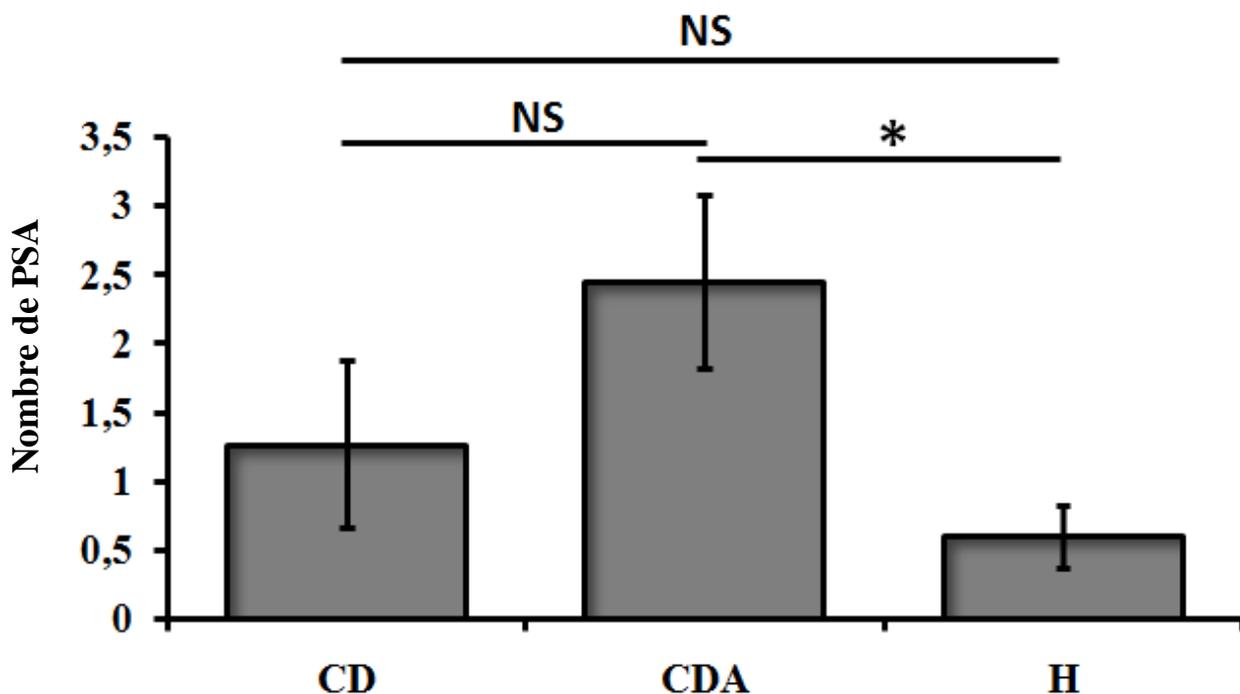


Figure 4.6 Nombre de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (moy  $\pm$  ES) produites en 10 minutes à l'écoute des différents types de chant. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétérosécifique. \*  $P < 0,05$  ; NS : Non Significatif. Aucune PSA n'a eu lieu pendant le silence.

### **L'impact du chant sur le nombre de défécations**

Dans la seconde expérience, les femelles ont produit une moyenne de  $0,89 \pm 0,13$  (moy  $\pm$  ES) défécations pour dix minutes de test après un accouplement. Le nombre de défécations est supérieur pour les chants avec phrase A que pour les autres chants et pour le silence (ANOVA à mesures répétées sur les rangs de classement :  $\chi^2 = 10,54$  ;  $N = 0$  ;  $P = 0,015$ , suivi par un test post-hoc de SNK pour les comparaisons multiples :  $N = 10$ ,  $P < 0,05$  – Fig. 4.7). Nous avons observé une moyenne de  $1,62 \pm 0,31$  (moy  $\pm$  ES) défécations pour le chant CDA,  $0,70 \pm 0,21$  (moy  $\pm$  ES) défécations pour le CD,  $0,683 \pm 0,16$  (moy  $\pm$  ES) pour le H et  $0,57 \pm 0,20$  (moy  $\pm$  ES) pour le Sil.

### **L'impact du chant sur le nombre de rejets de sperme**

En complément, le nombre moyen d'éjections de sperme est significativement supérieur pour CDA que pour les autres types de chants (ANOVA à mesures répétées :  $F = 3,52$  ;  $N = 10$ ,  $P = 0,028$ , suivi du test post-hoc de Student-Newman-Keuls pour les comparaisons multiples :  $N = 10$ ,  $P < 0,05$  – Fig. 4.8). Le nombre d'éjections de sperme en dix minutes est de  $0,38 \pm 0,04$  (moy  $\pm$  ES). Pour le CDA, ce nombre d'éjections de sperme en dix minutes est de  $0,75 \pm 0,17$  (moy  $\pm$  ES), de  $0,27 \pm 0,11$  (moy  $\pm$  ES) pour le CD, de  $0,32 \pm 0,12$  (moy  $\pm$  ES) pour le H et de  $0,17 \pm 0,09$  (moy  $\pm$  ES) pour le Sil. Au final, nous trouvons que le pourcentage de défécations contenant du sperme est similaire pour chaque type de chant (ANOVA à mesures répétées :  $F = 0,23$  ;  $N = 10$ ,  $P = 0,88$ ) :  $52,5 \pm 9,8$  % (moy  $\pm$  ES) pour le CDA,  $38,1 \pm 14,9$  % (moy  $\pm$  ES) pour le CD,  $47,9 \pm 16,5$  % (moy  $\pm$  ES) pour le H et  $36,7 \pm 18,6$  % (moy  $\pm$  ES) pour le Sil.

### **Corrélation entre les trois paramètres mesurés**

Les résultats obtenus montrent une corrélation très étroite entre le nombre de PSA produites et le nombre de défécations des femelles (test de Spearman :  $r = 0,365$  ;  $N = 76$  ;  $P = 0,001$ ). Or, ces défécations sont la condition pour que les éjections de spermes puissent avoir lieu. Une corrélation entre le nombre de

### Nombre de défécations des femelles en fonction du type de chant

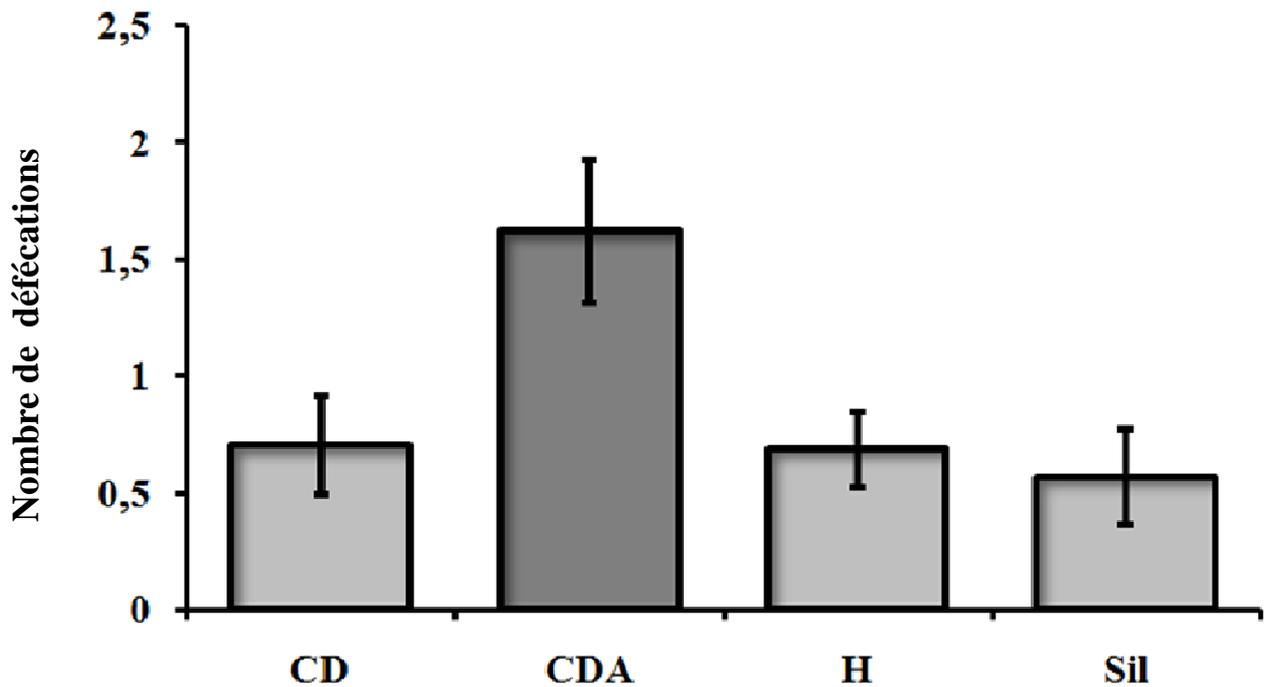


Figure 4.7 Nombre de défécations (moy ± ES) produites à l'écoute des différents types de chant. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétéros-pécifique, Sil : Silence. Une couleur différente montre une différence significative ( $P < 0,05$ ).

### Nombre d'éjections de sperme en fonction du type de chant

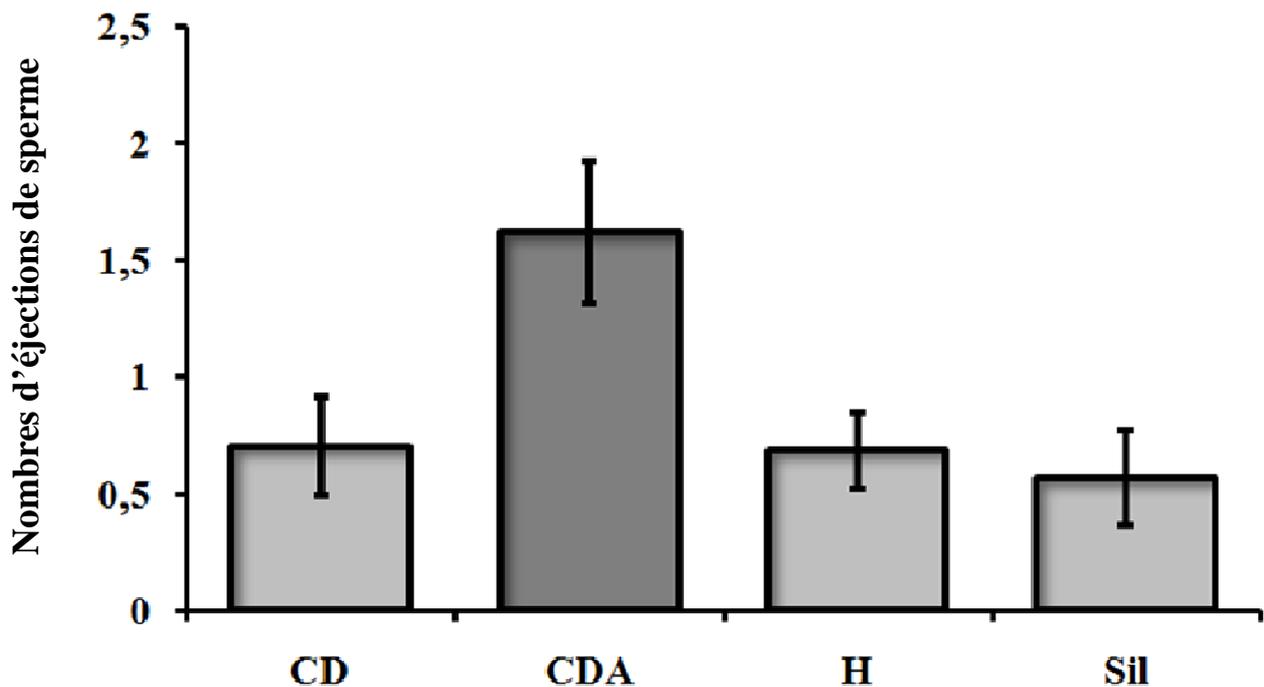


Figure 4.8 Nombre d'éjections de sperme (moy ± ES) à l'écoute des différents types de chant. CD : Canari Domestique, CDA : Canari Domestique avec une phrase A, H : Hétéros-pécifique, Sil : Silence. Une couleur différente montre une différence significative ( $P < 0,05$ ).

défécations et le nombre d'éjections de sperme est donc normale, les deux valeurs n'étant pas indépendantes ( $r = 0,501$  ;  $N = 76$  ;  $P < 0,001$ ). Le nombre d'éjections de sperme est également positivement corrélé au nombre de PSA que prennent les femelles ( $r = 0,244$  ;  $N = 76$  ;  $P = 0,034$ ).

## **Discussion la possibilité de revenir sur son choix, le choix de sperme, la copulation extra-couple**

Chez la plupart des oiseaux, la mise en place du couple ne détermine pas la fin de la sélection sexuelle, puisqu'environ 80 % des espèces ne sont pas sexuellement fidèles à leur partenaire social. Dans ces cas, la sélection sexuelle intervient encore après les accouplements. Parisot (2004) a pu démontrer que les copulations extra-couples et les paternités extra-couples ont lieu chez le canari domestique, et que les mâles les plus attractifs (chantant des phrases A) en tiraient un bénéfice en termes de succès reproducteur. Cependant, aucune étude n'a, jusqu'à présent, démontré le rôle de la sélection sexuelle post-copulatoire dans la production de jeunes avec une paternité extra-couple. Dans notre étude, nous avons pu démontrer que des processus de choix du sperme existent chez cette espèce.

En premier lieu, nous avons pu démontrer que, en jours longs, les chants de Canari Domestique avec une phrase A (CDA) avaient une influence sur la production de défécations des femelles. Ce premier résultat confirme les travaux attribuant une valeur particulière à la phrase A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). En effet, alors que les femelles produisent un nombre de défécations similaire pour les chants de Canaris Domestiques sans phrase A (CD), pour les chants Hétérospécifiques (H) et pour les périodes de silence (Sil), les femelles défèquent significativement plus souvent quand elles entendent des diffusions de chants avec une phrase A. Jusqu'à présent ce type de réponses à un chant à haute valeur attractive n'avait jamais été inventorié, puisque les réponses des femelles à l'écoute de chants attractifs étaient la production de Postures de Sollicitation à l'Accouplement (PSA- Kreutzer et al. 1991), une production de cris de contact (Nagle et al. 2002), l'accélération de la construction de nid (Kroodsma 1976), l'augmentation des taux d'androgènes déposés dans les œufs (Gil et al. 2004 ; Tanvez et al. 2004) et la quantité de vitellus et d'albumen (Garcia-Fernandez 2009).

L'intérêt de la production d'un tel comportement est le rôle qu'il peut avoir dans la

sélection sexuelle post-copulatoire. Dans la seconde expérience que nous avons réalisée, nous avons pu montrer qu'après une copulation, les déjections des femelles étaient liées à une éjection de sperme. Davies (1983), Gowaty & Buschhaus (1998), Pizzari & Birkhead (2000) et Pizzari et al. (2002) ont déjà observé ce phénomène chez les oiseaux et ont suggéré que l'éjection de sperme après la copulation était un moyen efficace pour choisir (ou influencer) le mâle fertilisant les œufs. Par ailleurs, Snook & Hosken (2004) ont montré que le sperme peut être rejeté des tubules de stockage de la femelle, en particulier s'il est inséminé depuis longtemps et qu'il a perdu de son pouvoir fécondant (Wagner et al. 2004). Dans notre étude, il est très improbable que le sperme retrouvé dans les défécations des femelles provienne des organes de stockage, car la copulation a eu lieu juste avant l'éjection. De plus, quelle que soit la provenance du sperme éjecté, le processus cognitif guidant la décision de la femelle débute par l'évaluation de la qualité du chant du mâle. Le choix cryptique directionnel est donc mis en évidence par cette expérience.

Les deux expériences de cette étude ont pu révéler que : 1) les femelles étaient capables d'évaluer la qualité du chant du mâle et pouvaient produire une réponse appropriée en décidant de déféquer avant de copuler avec le second mâle, considéré comme un meilleur partenaire (hypothèse du choix cryptique des femelles) et/ou 2) les mâles qui produisent des bons chants pouvaient induire le rejet du sperme des rivaux par les femelles en manipulant leur comportement (hypothèse de la compétition spermatique). Dans les deux cas, un mâle chantant des chants attractifs augmente ses chances de fertiliser les œufs des femelles, puisque le ratio du sperme transmis par les différents mâles n'est pas uniquement défini par la quantité inséminée (nombre d'accouplements x quantité de semence inséminée par accouplement), mais également par le résultat de l'éjection de sperme lors des défécations des femelles (nombre d'accouplement x  $\Sigma$  [quantité de semence inséminée - quantité rejetée]).

Dans la situation présente, puisque la femelle peut éliminer une partie du sperme inséminé par le premier mâle pour augmenter les probabilités que ses œufs soient fécondés par un second mâle bon chanteur, un nouvel exemple de choix cryptique directionnel est décrit. En effet, le

critère de choix de la femelle après la copulation correspond à celui qu'elle utilise avant les copulations (Birkhead & Pizzari 2002).

Le mâle et la femelle peuvent tirer chacun un bénéfice de ce phénomène. Du point de vue de la femelle, en cas de copulations multiples, il est intéressant de favoriser un « meilleur » second partenaire plutôt que le premier rencontré. Par ailleurs, comme les canaris sauvages sont des oiseaux grégaires (Newton 1972), les femelles sont probablement courtisées par plusieurs mâles (Møller & Birkhead 1993 ; Voigt et al. 2003). Il serait donc avantageux d'exercer un choix cryptique directionnel pour augmenter l'attractivité de sa descendance (Andersson 1994 ; Hill et al. 1994 ; Birkhead & Pizzari 2002). De plus, les femelles de canaris domestiques peuvent reconnaître le chant de leur partenaire (Béguin et al. 1998, 2006). Si la sélection post-copulatoire est sous leur contrôle, comme peut le suggérer les expérimentations, elles pourraient évaluer à quel point il est intéressant de se débarrasser du sperme inséminé par leur partenaire pour augmenter la diversité génétique de leur descendance (Simmons 2005). Enfin, le rejet de sperme après l'acceptation d'une copulation pourrait être une bonne stratégie pour réduire les risques dus au harcèlement sexuel (Gowaty & Buschhaus 1998).

Néanmoins, l'étude de Voigt et al. (2003) indique l'absence de paternité extra-couple dans une population de l'île de Madère. Cette fidélité des femelles peut néanmoins être due à des conditions de vie difficiles (hypothèse de la femelle contrainte – Birkhead & Møller 1996 ; Gowaty 1996), comme c'est le cas pour le serin cini (Hoi-Leitner et al. 1999). En captivité par exemple, la paternité extra-couple est assez présente et augmente le succès reproducteur des mâles dominants, c'est-à-dire, de ceux chantant des phrases A réactogènes (Tanvez et al. 2004).

Du point de vue du mâle, manipuler le comportement de la femelle peut être d'un intérêt majeur pour pouvoir fertiliser ses œufs. L'éjection de sperme grâce à l'action du mâle a été fréquemment décrite. Les mécanismes associés à cette intervention du mâle sont de nature physique chez le caloptéryx hémorroïdal (Córdoba-Aguilar 1999 ; Méndez & Córdoba-Aguilar 2004), chez l'accenteur mouchet (Davies 1983) et chez la seiche *Sepia lycidas* (Wada et al. 2005 ;

2010), mais ils peuvent également se manifester de façon chimique chez la mouche du vinaigre *Drosophila melanogaster* (Snook & Hosken 2004). Dans notre étude, les mâles pourraient manipuler le comportement de la femelle en produisant des chants de bonne qualité, et induire le rejet du sperme des compétiteurs, ce qui augmenterait le ratio de son propre sperme. Les mâles capables de produire de bons chants seraient donc plus compétitifs pour la compétition spermatique et bénéficieraient d'un ratio de spermatozoïdes supérieur dans les voies génitales des femelles (Pizzari 2004) en plus de bénéficier d'une attractivité élevée avant les accouplements. Il est cependant difficile de déterminer quel sexe est à l'origine de ce processus post-copulatoire. Il semble néanmoins raisonnable de penser que ce comportement se situe à la limite entre la compétition spermatique et le choix cryptique de la femelle.



# Discussion générale

## **I/ Choix et condition de la femelle**

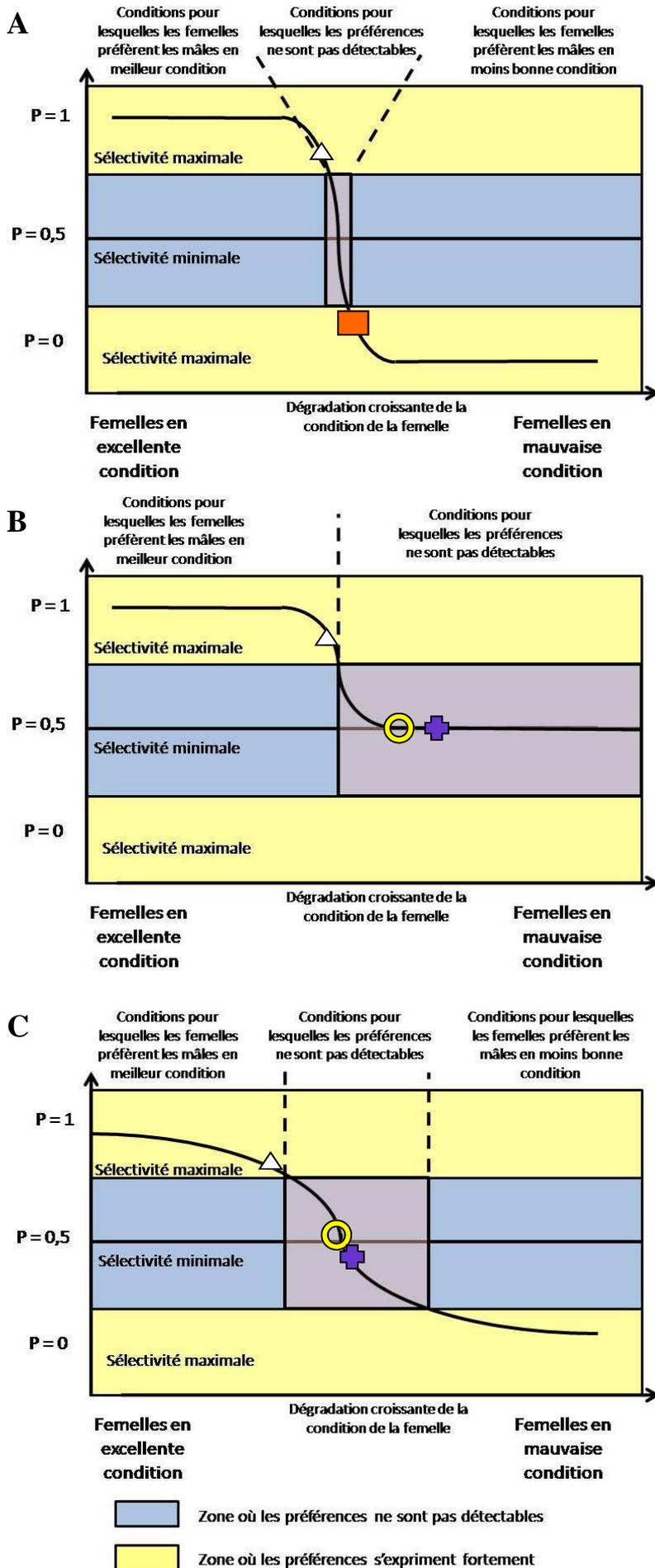
Nos résultats montrent que le choix du partenaire chez le canari domestique suit le modèle théorique prédisant une baisse de la sélectivité chez les femelles en moins bonne condition. Deux expériences nous permettent de soutenir cette hypothèse. Dans la première, les femelles en condition altérée par le raccourcissement de leurs ailes se sont montrées moins sélectives que celles du groupe contrôle. Dans la seconde, c'est une différence dans la qualité du régime alimentaire qui a eu un impact sur la sélectivité des femelles.

Il n'est pas surprenant que les conditions d'alimentation modifient le comportement des individus. Sa limitation ou sa qualité insuffisante est d'ailleurs une technique utilisée pour altérer expérimentalement la condition physique chez des arthropodes (Hedrick 2005 ; Cotton et al. 2006b ; Edvardsson 2007 ; Barnes et al. 2008). Des études sur ces groupes ont d'ailleurs déjà montré une baisse de sélectivité des femelles lorsqu'elles sont élevées avec une nourriture moins riche (Cotton et al. 2006b ; Hebets et al. 2008). Cependant, une différence majeure existe entre nos expérimentations et ces études. Dans nos expériences, les deux groupes de femelles de canaris domestiques n'ont connu une différence d'alimentation qu'à l'âge adulte. Elle n'intervient pas dans le développement des oiseaux. La manipulation de la condition des femelles n'est que transitoire et non permanente comme dans les études précédemment citées.

La condition de la femelle intervient dans le choix du partenaire à plusieurs niveaux. Si l'évaluation de la qualité des mâles est coûteuse, comme c'est le cas chez les gobe-mouches noirs (Slagsvold et al. 1988 ; Alatalo et al. 1988), alors la femelle doit d'autant plus limiter son investissement qu'elle se trouve dans une condition non optimale (Jennions & Petrie 1997 ; Widemo & Saether 1999 ; Qvarnström 2001 ; Cotton et al. 2006a). Dans un système social monogame, comme c'est le cas chez le canari sauvage, des coûts liés à la compétition intra-sexuelle s'ajoutent à ceux de la recherche d'un partenaire (Jennions & Petrie 1997). Les femelles

en meilleure condition peuvent se montrer plus agressives envers leurs concurrentes moins compétitives (Slagsvold et al. 1992 ; Höglund & Alatalo 1995 ; Karvonen et al. 2000). Un intérêt des femelles en moins bonne condition serait de rediriger leur choix vers des mâles moins attractifs pour lesquels la compétition est moins sévère (Riebel et al. 2009). Les expériences de Holveck & Riebel (2010) ont montré que les femelles de diamant mandarin *Taeniopygia guttata* en mauvaise condition physique sont plus attirées par les chants des mâles en mauvaise condition, alors que les femelles en bonne condition préfèrent les chants des mâles en bonne condition. De façon similaire, les expériences de Burley & Foster (2006) ont quant-à-elles pu montrer que des femelles dont les plumes des ailes ont été raccourcies ne montrent plus de préférences pour les mâles attractifs. Alors que la première expérience (Holveck & Riebel 2010) montre une inversion des préférences des femelles, la seconde (Burley & Foster 2006) ne permet pas de conclure s'il s'agit d'une sélectivité amoindrie ou d'une absence de préférence. Dans notre expérience, nous montrons que les femelles de canaris domestiques aux plumes des ailes coupées continuent de préférer les chants attractifs, mais que l'expression du choix est moins forte que pour les femelles aux plumes intactes.

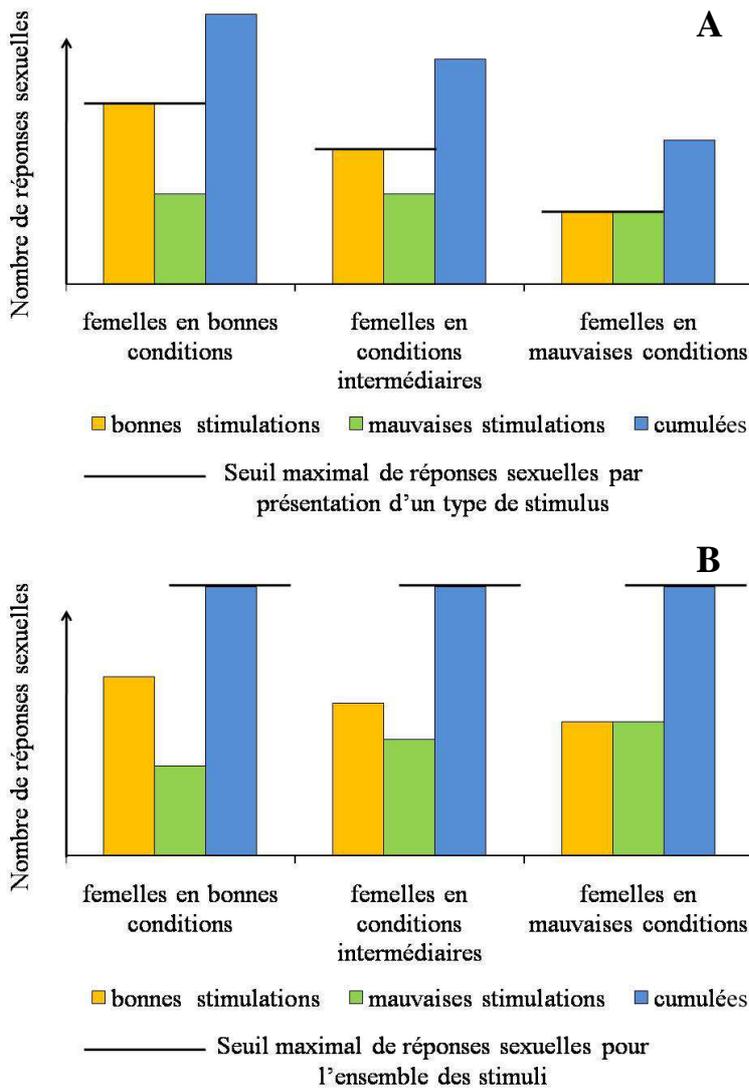
Ensemble, ces études démontrent que les conditions dans lesquelles se trouvent les femelles peuvent largement modifier leur stratégie de choix. Deux stratégies différentes se dessinent alors. Lors de la première, les femelles en mauvaise condition inversent leur choix, en délaissant les mâles qu'elles auraient choisis en condition standard (Fig 5.1A). Au contraire, dans la seconde, les femelles réduisent leur sélectivité, jusqu'à ne montrer aucune préférence (Fig 5.1B). Ces deux stratégies peuvent conduire à des résultats similaires mais diffèrent singulièrement par leur mécanisme de mise en place. Si l'étude de Holveck & Riebel (2010) démontre clairement que les femelles de cette expérience utilisent la première situation (Fig 5.1A), avec une inversion des préférences, en revanche, nos études et celle de Burley & Foster (2006) ne permettent pas d'affirmer avec certitude que nos femelles utilisent uniquement la deuxième stratégie. En effet, il est possible que nos femelles n'utilisent pas uniquement une des deux



**Figure 5.1** Modèles possibles des variations de choix de partenaire dépendant de la condition de la femelle. **A.** 1<sup>er</sup> type de stratégie : Les femelles en mauvaise condition orientent leurs choix vers les mâles possédant des Caractères Sexuels Secondaires (CSS) faiblement attractifs de façon rapide. Le passage d'un état sélectif pour les bons CSS à un état sélectif pour les mauvais CSS se fait avec une transition brève. **B.** 2<sup>ème</sup> type de stratégie : Les femelles en mauvaise condition réduisent leur sélectivité. Leur préférence n'est jamais orientée vers les mâles avec de mauvais CSS. **C.** 1<sup>er</sup> type de stratégie, avec des changements de préférences plus progressifs. Les femelles en mauvaise condition orientent leurs choix vers les mâles possédant des CSS faiblement attractifs de façon progressive. Pour une altération modérée (ou transitoire) de la qualité des femelles, il n'est pas possible de définir la stratégie de modification de leurs choix (A ou B) **P**: Proportion de réponses sexuelles pour le choix du stimulus de bonne qualité sur le nombre total de réponses. Situations dans lesquelles peuvent se trouver les femelles de l'expérience de ○ Burley & Foster (2006), de ■ Holveck & Riebel (2010), △ des femelles aux plumes des ailes raccourcies et + des femelles avec une nourriture moins diversifiée.

stratégies mais conjuguent les deux. Dans ce cas, la transition d'un choix pour des signaux à forte valeur attractive ne se ferait pas de façon brutale, mais plus progressivement (Fig 5.1C). La différence entre nos résultats et ceux de Burley & Foster (2006) d'une part et ceux de Holveck & Riebel (2010) d'autre part proviendrait d'une altération plus profonde des conditions des femelles. La procédure utilisée par Holveck & Riebel (2010) laisse d'ailleurs envisager cette éventualité. Les femelles de cette expérience ont été soumises à un stress précoce, durant leur développement. Leur condition n'est donc pas altérée provisoirement à la suite d'une intervention réversible, mais à long terme, pour toute la durée de leur vie (Riebel et al. 2009). Il est donc possible que nos femelles utilisent également une stratégie du premier type, avec inversion des préférences, en complément de celle du second type, avec diminution progressive de la sélectivité (Fig. 5.1C). L'analyse de la variation de la masse corporelle dans les deux groupes nous révèle d'ailleurs que ces femelles subissent une influence significative mais néanmoins très faible, des conditions dans lesquelles elles ont été maintenues. Des études complémentaires, avec une modification plus profonde des conditions des femelles sont donc nécessaires pour répondre à cette question, mais se heurtent à des questions éthiques et méthodologiques.

Notre étude a par ailleurs pu démontrer que, comme chez les diamants mandarins (Burley & Foster 2006), les femelles de canaris domestiques peuvent évaluer leur propre condition. En majorité, les études indiquant une baisse de la sélectivité des individus vis-à-vis des Caractères Sexuels Secondaires (CSS) du sexe opposé sont liées au coût directement induit par le choix (Slagsvold et al. 1988 ; Milinski & Bakker 1992 ; Wong & Jennions 2003). Dans ces études, le choix d'un partenaire nécessite une dépense énergétique liée aux déplacements des individus. Au contraire, l'indicateur de préférences que nous utilisons lors de nos expériences est la Posture de Sollicitation à l'Accouplement (PSA). Que celle-ci soit coûteuse ou pas reste une question en suspens. Néanmoins, si elle nécessitait une dépense énergétique importante, le nombre de PSA prises par les femelles en conditions non optimales serait moindre que le nombre de PSA prises par les femelles en conditions standards. Dans ce cas, si un seuil maximal de réponses sexuelles



**Figure 5.2 Graphiques théoriques expliquant comment la condition des femelles peut intervenir sur le choix du partenaire. A. Intervention d'une limitation physiologique. Le seuil maximal de réponses sexuelles pour la présentation de la femelle dépend de la condition de la femelle. L'abaissement de ce seuil provoque une disparition de la sélectivité. B. Intervention de processus cognitifs. Le nombre de réponses sexuelles que peuvent prendre les femelles pour l'ensemble des présentations de stimuli ne varie pas en fonction de leur condition. Les femelles aux plumes des ailes raccourcies et celles moins bien nourries suivent le second schéma, car leur motivation sexuelle (nombre total de réponse) n'est pas affectée par l'altération de leur condition.**

pour deux minutes de test existe, ce seuil serait inférieur pour les femelles en condition altérée. Comme le nombre de PSA est supérieur pour les chants avec une phrase A16, le seuil serait donc plus fréquemment atteint pour ce type de chant (Fig 5.2A). Le nombre de PSA prises à l'écoute du chant avec phrase A16 serait donc davantage diminué que pour le chant avec phrase A8. Comme nous n'observons pas de baisse significative du nombre de PSA prises, nous pouvons supposer que cette réponse comportementale n'est pas limitée par la condition de la femelle (Fig 5.2B). De même, les conditions de maintenance des oiseaux éliminent tous les coûts supplémentaires qui pourraient influencer les femelles (les coûts liés aux conflits entre les individus ont été réduits au minimum par la maintenance en cage individuelle et par le fait que les femelles n'ont pas besoin de se déplacer pour marquer leurs préférences...). Comme Burley & Foster (2006), nous

suggérons donc que les femelles peuvent évaluer leur propre condition, et, en fonction de celle-ci, ajuster leurs réponses sexuelles de façon à tendre vers une stratégie évolutivement stable (Emlen & Oring 1977), chaque femelle tendant vers une sélectivité optimale. Dans notre cas, la stratégie optimale serait, pour une femelle en bonne condition, occupant un statut social élevé, et courtisée par de nombreux mâles, d'être très sélective à l'égard de ses partenaires potentiels. Comme cette femelle a un large choix de mâles, elle peut décider de ne s'accoupler qu'avec les meilleurs d'entre eux, afin de tirer profit de ses qualités pour elle-même, ou pour ses descendants (Andersson 1994). En revanche, puisque les meilleurs mâles sont moins susceptibles de parader devant une femelle en moins bonne condition, peu attractive et occupant un statut social peu élevé, celle-ci est contrainte d'accepter des mâles en moins bonne condition, qui ne peuvent pas prétendre aux meilleures femelles, sous peine de rester non appariées. Dans le cas de femelles en très mauvaise condition, celles-ci peuvent optimiser leur reproduction en cherchant en préférence à s'accoupler avec les mâles les moins attractifs. Ces mâles ne peuvent prétendre aux meilleures femelles et sont donc disponibles. En agissant de la sorte, et en évitant autant que possible la compétition avec les autres femelles et le refus des meilleurs mâles, les femelles en mauvaise condition peuvent ainsi accélérer les processus d'appariement et de reproduction (Holveck & Riebel 2010), ce qui a pour effet l'augmentation du succès reproducteur (Perrins 1970 ; Rowe et al. 1994b ; Smith and Bruun 1998).

## **II/ Choix de la femelle et contexte**

La recherche du choix optimal n'est pas seulement dépendant de la condition des femelles. L'investissement dans l'évaluation des partenaires peut ne pas apporter les mêmes coûts et bénéfices dans toutes les situations. Comme ce qui a été dit précédemment (voir p. 57), différents contextes environnementaux et sociaux peuvent modifier la sélectivité des femelles (Jennions & Petrie 1997). Dans notre étude, nous avons pu montrer un pic de réponses sexuelles superposé au pic de fertilité de la femelle. Nous avons également pu observer un pic de sélectivité des femelles

lors de cette même période, même si celui-ci est moins marqué, et que les préférences des femelles ne sont que peu influencées par le jour du cycle de ponte. Le taux de réponses maximal se situe entre les jours J-3 et J-1, et la plus forte sélectivité est atteinte au jour J-1. L'approche de la ponte a donc un effet stimulant sur les réponses sexuelles des femelles. En effet, les accouplements peuvent avoir lieu jusqu'à six jours avant la date de ponte et conduire à une fécondation (Birkhead et al. 1997). En revanche, il est certain que le pouvoir fécondant du sperme inséminé diminue avec le temps passé dans les tubules de stockage des femelles (Birkhead & Møller 1998 ; Wagner et al. 2004). Il existe donc un moment optimal pour l'accouplement (Birkhead 2002), qui se situe peu de temps avant que l'œuf ne soit plus fécondable par les spermatozoïdes nouvellement inséminés (Birkhead 1997 ; Møller & Birkhead 1998). Un accouplement trop hâtif a comme effet la sénescence des gamètes mâles et le risque de copulations ultérieures par la femelle, qui impliquerait une perte de paternité due au plus fort potentiel reproducteur du dernier éjaculat inséminé (Price et al. 1999 ; Pizzari 2004) chez les oiseaux. Trop tardive, la coquille des œufs est déjà formée, la rencontre des gamètes est donc impossible. Le moment optimum pour les accouplements semble donc se situer durant les quelques jours précédant la ponte du premier œuf. De la même façon, il semble que l'intérêt d'être sélective pour la femelle connaisse une inflexion particulière durant cette période, même si nos résultats ne permettent pas d'être catégoriques sur ce point.

En revanche, contrairement à nos attentes, nous ne trouvons pas que les femelles produisent significativement plus de réponses pour une quelconque période de la journée. Les études de terrain sur le rythme circadien des parades sexuelles des oiseaux au cours de la journée ont pu montrer que les mâles sont particulièrement actifs à l'aube en formant des chœurs matinaux (Staicer et al. 1996 ; Amrhein et al. 2004, Amrhein & Erne 2006 ; Dalziell & Cockburn 2008) et cherchent des copulations extra-couples (Dalziell & Cockburn 2008). Une étude de Poesel et al. (2006), en particulier, a pu montrer que les mâles de mésange bleue les plus matinaux augmentaient leurs chances de gagner des fertilisations extra-couples. Nous pensons donc que les

femelles allaient se montrer plus réceptives et plus sélectives pendant cette période qui semble jouer un rôle important dans le choix des partenaires sexuels. Cependant, nos résultats ne montrent aucune variation quotidienne dans le nombre de réponses au cours de la journée. En revanche, l'analyse des choix des femelles montrent que celles-ci choisissent davantage les chants avec une phrase A16 que les chants avec une phrase A8 à tous les horaires de la journée, à l'exception de l'après-midi, et qu'elles sont par ailleurs plus sélectives en fin de matinée que l'après-midi.

Par ailleurs, les études de Delville et al. (1986) suggèrent que deux facteurs peuvent expliquer la variation journalière des réponses des femelles. Il s'agit 1) du comportement du mâle et 2) de l'état hormonal dans lequel se trouve la femelle suite à la ponte de son œuf, durant la matinée. Or, dans notre étude, les comportements des mâles ne peuvent pas influencer ceux des femelles, car celles-ci sont confrontées à des playbacks. De plus, les femelles de canari domestique ne pondent que peu d'œufs au cours d'un cycle de ponte (de trois à cinq œufs) et la grande majorité de leurs comportements sexuels a lieu avant la ponte du premier œuf. Les réponses sexuelles dénombrées pendant la période de ponte des œufs étant très faible en comparaison de la période la précédant, il se peut qu'elle n'ait pas influencé de façon significative l'ensemble des résultats.

Enfin, nous trouvons que les femelles investissent de façon décroissante dans la reproduction lors des différents cycles de ponte. Le nombre de PSA, d'abord important, devient de plus en plus faible. Cela peut être dû au fait que le nombre d'œufs pondus est lui aussi de plus en plus faible. Ainsi, les périodes pendant lesquelles les femelles sont fécondes, et donc, pendant lesquelles elles produisent des PSA sont raccourcies. Une autre explication consisterait à admettre que le bénéfice de pondre et d'élever des jeunes tardivement dans la saison est moindre qu'en début de saison. En effet, les jeunes éclos tardivement ayant moins de temps pour se développer et accumuler des réserves avant l'hiver peuvent avoir une espérance de vie plus faible. Il est par ailleurs démontré que les jeunes nés plus tard dans la saison avaient moins de chance de survie que les jeunes éclos précocement (Perrins 1970 ; Rowe et al. 1994b ; Smith and Bruun 1998). Un

investissement intense dans la reproduction tardive peut donc être une stratégie à la fois risquée et peu avantageuse car elle produit chez la femelle une fatigue physiologique. La baisse du nombre d'œufs pondus et du nombre de PSA pourrait donc traduire un moins grand investissement général dans la reproduction. Nous pouvons également suggérer que le pic de concentrations d'hormones sexuelles dans le plasma sanguin, arrivant en général au début de la période de reproduction, diminue au fil du temps et que la baisse du nombre de PSA traduise donc une baisse de motivation sexuelle (Delville et al 1986).

En revanche, la sélectivité ne diffère pas significativement d'un cycle de ponte à l'autre. Nous trouvons cependant que les femelles, qui exercent un choix pour les chants avec la phrase A16 lors des deux premiers cycles de ponte ne montrent plus de préférence pour ce type de chant lors du troisième cycle. Ces deux résultats paraissent se contredire. Mais nous pouvons expliquer cette opposition en arguant que, lors du troisième cycle de ponte, les femelles ont produit moins de PSA que lors des deux premiers. Ainsi, si la sélectivité des femelles n'a que peu changée, le nombre plus faible de PSA limite la puissance du test statistique.

Des études de terrain ont démontré que le succès reproducteur des passereaux était supérieur au début de la saison de reproduction qu'à la fin (Perrins 1970 ; Rowe et al. 1994b ; Smith and Bruun 1998). Si tel est le cas, il serait plus important d'être sélectif en début qu'en fin de saison, puisque les premières couvées sont plus susceptibles d'aboutir. Or nos résultats ne sont pas en accord avec ce principe. Les femelles gardent la même sélectivité quelle que soit le cycle de ponte. Néanmoins, il convient de rappeler que les jeunes issus de pontes tardives en nature sont confrontés à une diminution globale de la ressource en nourriture. En laboratoire, les oiseaux ont de la nourriture *ad libitum*, et, de fait, les femelles semblent s'investir autant dans chaque cycle de reproduction.

Nous ne trouvons donc qu'un impact limité du contexte temporel sur la sélectivité des femelles. Il en va de même pour le contexte social dans lequel se trouvent les femelles. Dans l'expérience concernant le rang social, nous avons voulu observer l'influence du facteur de

sélection intra-sexuelle chez la femelle, dans le choix du partenaire. Ce facteur semble être primordial chez de nombreuses espèces (Jennions & Petrie 1997), notamment chez les espèces formant des leks (Höglund & Alatalo 1995). Durant nos tests, nous avons disposé les femelles des deux groupes (dominantes et subordonnées) en cages individuelles. Nous leur avons présenté des leurres (les chants des mâles) en les séparant par une paroi opaque. Dans ces conditions, les femelles ne sont pas en compétition les unes avec les autres pour l'accès aux mâles. Pour fonctionner, cette expérience nécessite donc une auto-évaluation de son rang social par la femelle lors des pré-tests, ainsi qu'une persistance de cette évaluation, malgré l'isolement. Or, les groupes ne se sont démarqués l'un de l'autre ni par le nombre de PSA prises par les femelles, ni par leur choix, ni par leur sélectivité.

Deux interprétations sont donc possibles pour expliquer cette absence de différence. Une première interprétation serait le fait que les femelles produisent des réponses similaires en termes de quantité et de qualité malgré une évaluation de leur appartenance à des rangs sociaux différents. Dans ce cas, il faudrait en conclure que l'appariement assorti, décrit chez les diamants mandarins (Clayton 1990) et les canaris domestiques (Parisot 2004), n'est pas le résultat d'une diminution de sélectivité de la part des femelles mais d'une sélectivité des mâles ou de conflits intra-femelles. Dans un second cas, les femelles ne garderaient en mémoire leur situation hiérarchique que pendant le temps où elles sont en réelle compétition avec les autres femelles. La répétition des interactions sociales serait donc une condition nécessaire pour le maintien de la hiérarchie, et pour l'ordre d'accès aux mâles. Des études ont d'ailleurs pu montrer que la dominance d'un individu sur un autre est souvent loin d'être définitive et peut être rompue par l'intervention d'un troisième protagoniste (Chase et al. 2003) ou par un changement du contexte des interactions (Hsu & Wolf 1999). Il est donc possible que les femelles s'étant évaluées à un certain rang social ne se sentent plus y appartenir dans des conditions de maintenance différentes.

Apparemment, cette deuxième interprétation serait en contradiction avec les résultats du premier chapitre. Néanmoins, deux types de processus peuvent intervenir dans l'auto-évaluation

que les animaux font d'eux-mêmes. En effet, celle-ci peut être absolue (par rapport à elles-mêmes) ou relative (par rapport aux autres individus). Aussi, il est possible que, chez le canari domestique, une auto-évaluation de sa condition se fasse de façon absolue (incapacité à voler, nourriture peu diversifié) et que l'auto-évaluation de son rang social se fasse au contraire de façon relative (le statut de dominance ne se déterminant qu'en présence de congénères). Ainsi, lors des périodes de test en cages individuelles, il est possible que les femelles gardent en mémoire leur condition, mais s'affranchissent du contexte social.

De même, la faible variation de la sélectivité des femelles lors de l'étude du rythme circadien, de la date ou des cycles de ponte peut provenir de l'isolement des femelles. Les différences n'apparaîtraient alors qu'en conditions naturelles en contact avec les autres individus, en particulier en réponse aux comportements de parade des mâles (Delville et al. 1986).

Il convient également de noter que durant toutes nos expériences, il n'y a eu aucune différence apparente dans le nombre de réponses sexuelles que prennent les différents groupes de femelles. La motivation sexuelle n'a donc été affectée ni par la condition de la femelle, ni par le contexte social. L'investissement lié au choix du partenaire semble donc largement plus variable que celui lié aux accouplements.

De plus, quel que soit le groupe d'oiseaux testé et quelle que soit la période du cycle pendant laquelle il est testé, les choix des femelles ont toujours été dirigés vers les chants avec une phrase A16. Les préférences qui lui sont liées sont issues des prédispositions des femelles de canari domestique (Pasteau et al. 2004, 2007, 2009) et sont donc fortement répétables. En revanche, la sélectivité peut être fortement modifiée par les conditions expérimentales. L'expression des préférences peut donc ne pas être systématiquement orientée vers les chants avec une phrase A16. Cependant, lors d'une absence de choix clairement exprimée par les femelles de canaris domestiques, nos expériences semblent montrer que c'est la baisse de sélectivité plutôt qu'une absence de réelle préférence qui soit à incriminer.

### **III/ Le choix de sperme par les femelles de canaris domestiques**

Enfin, nous avons également mis en avant un phénomène de sélection sexuelle post-copulatoire dont le mécanisme est le rejet de sperme dans les défécations. Le rejet de sperme intervenant dans notre expérience juste après l'accouplement indique que les femelles peuvent rejeter la semence des mâles très longtemps avant le processus de fécondation (Pizzari & Birkhead 2000). Un rejet (Davies 1983 ; Wagner et al. 2004) ou une destruction du sperme (Cordoba-Aguilar 1999 ; Snook & Hosken 2004) plus tardive n'est cependant pas à exclure.

Une question restée en suspens, et probablement non soluble actuellement, est de savoir si le mécanisme de sélection sexuelle post-copulatoire est sous l'influence du mâle (compétition spermatique) ou de la femelle (choix cryptique). Le premier cas définirait un phénomène de manipulation comportementale par l'intermédiaire du chant. Comme la production de chants hautement attractifs reste indispensable, la femelle ne serait cependant pas perdante lors de cette manipulation. Dans le second cas, la femelle déciderait de rejeter le sperme du mâle A si elle rencontre un mâle B qui émet des chants plus attractifs. Comme le choix cryptique correspond alors au choix pré-copulatoire de la femelle, ce choix est qualifié de directionnel. La femelle augmente donc le potentiel attractif de sa descendance en favorisant la fécondation de ses œufs par des mâles hautement attractifs.

### **IV/ Bilan et ouverture**

Cette thèse apporte de nouvelles données concernant le choix du partenaire par les femelles. Depuis Darwin (1871), l'influence des préférences des femelles pour certains types de caractères des mâles a été considérée comme un facteur essentiel dans l'évolution des phénotypes des mâles. Avec la sélection naturelle, la sélection sexuelle est le principal moteur du développement des Caractères Sexuels Secondaires (CSS – Fisher 1930 ; Andersson 1994). Cependant, une question plus récente est soulevée par la variabilité des préférences des femelles (Jennions & Petrie 1997 ; Widemo & Saether 1999 ; Cotton et al. 2006a). En effet, le fait que les préférences des femelles

soient dépendantes de leur condition et du contexte limite leur effet sur l'évolution des CSS.

Dans de nombreux cas, le contexte et la condition peuvent être liés l'un à l'autre. Par exemple, le contexte social affecte le nourrissage des individus (Parisot 2004 ; Hoppitt & Laland 2008) et donc leur condition. A l'inverse, dans un environnement inhospitalier (par exemple avec peu de ressources alimentaires), c'est la condition des femelles qui peut être affectée par le contexte. Ainsi, le cadre théorique prédirait, dans de tels habitats, une baisse générale de la sélectivité des femelles pour les mâles possédant les meilleurs CSS. Dans ces situations, les pressions environnementales favoriseraient les mâles n'exhibant pas ou peu de CSS. Le contexte et la condition limiteraient donc leur développement soit directement, par le coût imposé, soit indirectement en jouant sur les préférences des femelles. Un exemple typique de cette situation est donné par le xipho. En cas de risque accru de prédation, les femelles préfèrent s'apparier avec des mâles moins attractifs mais, également moins susceptibles d'attirer des prédateurs (Johnson & Basolo 2003 ; Rosenthal et al. 2001). Ainsi, les mâles possédant des CSS très développés sont désavantagés car le coût de leur expression n'est pas contrebalancé par un succès reproducteur plus important. La disparition ou la baisse de l'expression de ces CSS dans les zones à forte densité de prédateur est donc prévisible.

Des situations intermédiaires sont tout aussi susceptibles de se produire. En effet, un environnement contraignant n'affecte pas tous les individus de la même façon. Les individus possédant la meilleure qualité génétique sont moins sensibles à un durcissement des conditions environnementales (David et al. 2000 ; Cotton et al. 2006a). Par conséquent, la forte sélectivité des femelles possédant une bonne qualité génétique se maintient davantage que celle des individus moins vigoureux. En parallèle, des conditions défavorables affectent moins le développement des CSS de mâles de bonne qualité génétique que les autres (David et al. 2000). Il existe donc, dans ces cas, une grande variance dans les populations, à la fois dans l'expression des CSS des mâles, et dans les préférences des femelles.

Cette situation est particulièrement intéressante du point de vue évolutif. Dans des

populations, des phénotypes très différents coexistent au sein de chaque sexe . Les meilleures femelles (très sélectives) montrent des préférences marquées pour les mâles de bonne qualité (possédant des CSS attractifs). En revanche, les moins bons mâles ne parviennent à attirer que des femelles peu sélectives, possédant une mauvaise qualité génétique. Sur plusieurs générations, deux lignées peuvent donc se créer avec peu de brassage génétique entre elles. Ces mécanismes se trouvent à l'interface de la sélection sexuelle et de la sélection naturelle. L'évitement, par les individus possédant de bonnes qualités, des appariements avec ceux dont le patrimoine génétique est moins avantageux, conduit à l'isolement des moins bons individus. Il est donc probable que les compétitions pour l'accès aux ressources spatiales ou alimentaires leur soient défavorables, et qu'à terme, ces individus moins compétitifs disparaissent (Darwin 1859). La sélection des gènes avantageux au sein d'une population se fait donc directement par la sélection naturelle et indirectement, par l'intermédiaire du choix de partenaire.

Cette thèse suggère également l'importance que peut avoir la femelle sur le développement des CSS grâce à la sélection sexuelle post-copulatoire. Dans les espèces où les femelles ont plusieurs partenaires, une compétition spermatique se met en place (Birkhead & Møller 1992, 1996 ; Birkhead & Pizzari 2002). Une coévolution entre l'éjaculat des mâles et les mécanismes de sélection des femelles conduit 1) à une augmentation du pouvoir fécondant des mâles et 2) à une résistance de plus en plus efficace de la femelle vis-à-vis des spermatozoïdes (Thornhill & Gangestad 1996 ; Simmons 2005). Or, les spermatozoïdes des mâles préférés ne sont pas forcément plus efficaces que ceux des mâles moins attractifs (Froman et al. 2002). Ainsi, les femelles risquent de donner naissance à des jeunes qui hériteront de caractères non voulus.

Des réponses comportementales, après accouplement, permettent de pallier à ce handicap. Dans leurs défécations, les femelles de poules domestiques rejettent plus fréquemment le sperme des mâles non choisis que celui des mâles choisis (Pizzari & Birkhead 2000 ; Pizzari 2004). Le rejet plus systématique de sperme par les femelles de canaris domestiques à l'écoute d'un chant de bonne qualité, après une copulation avec un mâle, semble également indiquer l'existence de choix

cryptique « directionnel » chez cette espèce. Si la femelle copule avec plusieurs mâles lors de sa période de reproduction, ce type de choix de sperme accentue les processus d'emballement dans le développement des CSS, puisque les mâles possédant un chant de mauvaise qualité ont peu de chances de féconder les œufs de la femelle, même s'ils parviennent à s'accoupler avec elle. Ainsi, chez cette espèce, non seulement, les mâles produisant des chants de bonne qualité sont plus fréquemment acceptés par les femelles, mais en plus, celles-ci favorisent leur fécondation par ces mâles, si elles ont auparavant copulé avec des mâles moins attractifs.

La sélection sexuelle a conduit à l'apparition des CSS chez les mâles et au développement de préférences associées chez les femelles. Le compromis qui existe entre l'exagération des traits des mâles et des choix des femelles est régulé par des processus complexes faisant largement intervenir les femelles. Le degré d'expression des préférences des femelles détermine l'intensité de l'expression des CSS chez les mâles (Bakker 1993). Les conditions et le contexte peuvent modifier le choix et les préférences des femelles qui tendent à optimiser le bénéfice des efforts investis dans la reproduction et à adapter leur stratégie. Ainsi, les différences phénotypiques entre les individus femelles permettent une certaine plasticité des CSS des mâles. Cette variabilité est elle-même garante des possibilités d'évolution des traits intervenant dans le choix du partenaire (Darwin 1871).



## Références

- Aebischer, A., Perrin, N., Krieg, M., Studer, J. & Meyer, D. R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian biology*, **27**, 143-152.
- Alatalo, R. V., Carlson, A. & Lundberg, A. 1988. The search cost in mate choice of the pied flycatcher. *Animal Behaviour*, **36**, 289-281.
- Alcock, J. 2004. Understanding bird behavior. In: *Handbook of bird biology* (Ed. by Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. Jr. & Bonney, R.), pp. 6.1-6.98. New York: Princeton University Press.
- Amrhein, V. & Erne, N. 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Animal Behaviour*, **71**, 1075-1080.
- Amrhein, V., Kunc, H. P. & Naguib, M. 2004. Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *The Auk*, **121**, 110-117.
- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. & Leboucher, G. 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Animal Behaviour*, **76**, 971-982.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Andersson, M. 1995. Evolution of reversed sex roles, sexual size dimorphism, and mating system in coucals (Centropodidae, Aves). *Biological journal of the Linnean society*, **54**, 173-181.
- Arnott, G. & Elwood, R. W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contest. *Animal Behaviour*, **77**, 991-1004.
- Baker, M. C., Spittler-Nabors, K. J. & Bradley, D. C. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science*, **214**, 819-821.
- Baker, R. R. & Bellis, M. A. 1988. 'Kamikaze' sperm in mammals? *Animal Behaviour*, **36**, 936-939.
- Bakker, T. C. M. 1993. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature*, **363**, 255-257.
- Bakker, T. C. M. 1999. The study of intersexual selection using quantitative genetics. *Behaviour*, **136**, 1237-1265.
- Bakker, T. C. M. & Pomiankowski, A. 1995. The genetic basis of female mate preferences. *Journal of evolutionary biology*, **8**, 129-171.
- 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.
- Baptista, L. & Morton, M. L. 1981. Interspecific song acquisition by a white-crowned sparrow. *The Auk*, **98**, 383-385.
- Baptista, L. & Morton, M. L. 1988. Song learning in montane white-crowned sparrows: from whom and when? *Animal Behaviour*, **36**, 1753-1764.
- Barnes, A. I., Wigby, S., Boone, J. M., Partridge, L. & Chapman, T. 2008. Feeding, fecundity and lifespan in female *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **275**, 1675-1683.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368.
- Beckers, G. J. L., Suthers, R. A. & Ten Cate, C. 2003a. Pure-tone birdsong by resonance filtering of harmonic overtones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 7372-7376.
- Beckers, G. J. L., Suthers, R. A. & Ten Cate, C. 2003b. Mechanisms of frequency and amplitude modulation in ring dove song. *The journal of experimental biology*, **206**, 1833-1843.
- Beecher, M. D., Medvin, M. B., Stoddard, P. K. & Loesche, P. 1986. Acoustic adaptation for parent-offspring recognition in swallows. *Experimental biology*, **45**, 179-193.
- Béguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. & Kreutzer, M. 2006. Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta ethologica*, **9**, 65-70.
- Béguin, N., Leboucher, G. & Kreutzer, M. 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **135**, 1185-1186.
- Berglund, A. 1993. Risky sex: male pipefishes mate at random in the presence of a predator. *Animal Behaviour*, **46**, 169-175.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological journal of the Linnean society*, **58**, 385-399.
- Berglund, A., Rosenqvist, G. & Svensson, I. 1986. Reversed sex roles and parental energy investment in zygotes of two pipefish (Syngnathidae) species. *Marine ecology progress series*, **29**, 209-215.
- Bermúdez-Cuamatzin, E., Rios-Chelén, 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.
- Bikhchandani, S., Hirshleifer, D. & Welch, I. 1992. A theory of fads, fashion, custom and cultural changes in information cascades. *Journal of Political Economics*, **100**, 992-1026.
- Bilde, T., Tun, C., Elsayed, R., Pekar, S. & Toft, S. 2007. Nuptial gifts of male spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation? *Animal Behaviour*, **73**, 267-273.

- Birkhead, T. R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. In: *Sperm competition and sexual selection* (Ed. by Birkhead, T. R. & Møller, A. P.), pp. 579-622. London: Academic Press.
- Birkhead, T. R., Briskie, J., Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. 1997. Breeding-cycle patterns of sperm storage in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *The Auk*, **114**, 792-796.
- Birkhead, T. R., Chaline, N., Biggins, J. D., Burke, T. & Pizzari, T. 2004. Nontransitivity of paternity in birds. *Evolution*, **58**, 416-420.
- Birkhead, T. R., Cunningham, E. J. A. & Cheng, K. M. 1996. The insemination window provides a distorted view of sperm competition in birds. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **263**, 1187-1192.
- Birkhead, T. R., Martinez, J. G., Burke, T. & Froman, D. P. 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **266**, 1759-1764.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1992. *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. London: Academic Press.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1996. Monogamy and sperm competition in birds. In: *Partnerships in birds: the study of monogamy* (Ed. by Black, J. M.), pp. 323-343. Oxford: Oxford University Press.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature reviews genetics*, **3**, 262-273.
- 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.
- Blanckenhorn, W. U., Hosken, D. J., Martin, O. Y., Reim, C., Teuschl, Y. & Ward, P. I. 2002. The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioral Ecology*, **13**, 353-358.
- Boake, C. R. B. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*, **3**, 173-182.
- Boggs, C. L. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In: *Insect reproduction* (Ed. by Leather, S. R. & Hardie, J.), pp 215-242. New York: CRC Press.
- Booksmythe, I., Detto, T. & Backwell, R. Y. 2008. Female fiddler crabs settle for less: the travel costs of mate choice. *Animal Behaviour*, **76**, 1775-1781.
- Bortolotti, G. R. 2006. Natural selection and coloration: protection, concealment, advertisement or deception? In: *Bird Coloration: evolution and function* (Ed. by Hill, G. E. & McGraw, K. J.), pp. 3-35. Cambridge: Harvard University Press.
- 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.
- Boul, K. E., Funk, W. C., Darst, C. R., Cannatella, D. C. & Ryan, M. J. 2007. Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **274**, 399-406.
- Brenowitz, E. A. 1991. Altered perception of species-specific song by female birds after lesions of a forebrain nucleus. *Science*, **251**, 303-305.
- Bretman, A. & Tregenza, T. 2007. Strong, silent types: the rapid, adaptive disappearance of a sexual signal. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 226-228.
- Bried, J., Pontier, D. & Jouventin, P. 2003. Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour*, **65**, 235-246.
- Briskie, J. 1993. Anatomical adaptations to sperm competition in smith's longspurs and other polygynandrous passerines. *The Auk*, **110**, 875-888.
- Briskie, J., Montgomerie, R. & Birkhead, T. R. 1997. The evolution of sperm size in birds. *Evolution*, **51**, 937-945.
- Brumm, H. & Todt, D. 2004. Male-male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *Animal Behaviour*, **67**, 281-286.
- Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 2000. Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **267**, 321-326.
- Burford, J. E., Friedrich, T. J. & Yasukawa, K. 1998. Response to playback of the nestling begging in the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour*, **56**, 555-561.
- Burley, N. T. & Foster, V. S. 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour*, **72**, 713-719.
- Byers, B. E. & Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, **77**, 13-22.
- Cassone, V. M., Bartell, P. A., Earnest, B. J. & Kumar, V. 2008. Duration of melatonin regulates seasonal changes in song control nuclei of the house sparrow, *Passer domesticus*: independence from gonads and circadian entrainment. *Journal of biological rhythms*, **23**, 49-58.
- Castellano, S. 2009. Unreliable preferences, reliable choice and sexual selection in leks. *Animal Behaviour*, **77**, 225-232.
- Castro, L. & Toro, M. A. 2006. Assortative mating through a mechanism of sexual selection. *Journal of theoretical Biology*, **243**, 386-392.
- Catchpole, C. K. 1973. The functions of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour*, **46**, 300-320.

- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, **74**, 149-166.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 1995. *Bird song, biological themes and variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Chapman, T. 2001. Seminal fluid-mediated fitness traits in *Drosophila*. *Heredity*, **87**, 511-521.
- Chase, I. D., Tovey, C. & Murch, P. 2003. Two's company, three's a crowd: differences in dominance relationships in isolated versus socially embedded pairs of fish. *Behaviour*, **140**, 1193-1217.
- Choudhury, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* **50**, 413-429.
- Clayton, N. S. 1990. Assortative mating in zebra finch subspecies *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Philosophical transactions of the royal society of London, series B Biological sciences*, **330**, 351-370.
- Clutton-Brock, T. H. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, **77**, 3-11.
- Córdoba-Aguilar, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **266**, 779-784.
- Costa, F. J. V. & Macedo, R. H. 2005. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. *Animal Behaviour*, **70**, 1401-1409.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependant expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **271**, 771-783.
- Cotton, S., Rogers, D. W., Small, J., Pomiankowski, A. & Fowler, K. 2006b. Variation in preference for a male ornament is positively associated with female eyespan in the stalk-eyed fly *Diaemopsis meigenii*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **273**, 1287-1292.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. 2006a. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*, **16**, R755-R765.
- Crowley, P. H., Travers, S. E., Linton, M. C., Cohn, S. L., Sih, A. S. & Sargent, C. R. 1991. Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices: a dynamic game. *The American Naturalist*, **137**, 567-596.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Holland, J., Tobias, J. A. & Pederson, S. B. 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Animal Behaviour*, **53**, 249-256.
- Dahlgren, J. 1990. Females choose vigilant males: An experiment with the monogamous grey partridge, *Perdix perdix*. *Animal Behaviour*, **39**, 646-651.
- Dalziell, A. H. & Cockburn, A. 2008. Dawn song in the superb fairy-wrens: a bird that seeks extrapair copulations during the dawn chorus. *Animal Behaviour*, **75**, 489-500.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. 2005. *Ecologie comportementale*. Paris: Dunod.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Darwin, C. 1971. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- David, P., Bjorksten, T., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2000. Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies. *Nature*, **406**, 186-188.
- David, P., Hingle, A., Greig, D., Rutherford, A., Pomiankowski, A. & Fowler, K. 1998. Male sexual ornament size but not asymmetry reflects condition in stalk-eyed flies. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **265**, 2211-2216.
- Davies, N. B. 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature*, **302**, 334-336.
- Del Negro, C., Gahr, M., Leboucher, G. & Kreutzer, M. 1998. The selectivity of sexual responses to song displays: effects of partial chemical lesion of the HVC in female canaries. *Behavioural Brain Research*, **96**, 151-159.
- Delville, Y., Sulon, J. & Balthazard, J. 1986. Diurnal variations of sexual receptivity in the female Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Hormones and Behavior*, **20**, 13-33.
- Depraz, V., Leboucher, G. & Kreutzer, M. 2000. Early tutoring and adult reproductive behaviour in female domestic canary (*Serinus canaria*). *Animal Cognition*, **3**, 45-51.
- Derégnaucourt, S., Mitra, P. P., Fehér, O., Maul, K. K., Lints, T. J. & Tchernichovski, O. 2004. Song development: In search of the error-signal. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**, 364-376.
- Derégnaucourt, S., Mitra, P. P., Fehér, O., Pytte, C. & Tchernichovski, O. 2005. How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature*, **433**, 710-716.
- De Voogd, T. J., Krebs, J. R., Healy, S. D. & Purvis, A. 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: Comparative evolutionary analyses amongst oscine birds. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **254**, 75-82.
- Dobzhansky, T. 1973. *Genetic diversity and human equality*. New York: Basic Books.
- Doutrelant, C. & McGregor, P. K. 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour*, **137**, 1655-1669.
- 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, Series B*, **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.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M. 2006. In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Animal Behaviour*, **71**, 1039-1046.

- Dugatkin, L. A. & Godin, J.-G. J. 1992. Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the royal society, series B*, **249**, 179-184.
- Dugatkin, L. A. 1996. Copying and mate choice. In: *Social learning in animals* (Ed. by Heyes, C. M. & Galef, B. G., Jr), pp. 85-106. San Diego: Academic Press.
- Dugatkin, L. A. & Godin, J.-G. J. 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, **4**, 289-292.
- Dunn, A. M., Dick, J. T. A. & Hatcher, M. J. 2008. The less amorous *Gammarus*: predation risk affects mating decisions in *Gammarus duebeni* (Amphipoda). *Animal Behaviour*, **76**, 1289-1295.
- Eady, P. E., Hamilton, L. & Lyons, R. E. 2007. Copulation, genital damage and early death in *Callosobruchus maculatus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **274**, 247-252.
- Eberhard, W. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press.
- Eberhard, W. G. & Cordero, C. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 493-496.
- Edly-Wright, C., Schwagmeyer, P. L., Parker, P. G. & Mock, D. W. 2007. Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Animal Behaviour*, **73**, 367-378.
- Edvardsson, M. 2007. Female *Callosobruchus maculatus* mate when they are thirsty: resource-rich ejaculates as mating effort in a beetle. *Animal Behaviour*, **74**, 183-188.
- Eising, C. M. & Groothuis, T. G. G. 2003. Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: an experimental field study. *Animal Behaviour*, **66**, 1027-1034.
- Elias, D. O., Kasumovic, M. M., Punzalan, D., Andrade, M. C. B. & Mason, A. C. 2008. Assessment during aggressive contests between male jumping spiders. *Animal Behaviour*, **76**, 901-910.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Enders, M. 1995. Size-assortative mating in a tenebrionid beetle of the Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, **29**, 469-484.
- Engelhard, G., Foster, S. P. & Day, T. H. 1989. Genetic differences in mating success and female choice in seaweed flies (*Coelopa frigida*). *Heredity*, **62**, 123-131.
- Eriksson, D. & Wallin, L. 1986. Male bird song attracts females - a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 297-299.
- Evans, H. E. & Heiser, J. B. 2004. What's inside: Anatomy and physiology. In: *Handbook of bird biology* (Ed. by Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. J. & Bonney, R.), pp. 4.1-4.162. New York: Princeton University Press.
- Ezenwa, V. O. & Jolles, A. E. 2008. Horns honestly advertise parasite infection in male and female African buffalo. *Animal Behaviour*, **75**, 2013-2021.
- Fawcett, T. W. & Johnstone, R. A. 2003. Mate choice in the face of a costly competition. *Behavioral Ecology*, **14**, 771-779.
- Ficken, M. S., Weise, C. M. & Popp, J. M. 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of black-capped chickadees. *Wilson bulletin*, **102**, 623-633.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Foote, J. R., Fitzsimmons, L. P., Mennil, D. J. & Ratcliffe, L. M. 2008. Tied to the nest: male black-capped chickadees decrease dawn chorus movement behaviour when their mate is fertile. *Animal Behaviour*, **76**, 1227-1233.
- Forsgren, E., Amundsen, T., Borg, A. A. & Bjelvenmark, J. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature*, **429**, 551-554.
- Froman, D. P., Pizzari, T., Feltmann, A. J., Castillo-Juarez, H. & Birkhead, T. R. 2002. Sperm mobility: mechanism of fertilizing efficiency, genetic variation and phenotypic relationship with male status in the domestic fowl, *Gallus gallus domesticus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **269**, 607-612.
- Fusani, L. 2008. Testosterone control of male courtship in birds. *Hormones and Behavior*, **54**, 227-233.
- Gahr, M. 1994. The role of estrogen in the differentiation of the vocal control system of songbirds. *Perspectives in Comparative Endocrinology*, 455-463.
- Gahr, M. & Kosar, E. 1996. Identification, distribution, and developmental changes of a melatonin binding site in the song control system of the zebra finch. *Journal of comparative neurology*, **367**, 308-318.
- Galef, B. G., Jr, Lim, T. C. W. & Gilbert, G. S. 2008. Evidence of mate choice copying in Norway rats, *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, **75**, 1117-1123.
- Galef, B. G., Jr & White, D. J. 1998. Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, **55**, 545-552.
- Galef, B. G., Jr & White, D. J. 2000. Evidence of social effects on mate choice in vertebrates. *Behavioural Processes*, **51**, 167-175.
- Galis, F. & Van Alphen, J. J. M. 2000. How fast do crossbills speciate? On assortative mating and vocalizations. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 357.
- Gama-Mota, P. G. & Hoi-Leitner, M. 2003. Intense extrapair behaviour in a semicolonial passerine does not result in extrapair fertilizations. *Animal Behaviour*, **66**, 1019-1026.
- Garcia-Fernandez, V. 2009. Qualité du partenaire et qualité de l'oeuf chez les oiseaux. In: Laboratoire

- d'Ethologie et de Cognition Comparées. Nanterre: Université de Paris Ouest Nanterre La Défense.
- 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*, article in press.
- Gay, L., Eady, P. E., Vasudev, R., Hosken, D. J. & Tregenza, T. 2009. Costly sexual harassment in a beetle. *Physiological Entomology*, **34**, 86-92.
- Gerhardt, H. C. & Klump, G. M. 1987. Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree-frog: a limitation on mate choice. *Animal Behaviour*, **36**, 1247-1249
- Gil, D. 2003. Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola*, **50**, 281-294.
- Gil, D. & Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 133-141.
- Gil, D., Graves, J. A., Hazon, N. & Wells, A. 1999a. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*, **286**, 126-128.
- Gil, D., Graves, J. A. & Slater, P. J. B. 1999b. Seasonal patterns of singing in the willow warbler: evidence against the fertility announcement hypothesis. *Animal Behaviour*, **58**, 995-1000.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. & Kreuzer, 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. & Møller, A. P. 2006. Yolk androgens in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of some adaptive hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 123-131.
- Godin, J.-G. J. & Briggs, S. E. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour*, **51**, 117-130.
- Godin, J.-G. J. & Dugatkin, L. A. 1995. Variability and repeatability of female mating preference in the guppy. *Animal Behaviour*, **49**, 1427-1433.
- Goldman, S. A. & Nottebohm, F. 1983. Neuronal production, migration and differentiation in a vocal control nucleus of the adult female canary brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **80**, 2390-2394.
- Gowaty, P. A. 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy. In: *Partnerships in birds: the study of monogamy* (Ed. by Black, J. L.), pp. 21-52. Oxford: Oxford University Press.
- Gowaty, P. A. & Buschhaus, N. 1998. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy. *American Zoologist*, **38**, 207-225.
- Güttinger, H. R. 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**, 254-278.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Cox, A. W., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C. & Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, **320**, 1763-1768.
- Hale, R. E. 2008. Evidence that context-dependent mate choice for parental care mirrors benefits to offspring. *Animal Behaviour*, **75**, 1283-1290.
- Hale, R. E. & StMary, C. M. 2007. Nest tending increases reproductive success, sometimes: environmental effects on paternal care and mate choice in flagfish. *Animal Behaviour*, **74**, 577-588.
- Halle, F., Gahr, M., Pieneman, A. M. & Kreuzer, M. 2002. Recovery of song preferences after excitotoxic HVC lesion in female canaries. *Journal of neurobiology*, **52**, 1-13.
- Hanski, I. K. & Laurila, A. 1993. Variation in song rate during the breeding cycle of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ethology*, **93**, 161-169.
- Harshman, J. 2007. Classification and phylogeny of birds. In: *Reproductive biology and phylogeny of birds* (Ed. by Jamieson, B. G. M.), pp. 1-35. Enfield: Science publishers.
- Hebets, E. A., Wesson, J. & Shamble, P. S. 2008. Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spider. *Animal Behaviour*, **76**, 355-363.
- Hedrick, A. 2005. Environmental condition-dependent effects on a heritable, preferred males trait. *Animal Behaviour*, **70**, 1121-1124.
- Heindl, M. & Winkler, H. 2003. Female canaries (*Serinus canaria*) associate more with males that contrast strongly against the background. *Ethology*, **109**, 259-271.
- 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*. In: Sexual selection: testing the alternatives (Ed. by Bradbury, J. W. & Andersson, M.), pp. 96-118. Chichester: John Wiley & Sons.
- Hernandez, A. M., Phillmore, L. S. & MacDougall-Shackleton, S. A. 2008. Effects of learning on song preferences and Zenk expression in female songbirds. *Behavioural Processes*, **77**, 278-284.
- Hill, G. E., Montgomerie, R., Roeder, C. & Boag, P. 1994. Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 193-199.
- Hingle, A., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2001. Size-dependant mate preference in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Animal Behaviour*, **61**, 589-595.

- Höglund, J., Alatalo, R. V. & Lundberg, R. M. 1990. Copying the mate choice of others? Observations on female black grouse. *Behaviour*, **114**, 221-231.
- Höglund, J. & Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. Princeton: Princeton University Press.
- Hoi-Leitner, M., Hoi, H., Romero-Pujante, M. & Valera, F. 1999. Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): a test of the 'constrained female hypothesis'. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **266**, 1021-1026.
- Holveck, M.-J. & Riebel, K. 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **277**, 153-160.
- Hoppitt, W. & Laland, K. N. 2008. Social processes affecting feeding and drinking in the domestic fowl. *Animal Behaviour*, **76**, 1529-1543.
- Houde, A. E. 1988. Genetic difference in female choice between two guppy populations. *Animal Behaviour*, **36**, 510-516.
- Houde, A. E. 1997. Sex, color, and mate choice in Guppies. Princeton: Princeton University Press.
- Houde, A. E. & Endler, J. A. 1990. Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science*, **248**, 1405-1408.
- Houtman, A. M. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **249**, 3-6.
- Hsu, Y. & Wolf, L. L. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour*, **57**, 903-910.
- Hubbell, S. P. & Johnson, L. K. 1987. Environmental variance in lifetime mating success, mate choice and sexual selection. *American Naturalist*, **130**, 91-112.
- Immler, S. & Birkhead, T. R. 2007. Sperm competition and sperm midpiece size: no consistent pattern in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **274**, 561-568.
- Janicke, T., Hahn, S., Ritz, M. S. & Peter, H.-U. 2008. Vocal performance reflects individual quality in a nonpasserine. *Animal Behaviour*, **75**, 91-98.
- Jenkins, P. F. 1978. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour*, **26**, 50-78.
- Jennions, M. D. & Petrie, M. 1997. Variation in mate choice and mating preference: a review of causes and consequences. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, **72**, 283-327.
- Johnson, J. B. & Basolo, A. L. 2003. Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behavioral Ecology*, **14**, 619-625.
- Johnstone, R. A. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, **70**, 1-65.
- Jonart, L. M., Hill, G. E. & Badyaev, A. V. 2007. Fighting ability and motivation: determinants of dominance and contest strategies in females of a passerine bird. *Animal Behaviour*, **74**, 1675-1681.
- Karvonen, E., Rintamäki, P. T. & Alatalo, R. V. 2000. Female-female aggression and female mate choice on black grouse leks. *Animal Behaviour*, **59**, 981-987.
- Keister, R. 1979. Conspecifics as cues: A mechanism for habitat selection in the Panamanian grass anole (*Anolis auratus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **5**, 323-330.
- Kempnaers, B., Congdon, B., Boag, P. & Robertson, R. J. 1999. Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology*, **10**, 304-311.
- Kim, T. & Zuk, M. 2000. The effects of age and previous experience on social rank in female red junglefowl *Gallus gallus spadiceus*. *Animal Behaviour*, **60**, 239-244.
- 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., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H. & Todt, D. 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour*, **71**, 211-217.
- Klump, G. M. & Shalter, M. D. 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66**, 189-226.
- Krebs, J. R. 1977. Song and territory in the great tit *Parus major*. In: *Evolutionary ecology* (Ed. by Stonehouse, B. & Perrins, C. M.), pp. 47-62. London: Macmillan.
- Krebs, J. R., Avery, M. & Cowie, R. J. 1981. Effect of removal of mate on the singing behaviour of great tits. *Animal Behaviour*, **29**, 635-637.
- Kreutzer, M. & Vallet, E. 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, **117**, 106-116.
- Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1996. Female canaries display to song of early isolated males. *Experientia*, **52**, 277-280.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, **192**, 574-575.
- Kroodsma, D. E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in song playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. *Animal Behaviour*, **40**, 1138-1150.

- Kroodsma, D. E. 2004. Vocal behavior. In: *Handbook of bird biology* (Ed. by Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. J. & Bonney, R.), pp. 7.1-7.98. New York: Princeton University Press.
- LaMunyon, C. W. & Ward, S. 1999. Evolution of sperm size in nematodes: competition favours larger sperm. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **266**, 263-267.
- Landau, H. G. 1951a. On dominance relations and the structure of animal societies. I. Effect of inherent characteristics. *Bulletin of Mathematical Biology*, **13**, 1-19.
- Landau, H. G. 1951b. On dominance relations and the structure of animal societies. II. Some effects of possible social factors. *Bulletin of Mathematical Biology*, **13**, 245-262.
- Langen, T. A. & Vehrencamp, S. L. 1999. How white-throated magpie-jay helpers contribute during breeding. *The Auk*, **116**, 131-140.
- Lawrence, S. E. 1992. Sexual cannibalism in the preying mantid, *Mantis religiosa*: a field study. *Animal Behaviour*, **43**, 569-583.
- Leboeuf, B. J. & Reiter, J. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. In: *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems* (Ed. by Clutton-Brock, T. H.), pp. 344-362. Chicago: University of Chicago Press.
- Leboucher, G., Béguin, N., Lacroix, A. & Kreutzer, M. 2000. Progesterone inhibits female courtship behavior in domestic canaries (*Serinus canaria*). *Hormones and Behavior*, **38**, 123-129.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. & Dittami, J. 1994. Copulation-solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are oestradiol implants necessary? *Ethology*, **97**, 190-197.
- Lecointre, G. & Le Guyader, H. 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Paris: Belin.
- Leedman, A. W. & Magrath, R. D. 2003. Long-term brood division and exclusive parental care in a cooperatively breeding passerine. *Animal Behaviour*, **65**, 1093-1108.
- Legrand, R. S. & Morse, D. H. 2000. Factors driving extreme sexual dimorphism of a sit-and-wait predator under low density. *Biological journal of the Linnean society*, **71**, 643-664.
- Lehongre, K., Lenouvel, P., Draganou, T. I. & Del Negro, C. 2006. Long-term effect of isolation rearing conditions on songs of an 'open-ended' song learner species, the canary. *Animal Behaviour*, **72**, 1319-1327.
- Lehtonen, P. K., Primmer, C. R. & Laaksonen, T. 2009. Different traits affect gain of extrapair paternity and loss of paternity in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **77**, 1103-1110.
- Leitner, S. & Catchpole, C. K. 2002. Female canaries that respond and discriminate more between male songs of different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. *Journal of Neurobiology*, **52**, 294-301.
- Leitner, S. & Catchpole, C. K. 2007. Song and brain development in canaries raised under different conditions of acoustic and social isolation over two years. *Developmental Neurobiology*, **67**, 1478-1487.
- Leitner, S., Van't Hof, T. J. & Gahr, M. 2003. Flexible reproduction in wild canaries is independent of photoperiod. *General and Comparative Endocrinology*, **130**, 102-108.
- Linné, C. 1758. *Systema naturae*. Stockholm: Decima reformata.
- 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, Series B*, **267**, 2005-2010.
- Loehr, J., Carey, J., Ylönen, H. & Suhonen, J. 2008. Coat darkness is associated with social dominance and mating behaviour in a mountain sheep hybrid lineage. *Animal Behaviour*, **76**, 1545-1553.
- Losey, G. S., Stanton, F. G., Telecky, T. M. & Tyler, W. A. 1986. Copying others, an evolutionarily stable strategy for mate choice: a model. *The American Naturalist*, **128**, 653-664.
- Lozano, G. A., Perreault, S. & Lemon, R. E. 1996. Age, arrival date and reproductive success of male American redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology*, **27**, 164-170.
- Luther, D. & Baptista, L. 2009. Urban noise and the cultural evolution of bird songs. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **277**, 469-473.
- Majerus, M. E. N., O'Donald, P., Kearns, P. W. E. & Ireland, H. 1986. Genetics and evolution of female choice. *Nature*, **321**, 164-167.
- Marler, P. 1970. A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *Journal of comparative physiology and psychology*, **71** (suppl), 1-25.
- Marler, P., Dufty, A. & Pickert, R. 1986. Vocal communication in the domestic chicken. II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? *Animal Behaviour*, **34**, 194-198.
- Marler, P. & Peters, S. 1977. Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, **198**, 519-521.
- Mayer, I., Bornestaf, C. & Borg, B. 1997. Melatonin in non-mammalian vertebrates: Physiological role in reproduction? *Comparative Biochemistry and Physiology*, **118**, 515-531.
- Maynards-Smith, J. & Haper, D. 2003. *Animal Signal*. Oxford: Oxford University Press.
- Méndez, V. & Córdoba-Aguilar, A. 2004. Sexual selection and animal genitalia. *Trends in ecology and evolution*, **19**, 224-225.
- Milinski, M. & Bakker, T. C. M. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*, **344**, 330-333.
- Milinski, M. & Bakker, T. C. M. 1992. Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **250**, 229-233.

- Møller, A. P. 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**, 691-699.
- Møller, A. P. 2002. Temporal change in mite abundance and its effect on barn swallow reproduction and sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 495-504.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *The American Naturalist*, **142**, 118-140.
- Møller, A. P. & Nielsen, J. T. 1997. Differential predation cost of a secondary sexual character: sparrowhawk predation on barn swallows. *Animal Behaviour*, **54**, 1545-1551.
- Møller, A. P. & Szép, T. 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology*, **83**, 2220-2228.
- Montgomerie, R. & Briskie, J. 2007. Anatomy and evolution of copulatory structures. In: *Reproductive biology and phylogeny of birds* (Ed. by Jamieson, B. G. M.), pp. 115-148. Enfield: Science publishers.
- Moore, A. J. 1990. The inheritance of social dominance, mating behaviour and attractiveness to mates in male *Nauphoeta cinerea*. *Animal Behaviour*, **39**, 388-397.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997a. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. *Behaviour*, **134**, 89-104.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997b. Adult female domesticated canaries can modify their song preferences. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1346-1350.
- Nagle, L., Kreutzer, M. & Vallet, E. 2002. Adult female canaries respond to male song by calling. *Ethology*, **108**, 463-472.
- Naguib, M. 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour*, **58**, 1061-1067.
- Nemeth, E. 1996. Different singing styles in mated and unmated reed buntings *Emberiza schoeniclus*. *Ibis*, **138**, 172-176.
- Newton, I. 1972. Finches. London: Collins.
- Nisbet, I. C. T. 1973. Courtship-feeding, egg size and breeding success in common terns. *Nature*, **241**, 141-142.
- Nojima, S., Sakuma, M., Nishida, R. & Kuwahara, Y. 1999. A glandular gift in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae): the courtship feeding of a female on secretions from male tergal glands. *Journal of Insect Behaviour*, **12**, 627-640.
- Nottebohm, F. 1968. Auditory experience and song development in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, **110**, 549-568.
- Nottebohm, F. 1980. Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain research*, **192**, 89-107.
- Nottebohm, F. 1981. A brain for all seasons: cyclical changes in song control nuclei of canary brain. *Science*, **214**, 1368-1370.
- Nottebohm, F. 1985. Neuronal replacement in adulthood. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **457**, 143-161.
- Nottebohm, F. & Arnold, A. P. 1976. Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science*, **194**, 211-213.
- Nottebohm, F., Nottebohm, M. E. & Crane, L. 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Behavioral and Neural Biology*, **46**, 445-471.
- Nottebohm, F., Stokes, T. M. & Leonard, C. M. 1976. Central control of song in the canary, *Serinus canaria*. *The Journal of Comparative Neurology*, **165**, 457-486.
- Okada, K. & Miyatake, T. 2009. Genetic correlations between weapons, body shape and fighting behaviour in the horned beetle *Gnatocerus cornutus*. *Animal Behaviour*, **77**, 1057-1065.
- Olsson, K. H., Kvarnemo, C. & Svensson, O. 2009. Relative costs of courtship behaviours in nest-building sand gobies. *Animal Behaviour*, **77**, 541-546.
- Ólveczky, B. P., Andalman, A. S. & Fee, M. S. 2005. Vocal experimentation in the juvenile songbird requires a basal ganglia circuit. *Plos Biology*, **3**, e153.
- Ophir, A. G. & Galef, B. G., Jr. 2003. Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. *Animal Behaviour*, **66**, 399-407.
- Ophir, A. G., Persaud, K. N. & Galef, B. G., Jr. 2005. Avoidance of relatively aggressive male Japanese quail (*Coturnix japonica*) by sexually experienced conspecific females. *Journal of Comparative Psychology*, **119**, 3-7.
- Otter, K., McGregor, P. K., Terry, A. M. R., Burford, F. R. L., Peake, T. M. & Dabelsteen, T. 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **266**, 1305-1309.
- Owens, I. F. P., Burke, T. & Thompson, D. B. A. 1994. Extraordinary sex roles in the Eurasian dotterel: female mating arenas, female-female competition, and female mate choice. *The American Naturalist*, **144**, 76-100.
- Padian, K. & De Ricqlès, A. 2009. L'origine et l'évolution des oiseaux : 35 années de progrès. *Comptes rendus de palevolution*, **8**, 257-280.
- Parisot, M. 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*): indices comportementaux, hormonaux et vocaux. Nanterre: University of Paris 13 - Villetaneuse.

- Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Review*, **45**, 525-567.
- Pärt, T. 1991. Is dawn singing related to paternity insurance? The case of the collared flycatcher. *Animal Behaviour*, **41**, 451-456.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2004. Preferences and predisposition for intra-syllabic diversity in female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **141**, 571-583.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2007. Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **144**, 1103-1118.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2009. Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**, 808-814.
- Payne, R. B. 1981. Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour*, **29**, 688-697.
- Peek, F. W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, **20**, 112-118.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, **112**, 242-255.
- Perry, J. C., Sharpe, D. M. T. & Rowe, L. 2009. Condition-dependent female remating resistance generates sexual selection on male size in a ladybird beetle. *Animal Behaviour*, **77**, 743-748.
- Petrie, M., Hall, M. L., Halliday, T. R., Budgey, H. & Pierpoint, C. 1992. Multiple mating in a lekking bird: why do peahens mate with more than one male and with the same male more than once? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 349-358.
- Pfaff, J. A., Zanette, L., MacDougall-Shackleton, S. A. & MacDougall-Shackleton, E. A. 2007. Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **274**, 2035-2040.
- Pilz, K. M., Smith, H. G., Sandell, M. I. & Schwabl, H. 2003. Interfemale variation in egg yolk androgen allocation in the European starling: do high-quality females invest more? *Animal Behaviour*, **65**, 841-850.
- Pizzari, T. 2004. Evolution: sperm ejection near and far. *Current Biology*, **14**, R111-R113.
- Pizzari, T. & Birkhead, T. R. 2000. Female feral fowl eject sperm of subordinate males. *Nature*, **405**, 787-789.
- Pizzari, T., Froman, D. P. & Birkhead, T. R. 2002. Pre- and post-insemination episodes of sexual selection in the fowl, *Gallus g. domesticus*. *Heredity*, **88**, 112-116.
- Podos, J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, **56**, 1061-1070.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537-551.
- 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.
- Pomiankowski, A. 1987. The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology*, **128**, 195-218.
- Pomiankowski, A. & Møller, A. P. 1995. A resolution of the lek paradox. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **260**, 21-29.
- Pravosudov, V. V., Mendoza, S. P. & Clayton, N. S. 2003. The relationship between dominance, corticosterone, memory, and food caching in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Hormones and Behavior*, **44**, 93-102.
- Pravosudov, V. V. & Omanska, A. 2005. Dominance-related changes in spatial memory are associated with changes in hippocampal cell proliferation rates in mountain chickadees. *Journal of Neurobiology*, **62**, 31-41.
- Price, C. S. P., Dyer, K. A. & Coyne, J. A. 1999. Sperm competition between *Drosophila* males involves both displacement and incapacitation. *Nature*, **400**, 449-452.
- Pruett-Jones, S. G. 1992. Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? *The American Naturalist*, **140**, 1000-1009.
- Qvarnström, A. 2001. Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 5-7.
- Qvarnström, A., Pärt, T. & Sheldon, B. C. 2000. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature*, **405**, 344-347.
- Ramsay, S. M. & Ratcliffe, L. M., 2003. Determinants of social rank in female black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 117-121.
- Rehsteiner, U., Geisser, H. & Reyer, H.-U. 1998. Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour*, **55**, 1471-1481.
- Reid, M. L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. *Animal Behaviour*, **35**, 1735-1743.
- Reudink, M. W., Marra, P. P., Boag, P. T. & Ratcliffe, L. M. 2009. Plumage coloration predicts paternity and polygyny in the American redstart. *Animal Behaviour*, **77**, 495-501.
- Riebel, K. 2003a. Developmental influences on auditory perception in female zebra finches: is there a sensitive phase for song preference learning? *Animal Biology*, **53**, 73-87.
- Riebel, K. 2003b. The 'mute' sex revisited : vocal production and perception learning in female songbirds. *Advances in the Study of Behavior*, **33**, 49-86.
- Riebel, K., Naguib, M. & Gil, D. 2009. Experimental manipulation of the rearing environment influences adult

- female zebra finch song preferences. *Animal Behaviour*, **78**, 1397-1404.
- Rosenthal, G. G., Martinez, T. Y. F., De Leon, F. J. G. & Ryan, M. J. 2001. Shared preferences by predators and females for male ornaments in swordtails. *The American Naturalist*, **158**, 146-154.
- Rosvall, K. A. 2008. Sexual selection on aggressiveness in females: evidence from an experimental test with tree swallows. *Animal Behaviour*, **75**, 1603-1610.
- Rowe, L., Arnqvist, G., Sih, A. & Krupa, J. J. 1994a. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 289-293.
- Rowe, L. & Houle, D. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **263**, 1415-1421.
- Rowe, L., Ludwig, D. & Schluter, D. 1994b. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist*, **143**, 698-722.
- Rugman-Jones, P. F. & Eady, P. E. 2007. Conspecific sperm precedence in *Callosobruchus subinnotatus* (Coleoptera: Bruchidae): mechanisms and consequences. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **274**, 983-988.
- Ruppel, W. 1933. Physiologie und akustik der vogelstimme. *Journal of Ornithology*, **81**, 433-542.
- Sakaluk, S. K. & Belwood, J. J. 1984. Gecko phonotaxis to cricket calling song: a case of satellite predation. *Animal Behaviour*, **32**, 659-662.
- Sakurai, G. & Kasuya, E. 2008. The costs of harassment in the adzuki bean beetle. *Animal Behaviour*, **75**, 1367-1373.
- 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.
- Shackleford, T. K., Pound, N. & Goetz, A. T. 2005. Psychological and physiological adaptations to sperm competition in humans. *Review of General Psychology*, **9**, 228-248.
- Shuker, D. M. & Day, T. H. 2002. Mate sampling and the sexual conflict over mating in seaweed flies. *Behavioral Ecology*, **13**, 83-86.
- Simmons, L. W. 2005. The evolution of polyandry: sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, **36**, 125-146.
- Singer, M. C. 1982. Sexual selection for small size in male butterflies. *The American Naturalist*, **119**, 440-443.
- Slabbekoorn, H. & Peet, M. 2003. Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, **424**, 267.
- Slagsvold, T. 1977. Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. *Ornis scandinavica*, **8**, 197-222.
- Slagsvold, T., Amundsen, T., Dale, S. & Lampe, H. 1992. Female-female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers. *Animal Behaviour*, **43**, 397-407.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J. T., Stendmark, G. & Breiehagen, T. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **36**, 433-442.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1994. Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *American naturalist*, **143**, 59-94.
- Slater, P. J. B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology, Ecology and Evolution*, **1**, 19-46.
- Smith, H. G. & Bruun, M. 1998. The effect of egg size and habitat on starling nestling growth and survival. *Oecologia*, **115**, 59-63.
- Smith, W. J. 1977. The behaviour of communicating - an ethological approach. Cambridge: Harvard University Press.
- Smith, R. J. & Moore, F. R. 2005. Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 231-239.
- Snook, R. R. & Hosken, D. J. 2004. Sperm death and dumping in *Drosophila*. *Nature*, **428**, 939-941.
- Sockman, K. W. & Schwabl, H. 2000. Yolk androgens reduce offspring survival. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **267**, 1451-1456.
- Sockman, K. W. & Schwabl, H. 2001. Plasma corticosterone in nestling American kestrels: effects of age, handling stress, yolk androgens, and body condition. *General and Comparative Endocrinology*, **122**, 205-212.
- Staicer, C. A., Spector, D. A. & Horn, A. G. 1996. The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signaling. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Ed. by Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 426-453. New York: Cornell University Press.
- Suthers, R. A. 1990. Contributions to birdsong from the left and the right sides of the intact syrinx. *Nature*, **347**, 473-477.
- Suthers, R. A. 2003. How birds sing and why it matters. In: *Nature's Music* (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp. 272-295. San Diego: Elsevier.
- Suthers, R. A., Vallet, E., Tanvez, A. & Kreutzer, M. 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *Journal of Neurobiology*, **60**, 381-393.
- 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.
- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Derégnaucourt, S., Cimenser, A. & Mitra, P. P. 2004. Studying the song development process. Rationale and methods. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**, 348-363.
- Telford, S. R. & Jennions, M. D. 1998. Establishing cryptic female choice in animals. *Trends in Ecology and*

*Evolution*, **13**, 216-218.

Thornhill, R. & Gangestad, S. W. 1996. The evolution of human sexuality. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 98-102.

Thrope, W. H., 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*, **100**, 535-570.

Tinbergen, N. 1963. On aims and methods in ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 410-433.

Tomkins, J. L., Radwan, J., Kotiaho, J. S. & Tregenza, T. 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 323-328.

Tregenza, T. 2000. Evolutionarily dynamic sperm. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 85-86.

Tregenza, T., Attia, F. & Bushaiba, S. S. 2009. Repeatability and heritability of sperm competition outcomes in males and females of *Tribolium castaneum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 817-823.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (Ed. by Campbell), pp. 136-179. Chicago: Aldine.

Tuttle, E. M. & Pruett-Jones, S. G. 2004. Estimates of extreme sperm production: morphological and experimental evidence from reproductively promiscuous fairy-wrens (*Malurus*). *Animal Behaviour*, **68**, 541-550.

Tuttle, E. M., Pruett-Jones, S. G. & Webster, M. S. 1996. Cloacal protuberances and extreme sperm production in Australian fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **263**, 1359-1364.

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.

Vallet, E., Kreutzer, M., Beme, I. & Kiosseva, L. 1997. 'Sexy' syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production? *Advances in Ethology* **32**, 132.

Vehrencamp, S. L. 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis *Crotophaga sulcirostris*. *Science*, **197**, 403-405.

Vehrencamp, S. L., Hall, M. L. 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.

Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M. 2003. Mate fidelity in a population of island canaries (*Serinus canaria*) in the Madeiran Archipelago. *Journal of Ornithology*, **144**, 86-92.

Von Frisch, O. 1991. Le canari - Bien le comprendre et bien le soigner. Paris: Hachette.

Wada, T., Takegaki, T., Mori, T. & Natsukari, Y. 2005. Sperm displacement behavior of the cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae). *Journal of ethology*, **23**, 85-92.

Wada, T., Takegaki, T., Mori, T. & Natsukari, Y. 2010. Sperm removal, ejaculation and their behavioural interaction in male cuttlefish in response to female mating history. *Animal Behaviour*, **79**, 613-619.

Wagner, R. H., Helfenstein, F. & Danchin, E. 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society, Series B* (suppl.), **271**, S134-S137.

Wagner, W. E. & Hoback, W. W. 1999. Nutritional effects on male calling Behaviour in the variable field cricket. *Animal Behaviour*, **57**, 89-95.

Wallace, A. R. 1891. Natural selection and tropical nature. London: Macmillan.

Wedekind, C. 1994. Mate choice and maternal selection for specific parasite resistance before, during and after fertilization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B*, **346**, 303-311.

Wiklund, C. & Fargerström, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, **31**, 153-158.

Widemo, F. & Sæther, S. A. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 26-31.

Wiggins, D. A. & Morris, R. D. 1986. Criteria for female choice of mates: Courtship feeding and parental care in the common tern. *The American Naturalist*, **128**, 126-129.

Wilson, N., Tubman, S. C., Eady, P. E. & Robertson, G. W. 1997. Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **264**, 1491-1495.

Winkler, D. W. 2004. Nest, eggs and young: breeding biology of birds. In: Handbook of bird biology (Ed. by Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. J. & Bonney, R.), pp. 8.1-8.152. New York: Princeton University Press.

Wong, B. M. & Jennions, M. D. 2003. Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society, Series B* (suppl.), **270**, S36-S38.

Wyman, M. T., Mooring, M. S., McCowan, B., Penedo, M. C. T. & Hart, L. A. 2008. Amplitude of bison bellows reflects male quality, physical condition and motivation. *Animal Behaviour*, **76**, 1625-1639.

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**



*Female Condition and Choosiness*

FEMALE CANARIES WITH COMPROMISED BODY CONDITION DEMONSTRATE  
DECREASED PREFERENCES FOR HIGHLY ATTRACTIVE SONGS

Alexandre Lerch and Laurent Nagle

Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris Ouest, Nanterre – La  
Défense

Correspondence: A. Lerch, Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris-  
Ouest, Nanterre – La Défense, 200 avenue de la République 92000 Nanterre, France.

*E-mail address:* alexandre.lerch@u-paris10.fr

ABSTRACT. – Partner choice in animals has evolved under intra- and inter-sexual selection. Even a consensus between females is often observed towards some males, some females can drastically change their mating decision. Certain conditions as early learning, mate-choice copying, previous experiences or subtle intrinsic factors can also interfere in the decision. One of them is the body condition in which females are at the time of choosing. In our experiment, we cut the flight feathers of female canaries, *Serinus canaria*, so that they would lose their flight ability. After a short period in a flight room, we played to these females (experimental condition) two types of songs of two different qualities: one type containing an A 16 phrase which is considered as a high quality phrase and one other type containing an A 8 phrase, considered as a low quality phrase. We evaluated the females' preferences, counting the number of Copulation Solicitation Displays (CSDs). Our results show that, in comparison with the control females (intact feathers), the females of the experimental condition decrease the proportion of CSDs they produced to the songs with an A 16 phrase, whereas they increase their responses' proportion towards the songs with an A 8 phrase. Our results show that a modification of the bird's body condition could decrease its choosiness towards high value stimuli and increase their responses rate towards low value signals.

KEY-WORDS. – birds, body condition, choosiness, domesticated canaries, mate choice, *Serinus canaria*, song

Theories of sexual selection predicted that Secondary Sexual Traits (SSTs) appeared mainly in the sex in which variance in reproductive success is the highest (Trivers 1972). In most species, variance in reproductive success is higher in males (Bateman 1948; Trivers 1972), and males are more ornamented than females (Fisher 1930; Andersson 1994). The development of such characteristics has evolved by coevolution between female preference and male SSTs (Fisher 1930), and numerous studies report a consensus among females for the males exhibiting the most attractive ornaments (see Andersson and Iwasa 1996; Andersson and Simmons 2006 for review). The development of these ornaments acts as a signal for females, whose reliability is assured by its cost (“handicap theory”: Zahavi 1975, 1977; Møller and Szép 2002), and the context as well as the male’s condition can impact the expression of the trait (Møller 1992; Wagner and Hoback 1999; David et al. 2000; McGraw et al. 2002; Hedrick 2005).

As for the expression of SSTs in males, female mate choice is costly and induces a waste of time (energy costs) and increases the predation risk (Jennions and Petrie 1997). The limit of choosiness, defined as “the effort or energy that an individual is prepared to invest in assessing mates” (Jennions and Petrie 1997) is then deemed to be more quickly reached when females are in harsh environment (Milinski and Bakker 1992; Godin and Briggs 1996; Johnson and Basolo 2003; Wong and Jennions 2003; Hale and St Mary 2007; Hale 2008), or when they are in “poor conditions”. In this case, females in “poor condition” could be less selective (i.e. condition-dependant mate choice).

Condition-dependant mate choice has also been well studied. Many authors have reported the importance of the genetic background in female choosiness (Bakker and Pomiankowski 1995; Wilson et al. 1997; Bakker 1999). Up to now, the importance of the body condition in mate choice has been documented in three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (Bakker et al. 1999), in the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Edvardsson 2007) and in a wolf spider, *Schizocosa* sp. (Hebets et al. 2008).

In birds, only few studies seem to indicate a correlation between body condition and female

choosiness. One of them, carried out in the field, indicates that females of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* prospect less intensively males' territories when their index of body condition is weak (Slagsvold et al. 1988). Another research, carried out in laboratory, shows that females of zebra finches, *Taeniopygia guttata* reduce their choosiness when their body condition is artificially decreased (Burley and Foster 2006). Whereas females in control condition spend more time with red-banded males (the red ring increases the male's attractiveness in this species) than with green-banded males, the experimental group, with decreased body condition did not show a significant difference in their choice.

In many passerines, the male song plays an important role in female attraction and a large range of song characteristics have been selected by sexual selection (Catchpole and Slater 1995). Song reaching a species limit of physiological ability is often considered as a sign of the emitter's quality (Zahavi 1975; Podos 1997; Ballentine 2009). Thus, the frequency of emission of a special phrase with a high trill rate in the water pipit, *Anthus spinoletta* is associated with both body condition and reproductive success (Rehsteiner et al. 1998). More particularly, a high trill rate could be associated with psychomotor capacities, and thus inform the females on the male's quality (Suthers et al. 2004). For example in swamp sparrows, *Melospiza georgiana*, this song characteristic increases the females' response rate (Ballentine et al., 2004). In canaries, *Serinus canaria*, male songs are considered to have evolved as a SST and females particularly respond to a special phrase called "A phrase" which tempo is superior to 16 syllables in a second (Vallet and Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998).

The aim of this study is to determine whether the low body condition of females of domesticated canaries influences its choosiness when listening to different qualities of male song. To test this hypothesis, we created two types of songs. One of them includes an attractive "A 16 phrase" (A phrase with 16 syllables per second) and the other an unattractive "A 8 phrase" (A phrase with 8 syllables per second). We played them to two groups of canaries. The first received the experimental condition (EC - composed of females with clipped flight feathers) and the second

one is in a control condition (CC). We observed the intensity of their preferences expression. We hypothesised that females of the EC would reduce their choosiness (measured as the percentage of CSDs performed during the “A 16 phrase” playbacks) compared to CC females.

## **METHODS**

*Subjects and Housing.* –We carried out this study using a sample of twenty females of domesticated canaries reared in aviaries (118 x 50 x 50 cm) in our laboratory. All females belong to an outbred form of heterogeneous genetic background and have been reared in normal conditions in auditory contact with many males. Birds are kept in a non-reproductive state thanks to the length of the lighting (short-day photoperiod; 8 h Light: 16 h Dark).

*Birds' manipulation.* –The bird manipulations and the tests have been conducted twice. In period 1, twelve birds belonged to the Control Condition (CC) and eight birds to the Experimental Condition (EC). In period 2, we shifted the birds to the other condition (eight birds in the CC and twelve birds in the EC). As a consequence, each bird experienced both conditions (once as an EC and once as a CC) and is its own control. The two periods were separated by an interval of seven months.

The females of the EC have been manipulated following the Burley and Foster's method (2006). We altered the birds' condition by trimming the ten most distal remiges (flight feathers) of the wings at a distance of 3 cm from the bend of the wing located at the junction between the carpometacarpus and the radius. The cut follows the curve described by the extremities of the other feathers. As the longest remige is about 5 cm long, we cut a maximal length of about 2 cm of feathers. The females of the CC have equally been handled but we left the feathers intact. They were otherwise treated identically to females of the EC. Before the period 2 (7 months after the period 1), we verified that no sign of the primary clipping still appeared in the flight feathers. It means that birds had effectuated a moulting, and that they had recovered their initial body condition.

To allow the birds a self-assessment of their flight ability, we transferred all of them for 15 days into a large flight room (340 x 330 x 300 cm), with a table (110 x 70 x 90 cm) and with two low (30 cm high) and two high (165 cm high) perches. Water, seeds and fresh food were provided every day. A pool was also present to permit the birds to bathe. Birds with clipped flight feathers could only reach the low perches, whereas birds with intact flight feathers could reach both types of perches and the top of the table. No other differences were observed in the bird's behaviours.

After the period in the flight room, the birds were placed in individual cages (38 x 33 x 26 cm) arranged in sound proof chambers (two-floored boxes (60 x 55 x 90 cm inside; 90 x 80 x 110 cm outside)), with a transparent door to allow us to observe them during the experiments. Each bird was thus in visual contact with one conspecific and in acoustic contact with at least three conspecifics. We thus maintained social contact between birds and limited the stress of being transferred in the sound proof chambers. The cages contained a nest bowl and two perches. Females were provided with nesting material. We provided them with water and canary seeds daily *ad libitum* and gave them breeding food (egg products, vegetable protein extracts, mineral, vitamins) and apple twice a week.

We stimulated the female's sexual behaviour, using a non-invasive method (Leboucher et al. 1994), by changing suddenly the photoperiodic cycle to a long day photoperiod (15 L: 9 D; reproduction). We tested the responses of females of the two conditions (see experimental design) observing the Copulation Solicitation Displays for two different types of songs (see male songs). During CSDs, a female crouches, arches her back and brings her tail forward and her head back. The wings vibrate. If one of these parameters is lacking, we notice a half CSD. These CSDs are a response to males' stimulations and are considered as behaviour relevant of a female acceptance to copulate (King and West 1977; Kreutzer and Vallet 1991).

We repeated this experiment seven months later (period 2). During this time interval, all of the birds have been put in short day photoperiod for a period of 4 months. The birds of the EC have recovered their flight feathers' primitive length with a progressive slough. Moreover, we

clipped the flight feathers of the ex-CC group, so that roles were reversed in the period 2. We then reach a total of twenty birds per condition.

Birds were weighed three times at the test period 2: a first time before wings' trimming, a second time after the period in the flight room, and finally at the end of the test period. We observed the weight evolution in both conditions, and we controlled the relationship between the initial weight and the weight loss (measured as a percentage of the initial weight) in the flight room, in order to assess if lighter females were more affected by the feathers clipping.

Before, during and after the experiments, birds were kept in a temperature comprised between 19 and 21 °C.

*Male Songs.* –We used AVISOFT-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005) to elaborate the played songs. Two different types of canary songs were used: 1) domestic canary song in which we inserted a highly attractive “A” phrase (Vallet and Kreutzer 1995) with a high tempo: A 16 (tempo: 16 syllables per second), and 2) domestic canary song in which we inserted an unattractive “A” phrase with a low tempo: A 8 (tempo: 8 syllables per second). The relation between the tempo of these phrases and the response rate of these females has been proved to be highly correlated (Drăgănoiu et al. 2002). Moreover, it has been shown that A phrases emitted with a tempo superior to fifteen syllables per second are reactogen whereas A phrases emitted with a tempo below ten syllables per second are not (Vallet et al. 1997).

To control for any influence of the syntax or other elements, the built songs were fully standardized and all of them had got the same following pattern: two introduction notes, the tested A phrase (A 16 or A 8) and a short phrase of conclusion notes. The introduction and conclusion notes constituted the “background song”. All of the songs lasted six seconds which corresponds to a normal song length (Güttinger 1985).

During the test session, the same song was played six times. A fourteen seconds long silence period spaced a song from the precedent. Globally, the song bout (succession of six songs

and five silences) lasted two minutes each, with 36 seconds of song and 84 seconds of silence. To avoid any problem of pseudoreplication (Kroodsmma 1990), twenty different background songs and twenty different A phrases were used for each type of song, each of them coming from a different male canary.

The songs were then recorded in a .wav format on an Archos, XS10D player, and played in the sound proof chambers using Thomson, ASK 145 and Sony, SRS-Z510 acoustic loudspeakers. The sound level was maintained at 70 db SPL at one meter.

*Experimental Design.*-During a playback trial, one song bout of the both types was played once, with a two-minute long period of silence between them. The same background song was used for the both song types. The order of the songs' playback changed every day to control for any order effect. Two sets of diffusions were realised daily, one during the morning, and one during the afternoon, for a period of 30 consecutive days. We noticed the number of CSDs that produced the females. During the set of diffusion, the sound proof chambers were lit from the inside, so that the birds could not see the experimenters. An opaque screen was put between the cages, and females could not see each other during the test.

At the end of the two test period, we assigned the normalized values  $P_{A16}$  and  $P_{A8}$  to each individual in both situations. The  $P_{A16}$  value is the number of CSDs taken in response to the A 16 songs divided by the totality of taken CSDs ( $P_{A16} = CSD_{A16} / CSD_{total}$ ). A  $P_{A16} = 1$  means that every CSDs were taken during the A 16 song bouts and  $P_{A16} = 0$  means that every CSDs were taken during the A 8 song bouts. At the opposite,  $P_{A8}$  is the proportion of CSDs taken in response to the A 8 song bouts divided by the totality of taken CSDs ( $P_{A8} = CSD_{A8} / CSD_{total}$  and  $P_{A8} = 1 - P_{A16}$ ).

All the stages of this experiment were carried out with the agreement number 92-244 (L.N.), delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries.

*Statistical Analyses.*-For intra-group comparisons, we compared the response rate (number of CSDs) of the birds to each type of song in both conditions. For this test, we used the Wilcoxon signed rank test. Then, for inter-group comparisons, we firstly assessed the impact of the treatment on the total number of CSDs taken by the female using the paired t-test. Then, we compared the  $P_{A16}$  in both conditions. For this comparison, we used a t-test. These statistical analyses were performed using the Sigmastat V3.1 program (2004). To assess the impact of the order of the song bouts (A16 song in first or second position) on the  $P_{A16}$  in both groups, we performed a mixed GLM, with  $P_{A16}$  as a dependent variable, with treatment and order as fixed factors and with individuals as a random factor. For this test, we used the “R” V.2.9.2 beta program (2009).

## RESULTS

Prior to the experiments, different tests were carried out in order to test for age and body mass differences. At the beginning of the experiments, the two groups were homogeneous in age (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 70$ ,  $n_{EC} = 12$ ,  $n_{CC} = 8$ ,  $P = 0.43$ ) and in body mass (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 93$ ,  $n_{EC} = 12$ ,  $n_{CC} = 8$ ,  $P = 0.51$ , Fig. 2). At the end of the flight room period, the body conditions of the two groups seemed different, since the body mass of the EC were significantly inferior to the body mass of the CC (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 111$ ,  $n_{EC} = 12$ ,  $n_{CC} = 8$ ,  $P = 0.041$ , Fig. 2). Females in EC won weight when they returned in cages whereas females in CC continued to lose weight. At the end of the test period, there were no more differences in the two groups of females (Mann-Whitney  $U$  test:  $U = 81$ ,  $n_{EC} = 11$ ,  $n_{CC} = 7$ ,  $P = 0.97$ , Fig. 2). In both groups, we found no relationship between the initial body mass and the weight loss in the flight room (Spearman correlation:  $r = 0.071$ ,  $n = 8$ ,  $P = 0.84$  for the CC and  $r = 0.21$ ,  $n = 12$ ,  $P = 0.48$  for the EC).

In the EC, females produced significantly more CSDs for the A 16 song bout than for the A 8 song bout (Wilcoxon signed rank test:  $W = -127$ ,  $n = 20$ ,  $P < 0.001$ ,  $m(A16)_{EC} (\pm SD) = 8.73 \pm 13.33$ ,  $m(A8)_{CC} (\pm SD) = 4.92 \pm 7.52$ , Fig. 3). This result was consistent with the result obtained for the CC, where the number of CSDs taken for the A 16 song was significantly higher than the

CSDs taken for the A 8 song (Wilcoxon signed rank test:  $W = -171$ ,  $n = 20$ ,  $P < 0.001$ ,  $m(A16)_{CC} (\pm SD) = 10.68 \pm 11.61$ ,  $m(A8)_{CC} (\pm SD) = 4.9 \pm 6.67$ , Fig. 3). The present results support the ones of the previously published studies reporting the strong attractiveness of the A phrase with high tempo (16 syllables per second).

After the two test sessions, there was no significant difference in the total number of CSDs taken between the two conditions (Paired t-test:  $t = -0.40$ ,  $n = 20$ ,  $P = 0.69$ ,  $m_{EC} (\pm SD) = 13.65 \pm 20.65$ ,  $m_{CC} (\pm SD) = 15.56 \pm 18.03$ ). Females in EC produced as many CSDs as females in CC. Nevertheless,  $P_{A16}$  in the EC was significantly lower than in the CC (t-test:  $t = -2.02$ ,  $n_{EC} = 20$ ,  $n_{CC} = 20$ ,  $P = 0.050$ ,  $m_{EC} (\pm SD) = 0.64 \pm 0.17$ ,  $m_{CC} (\pm SD) = 0.75 \pm 0.17$ , Fig. 3).

We found no effect of the order (if the A16 or A8 songs were played in first or in second position, GLMM:  $F_t = 2.56$ ,  $P = 0.86$ ), of its interaction with the treatment (Clipped or intact feathers, GLMM:  $F_{t, tr} = 0.63$ ,  $P = 0.89$ ). In both groups, there was no significant difference in the  $P_{A16}$  or in  $P_{A8}$  if A16 or A8 were played in first or in second position.

## DISCUSSION

The results of the present study showed that, in the flight room, birds of the both groups had lost weight. An increase of energy expenditure can explain the weight loss of the birds because they had to move more intensively to join the perches, to eat or to drink. Nevertheless, it is shown that weight of females in the Experimental Condition (EC) decreased more intensively than females in the Control Condition (CC). It is likely that these females, unable to fly, had to burn more energy resources to produce an equivalent activity (the weight of cut feathers did not reach 0.05 g and can therefore be considered as insignificant). However when the two groups were put in a more restraint environment, the difference between them disappeared. Females in EC gained weight, whereas females in CC continued to lose weight. Finally, the difference between the two groups indicated that the body condition of the birds was affected by the trimming of their feathers, and induced a weak but significant energy cost.

*Intra-group Comparison.* –Our results also showed a higher response rate for the A 16 song bouts than for the A 8 song bouts in the two groups. This result is consistent with the findings from previous research carried out in laboratory showing that A 16 song elicits a high level of CSDs in females (Vallet et Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). Once again, it can be observed that the tempo of this phrase is an important component of its attractiveness (Drăgănoiu et al. 2002). A phrase emitted with a high tempo (16 syllables per second) is more sexually attractive than A phrase emitted with a low tempo (8 syllables per second). As this high tempo rate is associated with psychomotor capacities, it could be a reliable feature of the male quality (Suthers et al. 2004).

*Inter-group Comparison.* –The total number of CSDs taken by the females did not differ significantly between the two groups. The change in the female's body condition by clipping the remiges did not provoke a decrease of the total number of sexual responses. Then, in the EC, the sexual motivation is not decreased in comparison to the CC. This result is not surprising because in our experiment, the female choice did not impose any obvious supplementary cost.

However, we found in the EC a decrease of the female choosiness towards the A 16 songs and an increase towards the A8 songs. This loss of choosiness varies here with intrinsic conditions. In agreement with Burley and Foster's (2006) results, the trimming of the wing feathers decreases the choosiness of the females towards attractive stimuli, and as a consequence, increases the proportion of responses towards less attractive stimuli.

Our results seem to confirm the prediction of the theory which says that choosiness can be constrained by non-optimal body conditions (Jennions and Petrie 1997) and that the strength of the preferences for one type of high values' stimuli is then altered (Milinski and Bakker 1992; Qvarnström 2001; Wong and Jennions 2003; Cotton et al. 2006). In the literature however, females often decrease their choosiness when a cost is associated with the choice (Slagvold et al. 1988; Milinski and Bakker 1992; Wong and Jennions 2003), and the decrease of choosiness is

explained by a reduced sampling effort. On the contrary, in our study, being choosy induced no obvious supplementary cost for females because producing a CSD is not expensive and no difference in the CSD production is observed between the two conditions. However, the two weeks interval spent in the flight room allowed them to compare their flight performance to those of the other group. A self-assessment of its own mating quality may be the basis of the shift towards lower quality song of the females in EC (Burley and Foster 2006). This hypothesis is supported by the fact that  $P_{A16}$  was constant through the test periods in both groups, and then did not follow the evolution of body condition. The decrease in  $P_{A16}$  of females in EC should have been a response of the evaluation of their own quality in the flight room. As in nature, looking for a mate is supposed to be costly, both in term of energy expenditure and in term of predation risk, the decrease of choosiness of females in EC seems to be a residual behavioural adaptation of a harsh condition. This adaptation is supposed to favour the female mating despite a decrease of its attractiveness or of its ability to contest for the better males. Another cost that could happen in the field is the cost imposed by the male rejection. Indeed, even less choosy than females, males of domesticated canaries also exert a choice (Parisot, 2004). Male aggressions towards females are however rare and usually not damageable for females (personal observation). In addition, the CSD is a response to the male courtship and attacking a courted female is unlikely to occur. However, as canaries are socially monogamous and as assortative mating is likely to occur, looking for a higher rank male could result in delay in pairing and laying date (Holveck and Riebel in press), and then reduce the reproductive success. Pairing quickly with a same quality male could then be a better strategy. In contrast, females' attacks are sometimes reported (L.N. pers. obs.), and could represent a cost for the displaying female. However, if females' attacks represented a cost, we would observe a global decrease of the responses rate of females in CC and not only a decrease of choosiness. Moreover, the females were tested in individual cages, with no physical contacts with other individuals. Then, there is no cost of being aggressed in our experimental design.

Interestingly, we observed that, even in poor condition, females did not change their

preference function (order in which males are ranked), and still exhibited preferences for the most attractive songs. Nevertheless, as the likelihood to mate with a good quality male are weak, it is not useful to invest as many time to get the “standard of beauty”, and it seems a more advantageous strategy to reduce selectivity and accept more unattractive males than females in better conditions.

To our knowledge, it is the first time that a decrease of choosiness has been demonstrated towards good quality song in a songbird, by modification of the female body condition. The use of domesticated canaries, whose songs have been particularly well studied, has real advantages since researchers have a quite good representation of what an attractive song looks like, and also because the production of CSD provides an objective and reliable measure for the females' preferences.

However, the use of a domesticated species could be disadvantageous in the study of choice variability. A decrease female choosiness in these species is possible. Nevertheless, the modification of choosiness in domesticated canaries occurs and persists in our experiment. This result indicates that this process could be important in the evolution of sexual preferences.

At this stage, we cannot determine if this modification of choosiness is the consequence of a cognitive process rather than a direct effect of the physiological state of the females. Nevertheless, as females did not decrease their total number of CSDs, we suppose that the global intern state of the females is not profoundly affected by the cutting of the feathers. In addition, the weight of the both groups became similar at the end of the test period. A self-assessment of the females' body condition via revaluation of their own quality, especially during the time spent in the flight room is then more probable than a physical limitation of choosiness. Indeed, females in EC were unable to fly and to reach the high perches, as they were mixed up with females in CC, which showed no difficulties to fly from one perch to another. However, due to the lack of evidence, we can not preclude an alternative explanation.

Another opened question is whether the change in female choosiness is the result of a

lower investment in mating effort due to the non-optimal conditions (for example a reduced sampling capacity) or the result of a change in their preference functions (the order of preference in which they classify males). Typically, in species with mutual mate choice, low quality females could be forced to mate with low quality males because more attractive females monopolize the most attractive males (Holveck and Riebel in press). In addition, if less attractive females are able to evaluate their own quality, they could direct their choice towards less attractive males to avoid the risk of male desertion or male polygamy (Jennions and Petrie 1997).

In conclusion, we observed that females modified their choosiness in accordance with the body condition. A higher rate of acceptance of low quality sexual signal could bring the female to accept less attractive males. For example, characteristics of bird song are associated with male age and size in swamp sparrows (Ballentine 2009) and to age, social status and reproductive success in the tropical mockingbird, *Mimus gilvus* (Botero et al. 2009). In domesticated canaries, a lowest discrimination rate towards the A 8 phrase could then result in the acceptance of younger (i.e. less experienced), lighter, or subordinate partner. Moreover, in song birds, female usually directs its choice towards the males with a high quality of songs. This quality could be enhanced by the presence of a high rate of plasma testosterone as suggested by Ball et al. (2003). Nevertheless, a high level of testosterone is also associated with a lower parental investment (Van Roo 2004; McGlothlin et al. 2007). And yet, females in poor body condition need greater male brood care effort to make up their own insufficiency and could change their mating strategy. Thus, females could shift their preference toward less attractive songs producers for being more intensively assisted in breeding the chicks. Finally, this study suggests that better singers win reproductive success not only by attracting a higher number of females, but also because the females they attract are in better condition and should be more efficient for reproduction.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

A.L. is supported by the Institut Emilie Du Châtelet, which supports the research on women, sex

and gender. We want to thank C. Desaleux and P. Groué for taking care of birds. We also thank G. Leboucher and N. Mathevon for their help and their advice, and T. Chrysanthaki and C. Lestienne for their help in English translation. We also thank the two reviewers for their precious comments that greatly enhanced the quality of this paper. The authors declare that they have no conflict of interest.

## LITERATURE CITED

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andersson, M., AND Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11:53-58
- Andersson, M., AND L. W. Simmons. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21:296-302.
- Bakker, T. C. M. 1999. The study of intersexual selection using quantitative genetics. *Behaviour* 136:1237-1265.
- Bakker, T. C. M., R. Künzler, AND D. Mazzi. 1999. Condition-related mate choice in Sticklebacks. *Nature* 401:234.
- Bakker, T. C. M., AND A. Pomiankowski. 1995. The genetic basis of female mate preferences. *Journal of Evolutionary Biology* 8:129-171.
- Ball, G. F., C. B. Castelino, D. L. Maney, D. Appeltants, AND J. Balthazart. 2003. The activation of birdsong by testosterone - Multiple sites of action and role of ascending catecholamine projection. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1007:211-231.
- 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., J. Hyman, AND S. Nowicki. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology* 15:163-168.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Botero, C. A., R. J. Rossman, L. M. Caro, L. M. Stenzler, I. J. Lovette, S. R. DeKort, AND S. L. Vehrencamp. 2009. Syllable type consistency is related to age, social status and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal Behaviour* 77:701-706.
- Burley, N. T., AND V. S. Foster. 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour* 72:713-719.
- Catchpole, C. K., AND P. J. B. Slater. 1995. *Bird Song, Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cotton, S., J. Small, AND A. Pomiankowski. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology* 16:R755-R765.
- David, P., T. Bjorksten, K. Fowler, AND A. Pomiankowski. 2000. Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies. *Nature* 406:186-188.
- Draganoiu, T. I., L. Nagle, AND M. Kreutzer. 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B*, 269:2525-2531.
- Edvardsson, M. 2007. Female *Callosobruchus maculatus* mate when they are thirsty: resource-rich ejaculates as mating effort in a beetle. *Animal Behaviour* 74:183-188.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Godin, J.-G. J., AND S. E. Briggs. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour* 51:117-130.
- Güttinger, H. R. 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary.

- Behaviour 94:254-278.
- Hale, R. E. 2008. Evidence that context-dependent mate choice for parental care mirrors benefits to offspring. *Animal Behaviour* 75:1283-1290.
- Hale, R. E., AND C. M. St Mary. 2007. Nest tending increases reproductive success, sometimes: environmental effects on paternal care and mate choice in flagfish. *Animal Behaviour* 74:577-588.
- Hebets, E. A., J. Wesson, AND P. S. Shamble. 2008. Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spider. *Animal Behaviour* 76:355-363.
- Hedrick, A. 2005 Environmental condition-dependent effects on a heritable, preferred male trait. *Animal Behaviour* 70:1121-1124.
- Holveck, M.-J., AND K. Riebel. 2009. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B*.
- Jennions, M. D., AND M. Petrie. 1997. Variation in mate choice and mating preference: a review of causes and consequences. *Biological Review* 72:283-327.
- Johnson, J. B., AND A. L. Basolo. 2003. Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behavioral Ecology* 14:619-625.
- King, A. P., AND M. J. West. 1997. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. *Science* 195:1002-1004.
- Kreutzer, M., AND E. Vallet. 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour* 117:106-116.
- Kroodsma, D. E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in song playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. *Animal Behaviour* 40:1138-1150.
- Leboucher, G., M. Kreutzer, AND J. Dittami. 1994. Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are estradiol implants necessary? *Ethology* 97:190-197.
- McGlothlin, J. W., J. M. Jawor, AND E. D. Ketterson. 2007. Natural variation in a testosterone-mediated trade-off between mating effort and parental effort. *American Naturalist*, 170:864-875.
- McGraw, K. J., E. A. Mackillop, J. Dale, AND M. E. Hauber. 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamented plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747-3755.
- Milinski, M., AND T. C. M. Bakker. 1992. Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B* 250:229-233.
- Møller, A. P. 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology* 5:691-699.
- Møller, A. P., AND T. Szép. 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology* 83:2220-2228.
- Parisot, M. 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*): indices comportementaux, hormonaux et vocaux. Ph. D. dissertation, University of Paris 13 – Villetaneuse, Nanterre.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51:537-551.
- Qvarström, A. 2001. Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 16:5-7.
- Rehsteiner, U., H. Geisser, AND H.-U. Reyer. 1998. Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour* 55:1471-1481.
- Slagsvöld, T., J. T. Lifjeld, G. Stendmark, AND T. Breiehagen. 1988 On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 36:433-442.
- Suthers, R. A., E. Vallet, A. Tanvez, AND M. Kreutzer. 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *Journal of Neurobiology* 60:381-393.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment AND sexual selection. In: Campbell (ed) *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Aldine, Chicago, pp 136-179.

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

Vallet, E., AND M. Kreutzer. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour* 49:1603-1610.

Vallet, E., M. Kreutzer, I. Beme, AND L. Kiosseva. 1997. ‘Sexy’ syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production? *Advances in Ethology* 32:132.

Van Roo, B. L. 2004. Exogenous testosterone inhibits several forms of male parental behavior and stimulates song in a monogamous songbird: the blue-headed vireo (*Vireo solitarius*). *Hormones and Behavior* 46:678-683.

Wagner, W. E., AND W. W. Hoback. 1999. Nutritional effects on male calling Behaviour in the variable field cricket. *Animal Behaviour* 57:89-95.

Wilson, N., S. C. Tubman, P. E. Eady, AND G. W. Robertson. 1997. Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B* 264:1491-1495.

Wong, B. M., AND M. D. Jennions. 2003. Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society of London, serie B (suppl.)* 270:S36-S38.

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.

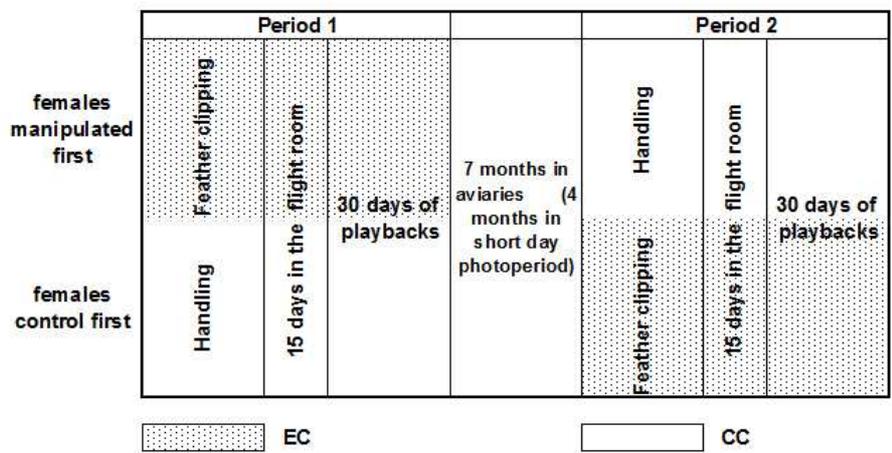


Fig. 1 Scheme describing the experimental design of the study. Both groups have been tested twice: once in each situation (Experimental Condition (EC) and Control Condition (CC)), with an interval of seven months.

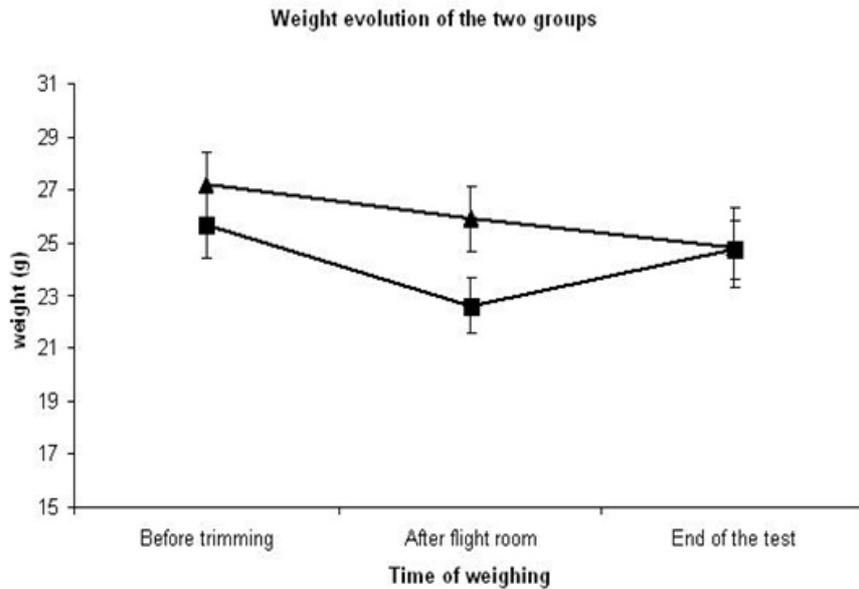


Fig. 2 Evolution of the weight (mean  $\pm$  SE) of the two groups of birds during the second test session. The squares represent the experimental condition and the triangles represent the control condition. No significant differences are observed in time 1 and 3 but in time 2, the experimental condition is significantly less heavy than the control condition.

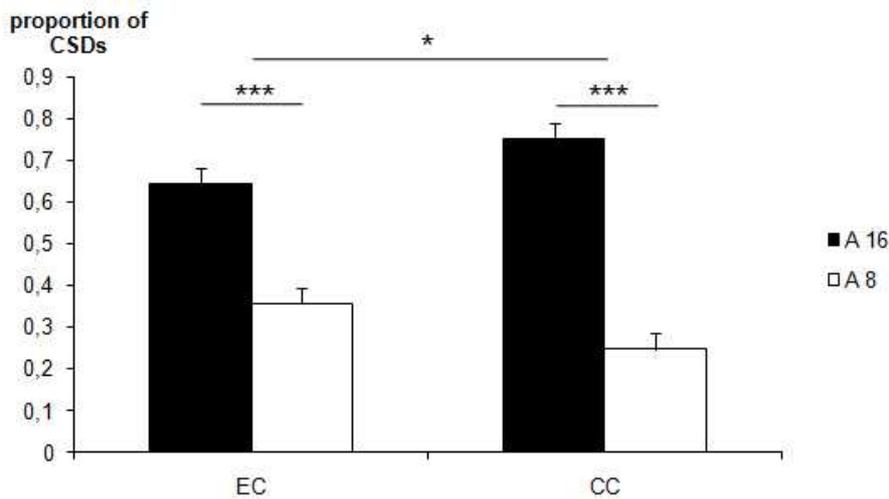


Fig. 3 Proportion of Copulation Solicitation Displays produced by the females in the two groups (mean  $\pm$ SE) and for the two song types. NS: Non significant, \* :  $P < 0.05$ , \*\*\* :  $P < 0.001$ . In the two groups, the total number of CSDs is higher in response to the A 16 song than to the A 8 song.



## **Diet quality affects male choice in domestic female canary *Serinus canaria***

Alexandre Lerch<sup>1</sup>, Lauriane Rat-Fischer<sup>2</sup>, Laurent Nagle<sup>1</sup>,

<sup>1</sup>Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris Ouest, Nanterre – La Défense

<sup>2</sup>Laboratory of Psychology of Perception, University of Paris Descartes, CNRS UMR 8158

Correspondence : A. Lerch, Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris-Ouest, Nanterre – La Défense, 200 avenue de la République 92000 Nanterre, France.

*E-mail address:* [alexandre.lerch@u-paris10.fr](mailto:alexandre.lerch@u-paris10.fr)

Tel: 00.33.140.97.74.82 – Fax: 00.33.140.97.74.74

Word Count: 5169

Abstract- Mate choice is the result of intra- and inter-sexual selection. Even a consensus between females is often observed towards some males, different constraints can affect their choice. Context (early learning, mate-choice copying, previous experiences...) and/or condition (genetics, body condition, age...) can highly drift the choice of a female from its “standard of beauty”. In domestic canaries *Serinus canaria*, females show their acceptance for a male by producing a particular sexual behaviour called “Copulation Solicitation Display” (CSD). Previous studies have shown that the number and the intensity of these CSDs are more important when females listen to the sexy “A” phrases with a high tempo (A16) in comparison with the A phrases with a low tempo (A8). A16 is then deemed as a good indicator of the male quality. Here we show that, whereas females with a highly diversified diet show higher amount of sexual responses for the A16 phrase, females with a poorly diversified food show no differences between the two types of songs. We then underline the fact that a modification of the feeding condition could decrease its choosiness towards high value stimuli and increase their responses rate towards low value signals.

Key-words: birds, diet, domesticated canaries, mate choice, *Serinus canaria*, song.

The theory of sexual selection (Darwin 1871) predicts coevolution between male ornament and female choice (Fisher 1930). Typically, females base their choice on Secondary Sexual Traits (SSTs), which are reliable clues of their quality (Andersson 1994). Nevertheless, the handicap principle (Zahavi 1975, 1977; Møller & Szép 2002) predicts that male SSTs are costly to produce, and then, that male signal has condition-dependent expression (Møller 1992; Wagner & Hoback 1999; David et al. 2000; McGraw et al. 2002; Hedrick 2005).

As for the SST expression, female choice is costly because it induces energy cost and it could increase the predation risk (Jennions & Petrie 1997). Based on this assumption, theoretical works predicts that female choosiness decreases under non-optimal condition or non-optimal context (Fawcett & Johnstone 2003). For example, many studies reveal that choosiness (i.e. the energy that individuals are prepared to invest in assessing mates) becomes lower in harsh environment than in favourable environment (context-dependent mate choice - Milinski & Bakker 1992; Godin & Briggs 1996; Johnson & Basolo 2003; Wong & Jennions 2003; Hale & St Mary 2007; Hale 2008).

References to condition-dependent mate choice have been rarer than those to context-dependence choice. Female genetic background, which is, elsewhere, a condition of evolution of male ornament, represents a first condition that is supposed to be particularly determinant in female choosiness (Bakker & Pomiankowski 1995; Wilson et al. 1997; Bakker 1999). But other factors play an important role. Previous experiments have already reported the impact of body condition in three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Bakker et al. 1999), in the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Edvardsson 2007) and in a wolf spider *Schizocosa sp.* (Hebets et al. 2008), but

evidences are lacking in birds.

A major advance has been described in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Slagsvold et al. 1988). In this species, a field study reveals a correlation between an index of body condition and the area covered in male territory assessment. More recently, laboratory researches have shown that female zebra finches *Taeniopygia guttata* are less selective towards males SSTs (here the red colour of a ring) when their flight ability is experimentally suppressed (Burley & Foster 2006).

Songbirds often compete and court females with songs (Catchpole & Slater 1995). Thus, male song quality is supposed to reflect its intrinsic quality. More particularly, in numerous species, phrases with high trill rate are supposed difficult to produce and then are reliable indicators of the male quality, because they reach the limit of the species physiological ability (Podos 1996, 1997; Draganoiu et al. 2002; Ballentine 2009). Indeed, a high trill rate is associated with good psychomotor capacities (Suthers et al. 2004). In the water pipit *Anthus spinoletta*, the frequency of emission of a phrase with a high trill rate is associated with body condition and with their reproductive success (Rehsteiner et al. 1998) and in the swamp sparrow *Melospiza georgiana*, high trill rate increases the female sexual responses (Ballentine et al. 2004).

In canaries *Serinus canaria*, male songs are highly diversified (Lehongre et al. 2006). Among their large repertoire, a special phrase called “A phrase” is composed of a two-note syllable repeated at a high tempo (at least 15 syllables per second) and covers a high frequency bandwidth (Vallet & Kreutzer 1995). Moreover, Vallet & Kreutzer (1995) and Vallet et al. (1998) found that this “A” phrase elicits a high level of sexual displays in females.

As in many songbirds, songs of male domestic canary are one of the SSTs. It is then probable that a decreased body condition would alter the female choosiness towards high quality songs. In the present study, we assess the relationship between food quality and the female choosiness for high value stimuli. We constituted two groups of females (the first is provided with a highly diversified food, and the second with a lowly diversified food) and we presented different types of A phrases to these groups. We calculated an index of selectivity for each female and we compared the index of these two groups.

## **METHODS**

### *Subjects and Housing*

We selected a sample of 24 females of domesticated canaries. All of them were between two and five year-

old and can reproduce. All birds came from a strain form of heterogeneous genetic background. They have been reared in aviaries (118 x 50 x 50 cm) in the breeding rooms of the LECC (Laboratory of Compared Ethology and Cognition) in Nanterre, France. During their ontogeny, females have been kept in visual and acoustic contact with many other birds (females and males) so that the development of their social relationship has not been impacted by the breeding conditions. In particular, they could have heard many male singing around the aviaries. In prevision of the experiment, we kept the birds in a non-reproductive state thanks to the length of the short day photoperiod (8 h Light: 16 h Dark).

### *Bird manipulation*

Four weeks before the beginning of the tests, we placed the birds in individual cages (38 x 33 x 26 cm) arranged in sound proof chamber (two-floored boxes (60 x 55 x 90 cm inside; 90 x 80 x 110 cm outside)). The boxes were closed with a transparent plexiglas door to allow a direct observation of the bird responses. Each bird was then in visual contact with one conspecific and in acoustic contact with three conspecifics, in order to maintain social relationships and to limit the stress due to the environmental changes. The cages contained two perches, a nest (diameter: 10 cm) and one pool to drink and bath. Birds were provided with nesting material, with a cuttlefish bone and with white sand for birds. We placed the bird in short day photoperiod. During this first test period, the same short-day length was maintained.

Two groups of 12 females were randomly constituted. We provided the first group (F+) with diversified food: a mixture of seeds adapted to the short days photoperiod (canary seed, groats, nigerseed, black rape and hempseed - Beyers, Belgium), eggfood for canary (crude proteins, crude fat, fibbers, crude ash – Cédé, Belgium), and several types of fresh food (apple, broccoli, carrot and chicory). The second group (F-) was fed with a less diversified food. We provided them with canary seed (every day) and with the mixture of short day photoperiod seeds (two days per week). In both groups, food was available *ad libitum*. Thus, we made sure that only the quality and not the quantity of the food was implicated in the female responses.

The day before the beginning (Fig. 1) of the choice tests, we stimulated the female sexual behaviour using the non-invasive method described by Leboucher et al. (1994). We suddenly changed the photoperiodic cycle into a long day photoperiod (15 L: 9 D; reproduction). This change induced the growth of the bird ovaries, the laying activity and the revival of the sexual behaviour. In the F+ group, we replaced the short day seed mixture with a long day seed mixture (canary seed, rapeseed, peeled oats, nigerseed, line seed, perilla, hempseed and white lettuce - Beyers, Belgium). During the whole experiment, birds were maintained at a temperature comprised between 18 and 22°C. Moreover, in order to observe the impact of a different diet on the body masses, birds were weighted once a week from the beginning to the end of the experiment, and once again five months after the end of the experiment, at the end

of the long day photoperiod (Fig.1).

### *Male Songs*

We used AVISOFT-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005) to elaborate the played songs.

To test the female choosiness, we played two different types of song. In the first type of songs, we used domestic canary songs in which we inserted a highly attractive “A” phrase (Vallet & Kreutzer 1995) with a high tempo: A16 (tempo: 16 syllables per second). In the second type of songs we used a non attractive A8 phrase (tempo: 8 syllables per second). The relation between the tempo of these phrases and the response rate of the females has been proved to be highly correlated (Drăgănoiu et al. 2002). Vallet et al. (1997) also showed that “A” phrases emitted with a tempo below ten syllables per second were not attractive.

To control for any influence of the syntax or other elements, the built songs (A16 and A8 songs) were fully standardized. We used two introduction notes before the tested “A” phrase (A16 or A8) and a short phrase of conclusion placed after the A phrase (Fig. 2). Thus, the “background songs” were constituted with two introduction notes and with a conclusion phrase. Twenty replications of these background songs are used to avoid any problem of pseudoreplication (Kroodsma 1990). The same background songs are used for both song types. We inserted a different A16 or A8 phrase in each of the background songs. The A16 and A8 phrases came from twenty different males. All of the songs lasted six seconds which corresponds to a normal song length (Güttinger 1985).

### *Experimental design*

During a test session, we played to every female both types of songs, with a two-minute long silence period between them. The order of the playbacks was randomly assigned to avoid any order effect. We performed two test sessions per day, one in the morning and once in the afternoon, for a total length of 30 consecutive days. During this period, we counted the number of produced Copulation Solicitation Displays (CSDs). During a CSD, a female crouches, arches her back and brings her tail forward and her head back. The wings vibrate (King & West 1977). If one of these parameters is lacking, we notice a half CSD (Kreutzer & Vallet 1991). These CSDs are responses to male stimulations and are considered as behaviour relevant of a female acceptance to copulate.

During tests, the sound proof chambers were solely lit from the inside. The reflection on the plexiglass prevented the females from seeing the experimenters. An opaque screen was put between the cages during the test to avoid a mutual visual influence of the neighbour decision.

*Statistical analyses*

Weekly, we compared the body mass of both groups using a Mann-Whitney sum rank test. We could then determine if the female diet was impacting the body mass. We used for this first analysis the SIGMASTAT (v. 2.0) statistical software.

We compared the female sexual motivation by comparing the total number of CSDs of both groups. For that we used a Generalized Linear Model, with the number of CSDs as a dependent variable, and the group (F+ or F-) as a fixed factor. To determine the female preferences, we compared in each group, the number of CSDs taken for both types of song. For that, we performed a Generalized Linear Mixed Model. We used the song type as a fixed effect and females as a random effect.

To determine the females' selectivity, we calculated the proportion ( $P_{A16}$ ) of CSDs taken for the A16 songs as follows:

$$P_{A16} = \text{PSA}_{A16} / \text{PSA}_{\text{total}}$$

A  $P_{A16} = 1$  means that every CSDs were produced during the A16 songs whereas  $P_{A16} = 0$  means that every CSDs were produced during the A8 songs. We performed a GLM with PA16 as the dependant variable, the group as the fixed effect and the female identity as a random factor. For GLM and GLMM analysis, we used the SPSS 11.5 program.

All the stages of this experiment were conducted with the agreement number 92-244 (L.N), delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries.

**RESULTS***Intra-group comparisons*

In females F+, the song type had a significant impact on the total number of CSDs. The number of CSDs for the A16 songs was higher than for the A8 songs ( $F_{1,11} = 5.11$ ,  $P = 0.045$ ,  $m_{A16}$  (mean  $\pm$  SD) =  $6.3 \pm 8.5$ ,  $m_{A8}$  (mean  $\pm$  SD) =  $3.2 \pm 4.9$ , Fig. 3). At the opposite, the song type had no significant impact on females F- ( $F_{1,10} = 1.60$ ,  $P = 0.23$ ,  $m_{A16}$  (mean  $\pm$  SD) =  $9.7 \pm 20.35$ ,  $m_{A8}$  (mean  $\pm$  SD) =  $7.5 \pm 17.6$ , Fig. 3).

*Inter-group comparisons*

In addition, we observed a significant effect of the group on the  $P_{A16}$ . The proportion of CSDs produced for the A16 songs was significantly higher in the group F+ than in the group F- ( $F_{1,15} = 4.81$ ,  $P = 0.047$ ,  $m_{F+}$  ( $\pm$  SD) =  $0.70 \pm 0.16$ ,  $m_{F-}$  ( $\pm$  SD) =  $0.52 \pm 0.14$ , Fig. 3).

*Sexual motivation*

During the 30 days of test, no significant differences were observed between F+ and F- in the total number of CSDs ( $F_{1,23} = 0.45$ ,  $P = 0.51$ ,  $m_{F+} = 9.46 \pm 13.0$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 17.2 \pm 37.6$  (mean  $\pm$  SD)). The diet of the birds did not impact their sexual motivation. Even in the last week (W+7), when weight differed significantly between both groups, sexual motivation remained unchanged ( $F_{1,23} = 1.38$ ,  $P = 0.25$ ,  $m_{F+} = 1.96 \pm 2.68$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 5.13 \pm 8.56$  (mean  $\pm$  SD)).

*Weight evolution*

At the beginning of the experiment (week 0 – W0), no differences were observed between the weight of the two groups (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 148$ ,  $P = 0.98$ ,  $m_{F+} = 25.2 \pm 4.1$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 25.0 \pm 3.8$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4). Both groups lost weight after a week in cages, but body mass were still not significantly different at W+1 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 153$ ,  $P = 0.89$ ,  $m_{F+} = 23.6 \pm 3.3$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 23.2 \pm 2.9$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4), W+2 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 150$ ,  $P = 0.98$ ,  $m_{F+} = 23.0 \pm 3.1$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 22.6 \pm 2.4$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4) or W+3 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 161$ ,  $P = 0.54$ ,  $m_{F+} = 23.8 \pm 3.2$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 22.4 \pm 2.2$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4).

The difference between both groups increased when we extended the photoperiod (15 L : 9 D), but was still not significant at W+4 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 148$ ,  $P = 0.93$ ,  $m_{F+} = 22.6 \pm 2.9$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 21.9 \pm 2.1$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4), W+5 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 137$ ,  $P = 0.78$ ,  $m_{F+} = 21.9 \pm 2.8$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 21.7 \pm 1.4$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4), and W+6 (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 107$ ,  $P = 0.13$ ,  $m_{F+} = 23.7 \pm 3.1$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 22.0 \pm 2.1$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4). Only at W+7 we could observe a significant difference in the body mass of both groups (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 96.5$ ,  $P = 0.03$ ,  $m_{F+} = 23.1 \pm 3.4$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 20.5 \pm 1.5$  (mean  $\pm$  SD), Fig. 4).

In addition, the difference between the body mass of both groups significantly increased with weeks (Spearman correlation:  $r = 0.714$ ,  $N = 8$ ,  $P = 0.04$ ).

Five months after the end of the experiment, no difference in the female body mass could be observed (Mann-Whitney sum rank test:  $U = 49.5$ ,  $P = 0.71$ ,  $m_{F+} = 27.2 \pm 2.3$  (mean  $\pm$  SD),  $m_{F-} = 28.7 \pm 1.7$  (mean  $\pm$  SD)).

**DISCUSSION**

Many studies have already reported the high preference of females for the “A” phrase in canaries (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998; Leitner & Catchpole; 2002; Amy et al. 2008). This preference results from predispositions (Pasteau et al. 2007) and is reinforced by learning (Nagle et al. 1997). “A” phrase increases the number of female calls (Nagle et al. 2002), and decreases the latency of egg-laying in young females (Leboucher et al.

1998). However, these experiments have always been conducted with high tempo “A” phrases, similar to our “A16” stimulus. Vallet et al. (1997) and Drăgănoiu et al. (2002) demonstrated that the high tempo of the “A” phrase is an important component of its attractive power. These results are confirmed by the data of our group F+. At the opposite, females F- respond similarly to both types of stimuli. Thus, our results confirm the sexual attractiveness of “A” phrases emitted with high tempo, and also suggest that a non-optimal condition affects female decision.

Indeed, the evolution of body mass in both groups reveals that diet treatment has a significant effect on female body condition. Whereas significant differences in the weight between the highly diversified diet group (F+) and the lowly diversified diet group (F-) appears only after seven weeks of treatment, the difference ( $m_{F+} - m_{F-}$ ) increases along the experiment. Nevertheless, unlike what happens in arthropods, in which the process is irreversible, body condition in our birds is only temporarily altered. Indeed, we found no more difference in the female body mass five months after the end of the experiment. Nonetheless, the effect of a lowly diversified food is great enough to impact the female mating decision.

Thus, the results show that F+ females are choosier than F- females. In nature, such differences could be explained by cost associated with choosiness (Slagvold et al. 1988; Milinski & Bakker 1992; Wong & Jennions 2003). As mate choice is costly, the energy or time that an individual is able to invest in sampling effort is lower when its body condition is poor (Jennions & Petrie 1997; Cotton et al. 2006). However, in the present study, no obvious supplementary cost are induced by female choice, since producing a Copulation Solicitation Display (CSD) is supposed not expensive and since no differences in the CSD production are observed between the two conditions. This indicates that sexual motivation is not affected, even in the end of the testing period, when the weight differed significantly between both groups.

One possibility is that a decreased choosiness in poor condition is adaptive. As mate choice may be costly in term of energy expenditure and in term of predation risks, female in poor condition could spare energy by being less choosy. Moreover, canary is a socially monogamous species (Voigt et al. 2003) that performs assortative pairing (Parisot 2004). Thus, good quality males can reject poor quality females. The risk of remaining unpaired is then less elevated for F+ females than for F- females that should compensate by being less choosy. In addition, some females attack others when they produce CSD (L.N. pers. obs). As females in poor condition should be more injured by these attacks, because they are less able to defend themselves, they could limit the risk of competition with other females by responding more to low quality males. And yet, in our laboratory conditions, females could neither be rejected by males nor be attacked by rivals. Then, the loss of choosiness of low quality females would be a residual behaviour of what would happen in the field.

Another possibility would be that females change their preferences with their body condition. Indeed,

whereas the decrease in female's choosiness with lower body condition is well-known, more intriguing is the fact that female could change their preferences (i.e. the order in which they would rank their potential mates). However a recent research (Hoelveck & Riebel 2010) found that low quality females of zebra finches prefer low quality males when choosing a male. In their study, females reared in poor condition preferred the song of males reared in poor condition rather than those of males reared in good condition. Thus, in our study, females of the F- group could be at an intermediate condition. Then, they would not exhibit any preference for one of the two played song type. Nonetheless, a major difference between both studies is the fact that zebra finches were put in harsh condition as soon as they were born, whereas we reduced the food quality of our females only four weeks before the beginning of the playback tests. Hoelveck & Riebel's study (2010) tested then long-term decreased body conditions whereas we tested a transitional effect.

To our knowledge, our study is one of the first showing that body condition affects female's choice toward high quality song. Nevertheless, Future works need to determine if this change reflects a lower choosiness of the affected birds or a progressive change in their preferences. We could imagine a long-term experience, where both groups of birds would be fed with different diet since their hatching until the end of the experiment.

### **Acknowledgements**

A.L. is supported by the Institut Emilie Du Châtelet, which supports the research on women, sex and gender. We want to thank C. Desaleux and P. Groué for taking care of birds.

### **Reference**

- Amy, M., Monbureau, M. Durand, C., Gomez, D. Théry, M & Leboucher, G., 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Animal Behaviour*, **76**, 971-982.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Bakker, T. C. M. 1999. The study of intersexual selection using quantitative genetics. *Behaviour*, **136**, 1237-1265.
- Bakker, T. C. M. & Pomiankowski, A. 1995. The genetic basis of female mate preferences. *Journal of Evolutionary Biology*, **8**, 129-171.
- Bakker, T. C. M., Künzler, R. & Mazzi, D. 1999. Condition-related mate choice in sticklebacks. *Nature*, **401**, 234.
- Ballentine, B., Nowicki, S. & Hyman, J. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioural Ecology*, **15**, 163-168.
- 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.
- Burley, N. T. & Foster, V. S. 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. *Animal Behaviour*, **72**, 713-719.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*, **16**, R755-R765.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Jim Murray.
- David, P., Bjorksten, T., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2000 Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies. *Nature*, **406**, 186-188.
- Drăgănoiu, 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, Series B*, **269**, 2525-2531.
- Edvardsson, M. 2007. Female *Callosobruchus maculatus* mate when they are thirsty: resource-rich ejaculate as mating effort in a beetle. *Animal Behaviour*, **74**, 183-188.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Fawcett, T. W. & Johnstone, R. A. 2003. Mate choice in the face of costly competition. *Behavioral Ecology*, **14**, 771-779.
- Godin, J.-G. J. & Briggs, S. E. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour*, **51**, 117-130.
- Güttinger, H. R. 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**, 254-278.
- Hale, R. E. & St Mary, C. M. 2007. Nest tending increases reproductive success, sometimes: environmental effects on paternal care and mate choice in flagfish. *Animal Behaviour*, **74**, 577-588.
- Hale, R. E. 2008. Evidence that context-dependent mate choice for parental care mirrors benefits to offspring. *Animal Behaviour*, **75**, 1283-1290.
- Hebets, E. A., Wesson, J. & Shamble, P. S. 2008. Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. *Animal Behaviour*, **76**, 355-363.
- Hedrick, A. 2005. Environmental condition-dependant effect on a heritable, preferred male trait. *Animal Behaviour*, **70**, 1121-1124.
- Holveck, M.-J. & Riebel, K., 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **277**, 153-160.
- Johnson, J. B. & Basolo, A. L. 2003. Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behavioral Ecology*, **14**, 619-625.
- 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.
- King, A. P. & West, M. J. 1997. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. *Science*, **195**, 1002-1004.

- Kreutzer, M. & Vallet, E. 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, **117**, 106-116.
- Kroodsma, D. E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in song playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. *Animal Behaviour*, **40**, 1138-1150.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. & Dittami, J. 1994. Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are estradiol implants necessary? *Ethology*, **97**, 190-197.
- Leboucher, G., Depraz, V., Kreutzer, M. & Nagle, L. 1998. Male song stimulation of female reproduction in canaries: features relevant to sexual displays are not relevant to nest-building or egg-laying? *Ethology*, **104**, 613-624.
- Lehongre, K., Lenouvel, P., Drăgănoiu, T. I. & Del Negro, C. 2006. Long-term effect of isolation rearing condition on songs of an 'open-ended' song learner species, the canary. *Animal Behaviour*, **72**, 1319-1327.
- Leitner, S. & Catchpole, C. K. 2002. Female canaries that respond and discriminate more between male songs of different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. *Journal of Neurobiology*, **52**, 294-301.
- McGraw, K., J., Mackillop, E., A., Dale, J. & Hauber, M., E. 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin and structurally based ornamented plumage. *The Journal of Experimental Biology*, **205**, 3747-3755.
- Milinski, M. & Bakker, T. C. M. 1992. Costs influence sequential mate choice in sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **250**, 229-233.
- Møller, A. P. 1992. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**, 691-699.
- Møller, A. P. & Szép, T. 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology*, **83**, 2220-2228.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997. Song tutoring influences song preferences in domesticated canaries. *Behaviour*, **134**, 89-104.
- Nagle, L., Kreutzer, M. & Vallet, E. 2002. Adult female canaries respond to male by calling. *Ethology*, **108**, 463-472.
- Parisot, M. 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*) : indices comportementaux, hormonaux et vocaux. Ph.D. thesis, University of Paris 13 - Villetaneuse.
- 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.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalisations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537-551.
- Rehsteiner, U., Geisser, H. & Reyer, H.-U. 1998. Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour*, **55**, 1471-1481.
- Slagvold, T., Liefjeld, J. T., Stenmark, G. & Breiehagen, T. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Animal Behaviour*, **36**, 433-442.
- Suthers, R. A., Vallet, E., Tanvez, A. & Kreutzer, M. 2004. Bilateral song production in domestic canaries.

*Journal of Neurobiology*, **60**, 381-393.

Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, **49**, 1603-1610.

Vallet, E., Kreutzer, M., Beme, I. & Kiosseva, L. 1997. ‘Sexy’ syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production ? *Advances in Ethology*, **32**, 132.

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

Voigt, C., Leitner, S. & Gahr, M. 2003. Mate fidelity in a population of island canaries (*Serinus canaria*) in the Maderian archipelago. *Journal of ornithology*, **144**, 86-92.

Wagner, W. E. & Hoback, W., W. 1999. Nutritional effects on male calling behaviour in the variable field cricket. *Animal Behaviour*, **57**, 89-95.

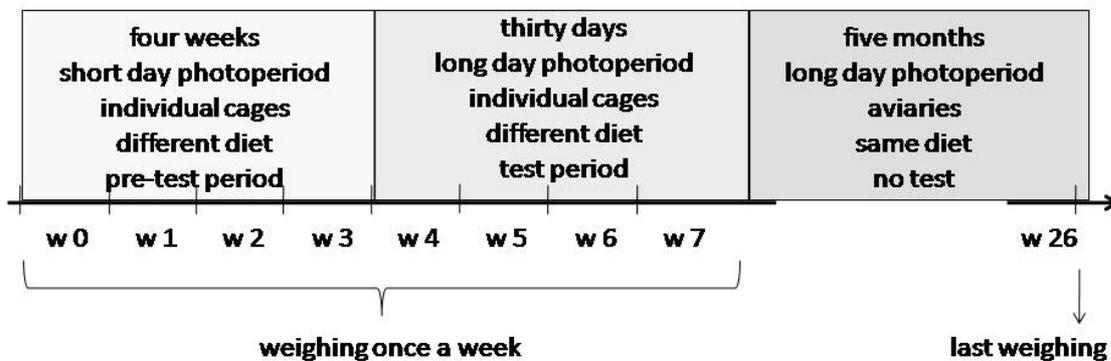
Wilson, N., Tubman, S. C., Eady, P. E. & Robertson, G. W. 1997. Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **264**, 1491-1495.

Wong, B. B. M. & Jennions, M. D. 2003. Costs influence male mate choice in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Suppl.)*, **270**, S36-S38.

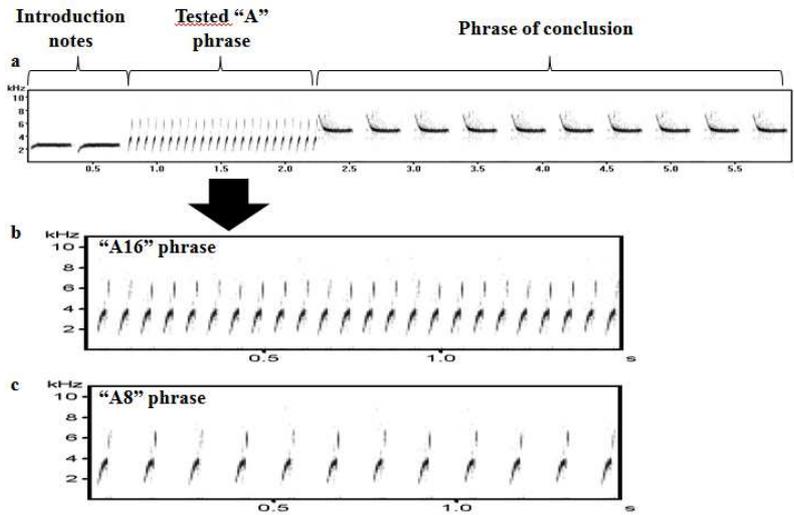
Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

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

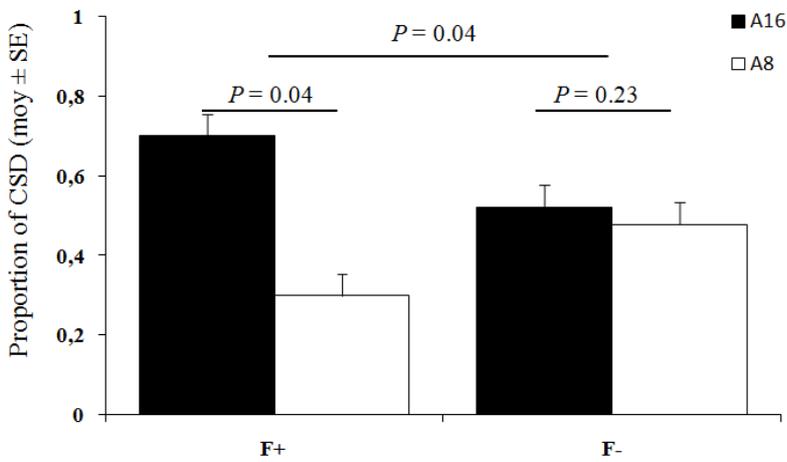
**Figure 1.** Scheme of the sequence of the experiment. w: week.



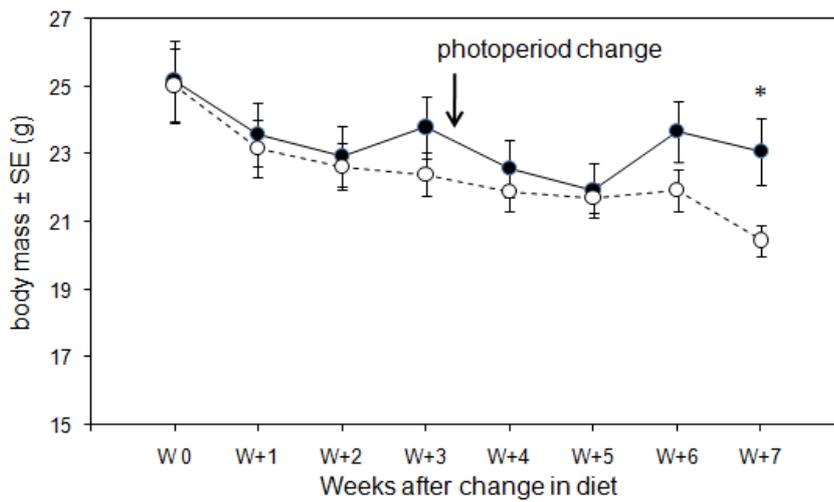
**Figure 2.** a. Structure of a played song. Introduction notes: 0.75 s; tested “A” phrase: 1.5 s; phrase of conclusion: 3.75



s. b. Example of an “A16” phrase (16 syllables per second). c. Example of an “A8” song (8 syllables per second).



**Figure 3.** Proportion of Copulation Solicitation Displays (CSD) produced by the females of both groups (mean ± SD) for the two types of songs. NS: Non significant. In the group F+, with a highly diversified diet, the total number of CSDs is higher in response to the A16 song than to the A8 song. In the F-, with a lowly diversified diet, the proportion of CSDs produced for both song types are not significantly different. The proportion of CSDs taken for the A16 songs is higher in the F+ than in the F-.



**Figure 4.** Evolution of the body mass of both groups of females after the diet change. W0 represents the date when birds have been put in cages; W+1 is one week later, etc. Black represents the group F+ with a highly diversified diet, and white represents the group F-, with a lowly diversified diet. \*  $P < 0.05$ , Mann-Whitney sum rank test. Tests started at W+4.

**Opposite cycling of female receptivity and selectivity to male song through the circadian rhythm in canaries *Serinus canaria***

Alexandre P. A. Lerch (corresponding author) & Laurent Nagle

Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris Ouest, Nanterre – La Défense, 200 avenue de la République 92000 Nanterre, France.

*E-mail address:* alexandre.lerch@u-paris10.fr

Running title: Circadian rhythm of female responsiveness and selectivity in canaries

Word Count: 5084

In many animal species, females modify their receptivity and selectivity during the reproductive period. During the fertile period of their cycle, female canaries elicit a high level of sexual displays (Copulation Solicitation Displays – CSDs) a few days before the laying of the first egg, and after that, the level of CSDs drastically decreases. Nevertheless, the cycling of female receptivity has never been tested inside a circadian rhythm. In addition, another component of the female's sexual behaviour, the selectivity, has never been investigated inside a breeding cycle or inside the circadian rhythm. In this study, we investigate the variations of the female responsiveness to male songs' playback, for both the circadian rhythm and the laying cycle. Our result shows an opposite cycling of the receptivity and the selectivity (the females are more selective in the morning and more receptive in the evening) whereas both aspects of their responsiveness follow the same pattern during the laying cycle (both receptivity and selectivity reach their maximum level a few days before the laying of the first egg).

Key-words: *Serinus canaria*, mate choice, biological rhythms, selectivity, receptivity, song.

Since a few decades, evidence that external factors modify the reproductive behaviour is accumulated (Jennions & Petrie, 1997). The context-dependant preference, in which “*female mating decision responds to spatial and/or temporal fluctuations*” (Cotton et al. 2006), is firstly highly influenced by social relationships. For example, many studies suggest that, in birds, females move their preferences toward the songs eared during the sensitive phase (Nagle & Kreutzer 1997a, 1997b, but see Riebel 2003 for review), despite a persistence of the natural predispositions (Pasteau et al. 2007, 2009). Other research on song birds report that some songs could be perceived as more or less attractive when eared in a contest (Mennill et al. 2002; Mennill & Ratcliffe 2004; Leboucher & Pallot 2004; Amy et al. 2008).

Environmental variation is another type of context playing a role in female choice. Indeed, a stressful environment can reduce female selectivity, because the most energy a female use up for its survival, the lowest it could invest in its mating decision (Jennions & Petrie 1997). For example, when they have to face a current to reach their partner, females of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* and males of pacific blue eyed, *Pseudomugil signifier* do not discriminate more between their potential partners when they are not constrained by the cost of swimming against the current (Milinski & Bakker 1992; Wong & Jennions 2003). Female choice can also be constrained by the predations risk (Godin & Briggs 1996; Johnson & Basolo 2003) if the search of a partner increases the probability of being predated.

Another evident aspect of the context-dependant variations in sexual behaviour is the being of natural rhythms. In many species of the temperate zone the revival of male song production is regulated by the day length (Kroodsma 2004). The photoperiod provokes a development of the gonad size, then an increase of the sexual hormones' production (Kroodsma 2004) and of the song control center (Nottebohm 1981). This results in a peak of song production in the beginning of the breeding season (Catchpole 1973; Slagsvold 1977) that corresponds to the period in which males establish their territories and court females and in a quick decline following pairing (Catchpole

1973; Krebs et al. 1981; Hanski & Laurila 1993; Nemeth 1996; Gil et al. 1999). Moreover, inside a reproduction season, some more rapid variation occurs. For example, during the peak of female's fertility, males modify the intensity of their song production. The song rate decreases with the fertility of the mate (Foote et al. 2008) and during the breeding of the brood (Pärt 1991; Staicer et al. 1996; Amrhein et al. 2004). In many songbirds, silent during the night, a revival of the song production occurs at dawn, about one hour before the sunrise (Pärt 1991; Staicer et al. 1996; Amrhein et al. 2004). The song's production is of major importance and seems to be a reliable signal of the male's quality (Andersson, 1994, Catchpole & Slater 1995, Rehsteiner et al. 1998, Buchanan & Catchpole 2000, Ballentine 2009).

As female's and male's sexual motivation are supposed to coincide, we suppose that female's responsiveness and selectivity also varies inside the reproductive season. Nevertheless, evidences is lacking because female's responsiveness is more difficult to observe in the field. The purpose of the study is to investigate the cycling of the females' responses, using the Copulation Solicitation Displays (Kreutzer & Vallet 1991), a particular behaviour whose number and intensity are reliable indications of the female's sexual motivation in canaries, *Serinus canaria*. For that, we played them different male song types. Indeed, in canaries, the females use song in order to evaluate the male's quality. Vallet & Kreutzer (1995) found a special phrase called "A phrase" provoking a high rate of CSDs. This phrase is composed of a complex syllable repeated at a high tempo, and covering a high frequency bandwidth (Podos 1997, Vallet et al. 1998). The relationship between the tempo of the canary phrases and the responses' rate of the females has been proved to be highly correlated (Vallet et al. 1997, Drăgănoiu et al. 2002). In this study, we investigate the sexual responses of domesticated female canaries within their different cycles: 1) the circadian rhythm; 2) within the laying cycle. Two aspects of their sexual responses are described. The first one is called "responsiveness" and represents the intensity of the females' responses (number of CSDs). The second one is called "selectivity" and represents the intensity of the direction of the

females' responses (proportion of CSDs taken for the sexy A phrase). We could also determine if the timing of the sexual interaction is an important parameter in female's acceptance to copulate.

## **METHODS**

### *Subjects and Housing*

We used twenty females of domestic canaries reared in aviaries (118 x 50 x 50 cm), in auditory contact with many males. Birds are kept in a non-reproductive state thanks to the length of the lighting (short-day photoperiod; 8 h light: 16 h dark).

To elicit a sexual behaviour, we used a non-invasive method (Leboucher et al. 1994), by changing suddenly the photoperiodic cycle to a long day photoperiod (16 l: 8 d; reproduction). This change makes them start to build a nest, to lay, and to respond to male songs. Water, seeds and fresh food were daily provided, as well as a nest and material to arrange it. The birds have been placed in individual cages arranged in sound proof chambers (two-floored boxes (60 x 55 x 90 inside; 90 x 80 x 110 outside), Fig. 1). Each bird is thus in visual contact with one conspecific and in acoustic contact with at least three conspecifics.

### *Male Songs*

We used AVISOFT-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005) to elaborate the played songs.

Six different types of canary songs were built: 1) domestic canary song in which we inserted a highly attractive "A" phrase with a high tempo: A16 (16 syllables per second), 2) domestic canary song in which we inserted an unattractive "A" phrase with a low tempo: A8 (8 syllables per second), 3) domestic canary song in which we inserted a F phrase with a high tempo: F16 (16 syllables per second). The F phrase has the same properties as the A phrase, but the covered frequency bandwidth is lower. Thus, this phrase is still attractive; it nevertheless induces less sexual responses than A phrase. 4) domestic canary song in which we inserted an unattractive

“F” phrase with a low tempo: F8 (8 syllables per second), 5) domestic canary song in which we inserted a non Reactogen phrases: NR and 6) a Heterospecific song: H. The heterospecific songs come from ten different species: the song thrush, *Turdus philomelos*, the melodious warbler, *Hippolais polyglotta*, the tree pipit, *Anthus trivialis*, the nightingale, *Luscinia megarhynchos*, the European robin, *Erithacus rubecula*, the common chaffinch, *Fringilla coelebs*, the European serin, *Serinus serinus*, the European siskin, *Carduelis spinus*, the wren, *Troglodytes troglodytes*, and the Greenfinch, *Carduelis chloris*. These species are all songbirds belonging to the passerine order. They represent a typical sample of birds producing songs in the temperate zone. To eliminate any impact of the syntax or other elements, the built songs are fully standardized and all of them have got the same following pattern: two introduction notes, the tested phrase (A16, A8, F16, F8 or NR) and a short batch of conclusion notes. All of them last six seconds, a normal song length (Güttinger 1985). For heterospecific songs, we kept the natural song of the chosen birds.

The same song is played six times. A fourteen seconds long silence period spaces a song from the precedent. Globally, the song bout (succession of six same songs and five silences) lasted two minutes each, with 36 seconds of song and 84 seconds of silence. To avoid any problem of pseudoreplication (Kroodsma 1990), twenty different songs were used for each type of song, each of them coming from a different bird. For the heterospecific songs, we used two songs from different males of each species.

The songs were then recorded in a .wav format on an Archos, XS10D player, and diffused in the sound proof chambers using Thomson, ASK 145 and Sony, SRS-Z510 acoustic loudspeakers. The sound level was maintained at 70 db at one meter.

### *Experimental Design*

During a set of diffusions, one song bout of the four types is played once, with a two-minute long period of silence between them. The order of the songs' diffusion changed every day to avoid any order effect. Two sets of diffusions are daily carried out, one during the morning, and

one during the afternoon, for 64 consecutive days. Special attention was given to cover every schedule of the day. For example, if we tested the birds at 6 a.m. and 18 p.m. on the first day, we tested them at a different schedule the next day, and so on until every schedules have been tested. As the light lasts 16 hours and as we cover two schedules per day, it took us 8 days in total to cover all the schedules. We carried out this test during 64 days, thus each schedule has been tested 8 times.

We noticed the number of Copulation Solicitation Displays that the females produced. During CSDs, a female crouches, arches her back and brings her tail forward and her head back. The entire body vibrates. If one of these parameters is lacking, we notice a half CSD. These CSDs are a response to males' stimulations and are considered as a behaviour relevant to a female acceptance to copulate (Kreutzer & Vallet 1991). During the set of diffusion, the sound proof chambers were lit from the inside, so that the birds could not see the experimenters. An eye-patch is put between the cages, and females could not see each other during the test. All the stages of this experiment were carried out with the agreement number 92-244 (L.N), delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries.

### *Statistical Analyses*

The purpose of the study was to follow the biological rhythms of the female responsiveness and choosiness to the male songs. The responsiveness was defined as the total number of sexual responses (CSDs – see introduction) that female produced during a song bout. This was an indicator of the female motivation to reproduce. Choosiness reflected the propensity that individuals have to accept less attractive mates. We measure it as the proportion of responses a female produces for A16 songs on the total number of its responses. In order to measure it, we assigned the normalized values  $P_{A16}$  to each individual in both situations. The  $P_{A16}$  value was the number of CSDs taken in response to the A16 songs divided by the totality of taken CSDs ( $P_{A16} = \text{CSD}_{A16} / \text{CSD}_{\text{total}}$ ). A  $P_{A16} = 1$  means that every CSDs were taken during the A16 song bouts and

$P_{A16} = 0$  means that every CSDs were taken during the other song bouts.

Two biological cycles was taken into consideration: the circadian rhythm and the laying cycle. For observation of the first one, we divided the day in four equal parts: the Early Morning (EM - from 6 a.m. to 10 a.m.), the Late Morning (LM - from 10 a.m. to 2 p.m.), the Early Afternoon (EA - from 2 p.m. to 6 p.m.) and the Evening (E - from 6 p.m. to 10 p.m.). We firstly observed the variation of female responsiveness between these parts of the day. Then we observed the female choosiness, comparing the female  $P_{A16}$  in each of these periods.

The second cycle was the laying cycle. Females usually produced CSDs from day d-6 to day d3 (day d0 is the day of the laying of the first egg). We also observed the female responsiveness and female choosiness inside this cycle.

For both types of rhythms, we compared for significance using a one-way RM Anova when the normal distribution is reached. If not, we used a RM Anova on ranks. Both type of tests were followed by a Student-Newman-Keuls post-hoc analysis to examine where the significant differences lie

All statistical analyses are realised with the Sigmastat V3.1 program (2004).

## RESULTS

### Female general preferences

There was a significant heterogeneity in the response to the four different types of songs (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 30.64$ ,  $p < 0.001$ ,  $df = 5$ ,  $n = 20$ ,  $m_{A16} (\pm SE) = 8.23 \pm 3.34$ ,  $m_{A8} (\pm SE) = 4.83 \pm 0.86$ ,  $m_{F16} (\pm SE) = 7.03 \pm 2.86$ ,  $m_{F8} (\pm SE) = 4.10 \pm 2.14$ ,  $m_{NR} (\pm SE) = 5.45 \pm 2.51$ ,  $m_H (\pm SE) = 3.77 \pm 1.46$  – Fig. 1). Females produced significantly more CSDs to the A16 songs and to the F16 songs than to the other types of songs and more CSDs to the A16 songs than to the F16 songs (SNK two-tailed,  $p < 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $n = 20$ ). Responses to the other A8, F8, NR and H songs types were not significantly different.

Impact of the schedule of the day*Number of responses*

The number of responses were significantly heterogeneous along the day (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 13.64$ ,  $p = 0.003$ , 3 df,  $n = 20$ ; Mean ( $\pm$  SE):  $m_{EM} = 5.87 (\pm 3.55)$ ,  $m_{LM} = 7.65 (\pm 3.28)$ ,  $m_{EA} = 9.83 (\pm 4.85)$ ,  $m_E = 10.05 (\pm 3.54)$ ). The post-hoc analysis indicated that females produced significantly less CSDs in the early morning (SNK two-tailed,  $p < 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $n = 20$ ), and significantly more CSDs in the evening (SNK two-tailed,  $p < 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $n = 20$ ). The test did not produced significant differences between the late morning and the early afternoon (SNK two-tailed,  $p > 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $n = 20$ , Fig. 2).

*Selectivity*

The results show that the female selectivity varies along the day time ( $F = 3.54$ ,  $P = 0.22$ ,  $n = 20$ ). In the early morning:  $P_{A16} (\pm SD) = 0.37 (\pm 0.30)$ ; in the late morning:  $P_{A16} = 0.31 (\pm 0.13)$ ; in the afternoon:  $P_{A16} = 0.18 (\pm 0.15)$ , and in the evening:  $P_{A16} = 0.21 (\pm 0.19)$ . Selectivity is then more strong in the early morning than in the afternoon and in the evening (SNK two-tailed,  $p < 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $n = 20$ ), but no other significant results were observed.

Table 1 give for each part of the day the  $\chi^2$  of the female repartition of CSDs between the different song types.

and  $F = 3.54$   $df = 3$ ;  $p = 0.022$ ,  $n = 20$  for the late morning, Table 1). On the contrary, the repartition of the CSDs among the different types of song was not significantly heterogenic in the afternoon (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 3.63$ ,  $df = 3$ ;  $p = 0.30$ ,  $n = 20$  for the afternoon (Table 1) and  $\chi^2 = 4.33$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.23$ ,  $n = 20$  for the evening, Table 1). When the CSDs were not randomly distributed among the types of song, we found that the A16 songs provoked significantly more responses than the other types of songs (SNK two-tailed,  $n = 20$ ,  $p < 0.05$ ) for both early and late morning.

### Impact of the day of the laying cycle

#### *Number of responses*

The number of CSDs taken from the day d-6 to the day d3 of the laying cycle varied significantly during the laying cycle (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 36,13$ ,  $df = 9$ ;  $p < 0.001$ ). The post-hoc analysis revealed a peak of responses between the days d-3 to d-1 (SNK two-tailed,  $n = 20$ ,  $p < 0.05$ ), with a maximum reaching the day d-2 (Fig. 3). These only three days represent 59.2 % of the total number of CSDs taken by the birds.

#### *Selectivity*

In relation to selectivity, the results showed that its peak corresponds to the peak of CSDs. Indeed, the number of CSDs taken for the different types of song was not randomly distributed for the day d-2 (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 12,75$ ,  $df = 3$ ;  $p = 0.005$ ), d-1 (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 17,60$ ,  $df = 3$ ;  $p < 0.001$ ), and d2 (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 8,05$ ,  $df = 3$ ;  $p = 0.045$ ). Moreover, for d-1, the number of CSDs taken for the A16 song is significantly greater than for the other songs (SNK two-tailed,  $n = 20$ ,  $p < 0.05$ ). Nevertheless, for the days d-2 and d2, the post-hoc analysis did not reveal any differences between the response rate toward the song types (SNK two-tailed,  $n = 20$ ,  $p = NS$ ).

## **DISCUSSION**

### *Impact of the schedule of the day*

Our results show a progressive increase of the CSDs level through the day, with a minimum value in the early morning and a maximal value in the evening. In contrast, the peak of selectivity occurs in the early morning and disappears later in the morning. In natural situation, several hypotheses could explain the peak of responsiveness during the evening and its low rate in the

early morning. Among them are 1) the change in the behaviour of the male and 2) the mechanical event of oviposition (Delville et al. 1986).

Whereas our protocol eliminated any influence of the male behaviour, females could be predisposed to the male's natural behaviour. Indeed, in many passerine, males start to sing a few hours before the sunrise (Staicer et al, 1996). Whereas, a chorus song style increases female responses in canaries (Nagle et al, 1997), different functions could be proposed for the dawn chorus. Some authors suggest that it is directed towards females (Poesel et al. 2006, Dalziell et al. 2008) but others underline its role in territorial defence (Amrhein et al. 2002, Amrhein & Erne 2006, Foote et al. 2008). Nevertheless, even if directed towards males, signals displayed during dawn songs can be meaningful for the female too.

In addition, in canaries as in many passerines, egg laying often occurs in the early morning. The existence of the insemination window (Cheng et al. 1983; Birkhead et al. 1996) reveals an especially suitable period for the fertilization of the next egg in domestic fowls *Gallus domesticus*, turkeys *Gallus vomeleagris* and Muscovy ducks *Cairina moschata* (Birkhead et al. 1996). The benefit of copulating is then decreased in comparison of the other time of the day. Lastly, during the insemination window, the oviduct is empty and sperm are able to travel up the oviduct to the infundibulum (where fertilization takes place) without transit across the storage tubules (Bohr et al. 1964, Howarth 1971, Birkhead et al. 1996). As a consequence, the spermatozoa of the males avoid any sperm competition. In accordance with our results, the selectivity of the female in this case should be increased, because a non optimal choice could be of major impact on its descent. Then through the day, the chances of remaining unmated increase. To avoid the cost of laying an unfertilized egg, the females should increase their Copulation Solicitation Displays rate, as well as decrease their selectivity.

These results show a high variation of both female responsiveness and female selectivity through the reproductive period, suggesting that female interest in copulating is linked with circadian rhythms and laying cycles. We have also clearly demonstrated the dichotomy between

these two aspects of the female's behaviour. In the observation of the circadian rhythm, we can notice that the more responsive a female is the less selective she is. A clear opposition appears between the willing to find a partner with a good phenotype (in the morning or a few days before the laying of the first egg), and the emergency to be fertilized (in the evening or after the first eggs are laid).

#### *Impact of the date in a laying cycle*

This study also confirms the fact that, in canaries, the peak of CSDs occurs a few days before the day of laying the first egg (Leboucher et al. 1994; Amy et al. 2008). Females respond more intensively to male songs the days before the first oviposition. Here, the peak of responsiveness occurs two days before the laying of the first egg. This result seems logical since, theoretically, copulations occurring one day before the laying date could not result in the fertilization of this egg, at least in some species (Birkhead et al. 1996). Nevertheless, both results are similar in the sense that the peak of responses corresponds to the peak of fertility of the female. The increasing rate of CSDs until d-2, and its rapid decrease after d0 are then similar to the expected pattern (Birkhead & Møller, 1992).

During the days when females highly solicit copulations, the benefits of each copulation become greater, as the chances of resulting on fertilization are enhanced. Thus, it is neither surprising that the peak of selectivity corresponds to the peak of fertility. Indeed, we found a parallel effect of the laying date on both responsiveness and selectivity. As the chances of being fertilized by copulations occurring between d-3 and d-1 are the highest, an intense choosiness in this period is also necessary.

Taken together, the results of this research confirm the fact that female's decision to mate could be greatly influenced by the context in which they are courted. Here, we found that both

responsiveness and selectivity are altered by the timing in which songs are heard. Interestingly, we found a clear desynchronization between these two parameters of the female sexual responses. Then it seems obvious that female interest in copulation is not constant through the day and through their reproductive cycle, and this variation in selectivity and choosiness could result in the maintenance of variability of the male's SSTs and to the appearance of alternative reproductive strategies for usually unsuccessful males (Ra'Anan & Sagi 1985, Laska et al. 1992, Gage et al. 1995).

### Aknowledgements

A.L. is supported by the Institut Emilie Du Châtelet, which supports the research on women, sex and gender, with funds from the Ile-de-France region. We want to thank Colette Desaleux and Philippe Groué for taking care of birds.

### References

- Amrhein, V. & Erne, N. 2006: Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Anim. Behav.* **71**, 1075-1080.
- Amrhein, V., Korner, P. & Naguib, M. 2002: Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlation with mating status and breeding cycle. *Anim. Behav.* **64**, 939-944.
- Amrhein, V., Kunc, H. P. & Naguib, M. 2004: Seasonal patterns of singing activity vary with time of the day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* **121**, 110-117.
- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. & Leboucher, G. 2008: Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Anim. Behav.* **76**, 971-982.
- Andersson, M. 1994: *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Ballentine, B. 2009: The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Anim. Behav.* **77**, 973-978.
- Birkhead, T. R., Cunningham, E. J. A. & Cheng, K. M. 1996: The insemination window provides a distorted view of sperm competition in birds. *Proc. Roy. Soc. B.* **263**, 1187-1192.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1992: Sperm competition in birds: evolutionary causes and

- consequences. Academic Press, London.
- Bobr, L. W., Lorenz, F. W. & Ogasawara, F. X. 1964: Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. 1. Residence sites of spermatozoa in fowl oviducts. *J. Reprod. Fertil.* **8**, 39-47.
- Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 2000: Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proc. Roy. Soc. B.* **267**, 321-326.
- Catchpole, C. K. 1973: The functions of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* **46**, 300-320.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 1995: *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cheng, K. M., Burns, J. T. & McKinney, F. 1983: Forced copulation in captive mallards. III. Sperm competition. *Auk* **100**, 302-310.
- Cotton, S., Small, J. & Pomiankowski, A. 2006: Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Cur. Boil.* **16**, R755-R765.
- Dalziell, A. H. & Cockburn, A. 2008: Dawn song in the superb fairy-wrens: a bird that seeks extrapair copulations during the dawn chorus. *Anim. Behav.* **75**, 489-500.
- Delville, Y., Sulon, J. & Balthazart, J. 1986: Diurnal variations of sexual receptivity in the female Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Horm. Behav.* **20**, 13-33.
- Drăgănoiu, T. I., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2002: Directional female preferences for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proc. Roy. Soc. B.* **269**, 2525-2531.
- Foote, J. R., Fitzsimmons, L. P., Mennil, D. J. & Ratcliffe, L. M. 2008: Tied to the nest: male black-capped chickadees decrease dawn chorus movement behaviour when their mate is fertile. *Anim. Behav.* **76**, 1227-1233.
- Gage, M. J. G., Stockley, P. & Parker, G. A. 1995: Effect of alternative male mating strategies on characteristics of sperm production in the Atlantic salmon (*Salmo salar*): theoretical and empirical investigations. *Proc. Roy. Soc. B* **350**, 391-399.
- Gil, D., Graves, J. A. & Slater, P. J. B. 1999: Seasonal patterns of singing in the willow warbler: evidence against the fertility announcement hypothesis. *Anim. Behav.* **58**, 995-1000.
- Godin, J.-G. J. & Briggs, S. E. 1996: Female mate choice under predation risk in the guppy. *Anim. Behav.* **49**, 117-130.
- Güttinger, H. R. 1985: Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour* **94**, 254-278.
- Hanski, I. K. & Laurila, A. 1993: Variation in song rate during the breeding cycle of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ethology* **93**, 161-169.
- Howarth, B. 1971: Transport of spermatozoa in the reproductive tract of turkey hens. *Poultry science* **50**, 84-89.

- Jennions, M. D. & Petrie, M. 1997 Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc.* **72**, 283-327.
- Johnson, J. B. & Basolo, A. L. 2003: Predator exposure alters female mate choice in the green swordtail. *Behav. Ecol.* **14**, 619-625.
- Krebs, J. R. 1981: Effect of removal of mate on the singing behaviour of great tits. *Anim. Behav.* **29**, 918-923.
- Kreutzer, M. & Vallet, E. 1991 Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour* **117**, 106-116.
- Kroodsma, D. E. 1990: Using appropriate experimental designs for intended hypotheses in song playbacks, with examples for testing effects of song repertoire size. *Anim. Behav.* **40**, 1138-1150.
- . 2004: Vocal behaviour. In: *Handbook of bird biology*. Princeton University Press, Princeton. pp. 7.1-7.88.
- Laska, M. S., Hutchins, M., Sheppard, C., Worth, W., Hundgen, K. & Bruning, D. 1992: Reproduction by captive unplumed male Lesser bird of paradise *Paradisaea minor*: Evidence for an alternative mating strategy? *Emu* **92**, 108-111.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. & Dittami, J. 1994: Copulation-solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are oestradiol implants necessary? *Ethology* **97**, 190-197.
- Leboucher, G. & Pallot, K. 2004: Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria* under laboratory conditions. *Anim. Behav.*
- Mennill, D. J. & Ratcliffe, L. M. 2004: Overlapping and matching in the song contest of black-capped chickadees. *Anim. Behav.* **67**, 441-450.
- Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. & Boag, P. T. 2002: Female eavesdropping on male song contest in songbirds. *Science* **296**, 873.
- Milinski, M. & Bakker, T. C. M. 1992: Costs influence sequential mate choice in Sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. *Proc. Roy. Soc. B.* **250**, 229-233.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997a: Adult female domesticated canaries can modify their song preferences. *Can. Jour. Zool.* **75**, 1346-1350.
- . 1997b: Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. *Behaviour* **134**, 89-104.
- Nagle, L., Kreutzer, M. & Vallet, E. 1997. A chorus song style influences sexual responses in female canaries. *Can. Jour. Zool.* **75**, 638-640.
- Nemeth, E. 1996: Different singing styles in mated and unmated reed buntings *Emberiza schoeniclus*. *Ibis* **138**, 172-176.
- Nottebohm, F. 1981: A brain for all seasons: cyclical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science* **214**, 1368-1370.
- Pärt, T. 1991: Is dawn singing related to paternity insurance? The case of the collared flycatcher.

- Anim. Behav. **41**, 451-456.
- 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. 2009: Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. Auk **126**, 383-388.
- Podos, J. 1997: A performance constraint on the evolution of trilled vocalisations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). Evolution **51**, 537-551.
- Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A. & Kemenaers, B. 2006: Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. Anim. Behav. **72**, 531-538.
- Ra'Anan, Z. & Sagi, A. 1985: Alternative mating strategy in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Biol. Bull. **169**, 592-601.
- Rehsteiner, U., Geisser, H. & Reyer, H.-U. 1998: Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. Anim. Behav. **55**, 1471-1481.
- Riebel, K. 2003: The "mute" sexe revisited: vocal production and perception learning in female songbirds. Adv. Stu. Behav. **33**, 49-86.
- Slagvold, T. 1977: Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. Ornis Scandinavica. **8**, 197-222.
- Staicer, C. A., Spector, D. A. & Horn, A. G. 1996: The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signaling. In: Ecology and evolution of acoustic communication in birds (Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. eds). Cornell University Press, New York. pp. 426-453.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M. 1998: Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. Anim. Behav. **55**, 291-297.
- Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995: Female canaries are sexually responsive to special song phrases. Anim. Behav. **49**, 1603-1610.
- Vallet, E., Kreutzer, M., Beme, I. & Kiosseva, L. 1997: "Sexy" syllables in male canary song: honest signals of motor constraints on male vocal production? Adv. Ethol. **32**, 132.
- Wong, B. B. M. & Jennions, M. D. 2003: Costs influence male mate choice in a freshwater fish. Proc. Roy. Soc. B. (Suppl.) **270**, S36-S38.

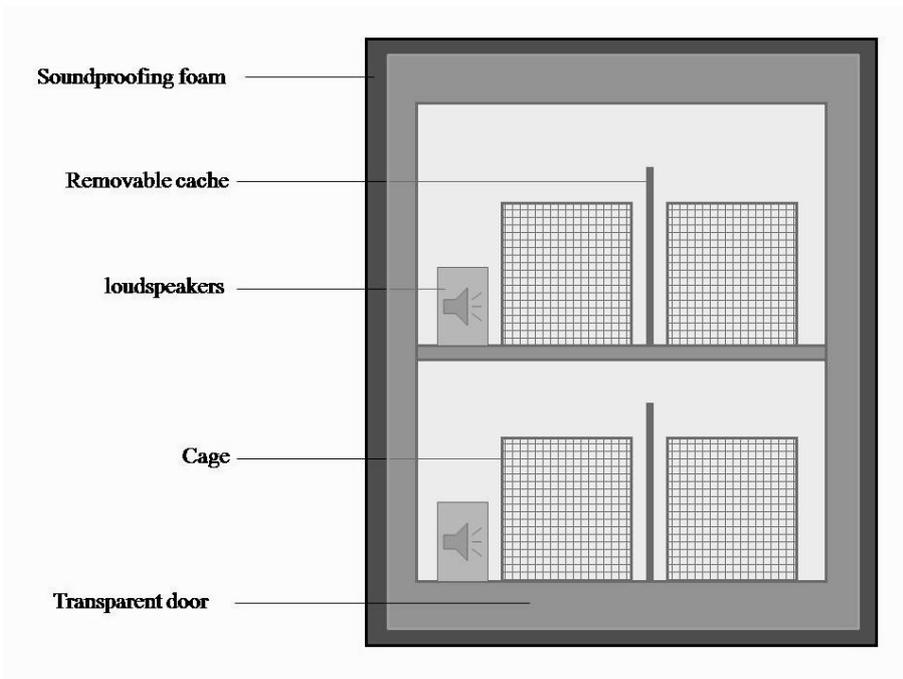


Figure 1. Scheme of one type of soundproof chamber in which are placed the birds during the test periods. The boxes are two-floored and birds are in visual contact with one other and in acoustic contact with three others. The other type of soundproof chamber has a complementary floor.

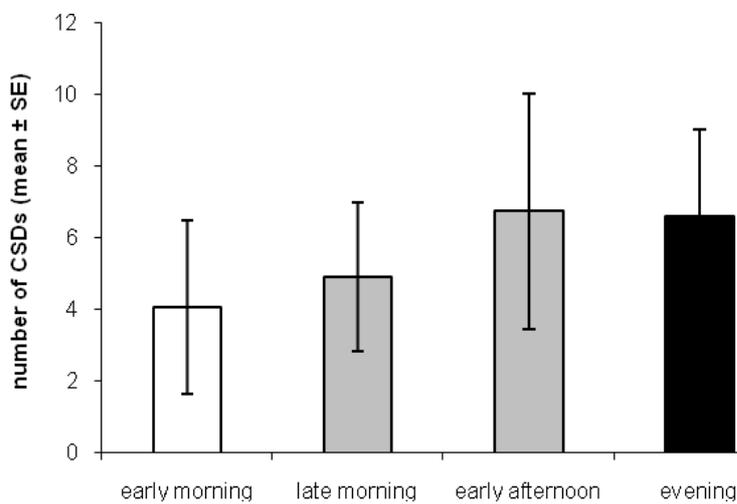


Figure 2. Number of CSDs taken by the female to the listening of the different types of songs (mean ± SE) in the different schedules of the day. a) A different colour shows a significant difference (Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks,  $\chi^2 = 20.639$ ,  $p < 0.001$ , 3 df,  $n = 20$ ).

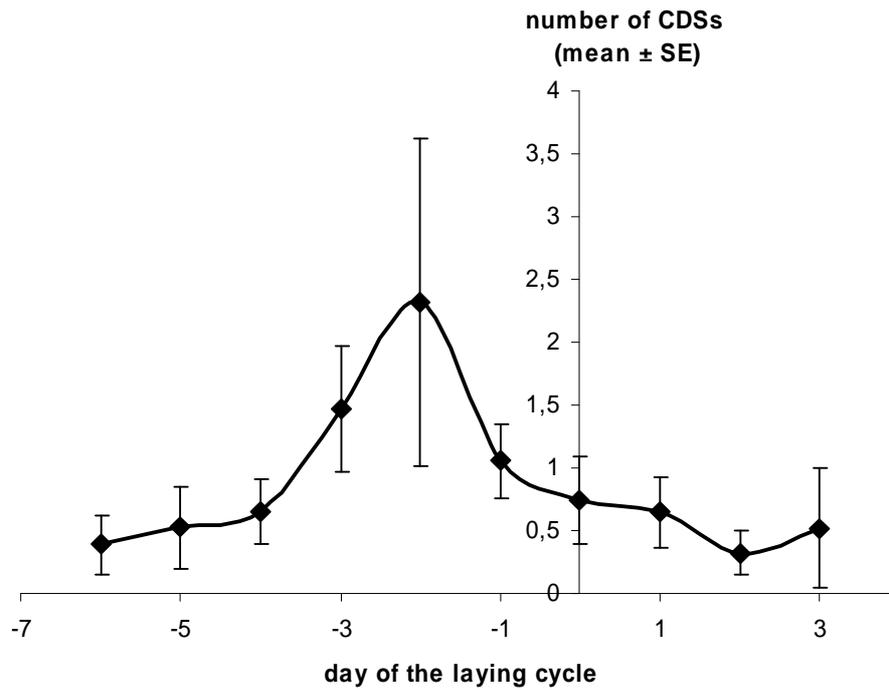


Figure 3. Variation of the number of CSDs taken by the females in the different days of their laying cycle (mean ± SE). The Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks reveals heterogeneity in the response rate of the female ( $\chi^2 = 36,13$ ,  $df = 9$ ;  $P < 0.001$ ) and the post hoc analysis allows to isolate D-3, D-2 and D-1 from the other days of the cycle (SNK two-tailed,  $n = 20$ ,  $p < 0.05$ ).

	early morning				late morning				afternoon				evening						
$\chi^2 / P$	$\chi^2=12.41 / p<0.001$				$\chi^2=18.90 / p<0.001$				$\chi^2=3.63 / p=NS$				$\chi^2=4.33 / p=NS$						
	A16	AE	NR	H	A16	AE	NR	H	A16	AE	NR	H	A16	AE	NR	H			
A16		F<0.05	F<0.05	F<0.05	A16		F<0.05	F<0.05	F<0.05	A16		NS	NS	NS	A16		NS	NS	NS
AE	F<0.05		NS	NS	AE	F<0.05		NS	NS	AE	NS		NS	NS	AE	NS		NS	NS
NR	F<0.05	NS		NS	NR	F<0.05	NS		NS	NR	NS	NS		NS	NR	NS	NS		NS

Table 1. Results of the Friedman Repeated Measures Analysis of Variance on Ranks on the CSDs number taken by the females, at each schedule of the day. When the  $\chi^2$  value reveals a significant heterogeneity between the different types of song (early and late morning), a post-hoc analysis with the Student-Newman-Keuls method is performed. The results of this analysis are reported in the table.



**Provoking sperm rejection in female: a new function of male bird song?**

Alexandre Lerch\* &amp; Laurent Nagle

Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris Ouest Nanterre La Défense, 200 avenue de la République 92000 Nanterre, France.

\*Corresponding author e-mail address: [alexandre.lerch@u-paris10.fr](mailto:alexandre.lerch@u-paris10.fr)

Tel: 33 1 40 86 74 82

Fax: 33 1 40 97 74 74

In many songbirds, male courts female with songs, which are reliable indicators of their quality. Females base their choice on these songs to select a male before copulation. Nevertheless, an increasing number of studies reveal that another part of sexual selection takes place after copulation, as soon as females copulate with at least two males before oviposition. Sperm competition, as well as cryptic female choice determines the siring male. Both the female ability to evaluate a partner and the male display can play a role in postcopulatory selection in birds. Among the numerous methods of selection after copulation, elimination of sperm of the previous paired male is known to occur in birds. Here, we show that, in the domestic canary *Serinus canaria*, male song quality plays a role in postcopulatory selection. Playbacks of songs containing a highly attractive “A phrase” provoke significantly more sperm ejections than other types of songs. The emitter of “A” phrases is then favoured in postcopulatory selection. Thus, provoking the rival sperm ejection is described as a new function of bird song.

Keyword: postcopulatory sexual selection, sperm competition, cryptic female choice, bird song, canary, *Serinus canaria*

Word count: 4132

In many passerines, female choice for mating is partially based on male song quality (Catchpole & Slater 1995; Andersson 1994). Researchers have highlighted especially efficient characteristics of the song in female attraction. For example, in some warbler species *Acrocephalus sp.*, females show preferences for the most complex songs, with a high number of phrases (Catchpole 1980), whereas in zebra finches *Taeniopygia guttata* females direct their choice towards the males singing more intensively than others (Houtman 1992). In canary *Serinus canaria*, Vallet & Kreutzer (1995) have put into evidence the existence of a special phrase called “A phrase” which elicits high levels of sexual displays in females. This type of phrase is composed of a two-note syllable, repeated at a tempo of at least 16 repetitions per second. It covers a large frequency bandwidth (4000 Hz). These two characteristics (high repetition rate and large frequency bandwidth) seem to indicate the quality of the male because they are difficult to combine. According to Podos (1996), motor constraints impose a trade-off between trill rate and frequency bandwidth, so that maximal values of frequency bandwidth decrease with increasing trill rate (Podos 1997). “A phrase” production maximizes these two parameters. Moreover, the quick alternation between the two parts of the syrinx requires a perfect coordination of the implicated muscles (Suthers 2004). This performance is possible on account of a precise control by the nervous system. Since “A phrases” are deemed difficult to produce, they may also be considered as indicators of male quality, and playback experiments reveal, indeed, that female prefers songs containing this type of phrase (Vallet et al. 1998).

Nevertheless, mate choice before copulation is not the only determining factor that drives the sibling paternity, and another part of sexual selection takes place after copulation (Eberhard & Cordero 1995; Eberhard 1996; Møller & Birkhead 1998; Birkhead & Pizzari 2002). In many species, female is able to eject sperm from its storage organ (Davies 1983; Snook & Hosken 2004; Wagner et al. 2004; reviewed in Pizzari 2004). Davies (1983) describes this kind of sperm competition in Dunnocks *Prunella modularis*. In this species, females often copulate with two males. Before copulation, males display a complex courtship ritual by pecking at the female

cloaca. After a few minutes, females emit a defecation sometimes accompanied by a rejection of a white mass of sperm from the rival male. The male thus increases its likelihood of fertilizing the female eggs. In a more recent study, Wagner et al. (2004) indicate that females of black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* can remove old ejaculates into their defecation in order to favour the migration of more recently inseminated spermatozoa.

Postcopulatory sexual selection can also occur earlier, before sperm migration in the storage organ of the female. Indeed, the cloaca, which is the end of the digestive system, is equally the receptacle of the male semen. At this stage, the capacity to effectuate a cryptic choice, defined as a female ability to select the spermatozoa that will fertilize its eggs, can therefore be a possibility. Pizzari & Birkhead (2000) described the phenomena in domestic fowls *Gallus gallus domesticus*. In this species, males fight to establish a hierarchy that drives female choice, and females copulate preferentially with dominant males. Nevertheless, subdominant males, who are heavier and stronger than females can force copulation. This behaviour is an alternative strategy to reproduce. However, the authors observed that females reject more frequently the sperm of these subdominant males in their first defecations after forced copulation than after an accepted copulation with dominant males. This study then supports the idea of a relationship between male phenotype (social rank) and postcopulatory sexual selection.

Based on this assumption, the goal of this study is to investigate the relation between male song and female sperm choice. For that, we firstly played different types of song to the female and counted the number of defecations in relation with the song quality. In a second experiment, we observed copulations and we took back the male and played the different song types to the female. Then, we counted the number of sperm ejections that the female produced. Our results support the fact that, in case of multiple copulations, females could exert a choice on the male semen and could then bias the result of the fertilising process.

## METHODS

### *Subjects and Housing*

All tests were realized in the Laboratory of Compared Ethology and Cognition (LECC) of the University of Paris Ouest Nanterre La Défense from January to April 2006 for the first experiment and from November 2007 to December 2008 for the second experiment.

All females came from the LECC and had a heterozygote genetic background. They had been reared in aviaries (118 x 50 x 50 cm) in normal condition with many males, to assure a normal development of their acoustic preferences. We also made sure that the females had never been in contact with the males whose songs were played to avoid any influence of the familiarity. At the date of the experiments, females were aged from two to five years. All of them had a previous reproductive experience. They were daily provided with water, seeds for canaries in short day photoperiod and fresh food (egg products, apple, and vitamins). Before, during and after the experiments, birds were kept in a temperature comprised between 19 and 21 °C.

### *Male Stimuli Songs*

We used the AVISOFT-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005) program to elaborate the played songs. Three types of song were used: Domesticated Canaries songs (DC), Domesticated Canaries songs in which we inserted a highly attractive “A phrase” (DCA), and Heterospecific songs (H). We selected ten songs per type, coming from ten different birds. Canary songs were selected to get a global song of ten seconds, which corresponds to a normal song length (Güttinger 1985). For DCA, we used the same songs than for DC, but we removed a phrase, and replaced it with an A phrase. The place of the A phrase differed from one song to another. For the first song, the A phrase started at time  $t = 0$  s, for the second song, it started at  $t = 1$  s, etc. Ten

different A phrases, coming from ten different males were used. A global playback was composed of thirty repetitions of the same song played alternatively with a ten seconds long silent period. We then obtained ten different playbacks per song types. They lasted ten minutes, with five minutes of song and five minutes of silence. For H, we also created ten different playbacks. Two songs per species were selected in five different species: the Greenfinch *Carduelis chloris*, the European Serin *Serinus serinus*, the Siskin *Carduelis spinus*, the common Chaffinch *Fringilla coelebs* and the winter Wren *Troglodytes troglodytes*. These species were all songbirds belonging to the passerine group. They represented a typical sample of European songbirds. Even if song duration of some of these species was not the same as those of canaries, we respected their natural duration. The global playbacks equally lasted ten minutes, with five minutes of song and five minutes of silence. Moreover we compared the female responses with a silence period (Sil) of ten minutes.

The computer-made songs were then recorded in a .wav format on an Archos, XS10D player, and played in the isolation rooms using Thomson ASK 145 and Sony SRS-Z510 acoustic loudspeakers. The sound level was maintained at 70 db SPL at one meter's distance.

#### *First Experiment: Number of Defecations*

During the testing period, females were kept in individual cages (35 x 20 x 23-25 cm), disposed four by four in sound proof chambers (90 x 83 x 109 cm exterior, 63 x 58 x 85.5 cm interior), with two cages on each level. The cages contained a pool to drink and to bathe, a basket to nest and two perches. Partitions were disposed between the cages during playback diffusion to avoid any influence of the neighbour bird. Tests were carried out in long day photoperiod 15:9 (L/D), which corresponds to a spring season when canaries reproduce and rear the sibling. A series of 13 females were tested once a day during thirty days. In a day, all females were tested with the same four stimuli playbacks, presented in the same order. The order of the playbacks changed

every day to avoid any order effect. Birds were daily provided *ad libitum* with water, seeds for canaries in long day photoperiod and fresh food (egg products, apple, and vitamins).

One playback of each song type was played once a day between 0800 and 1800 hours (the hours were randomly distributed). Loudspeakers were put in place ten minutes before the beginning of the playbacks. Fifty minutes were left between two consecutive song diffusions to avoid any influence of the previous one. During the test, the light came solely from the inside of the sound proof chambers, so that the birds could not see the experimenters.

Before each trial, we placed a new groundsheet on the bottom of the cage. During the ten minutes that the playbacks lasted, we noted all defecations that the females produced. At the end of the diffusion period, we counted the number of defecations on the ground to make sure that none were missed by direct observation. At the end of the 30 days, we measured the mean number of defecations that produced each female for one type of song and for the silent period. Birds were daily provided *ad libitum* with water, seeds for canaries in long day photoperiod and fresh food (egg products, apple, and vitamins).

#### *Second Experiment: Number of Sperm Ejections*

Birds were kept in individual cages (35 x 20 x 23-25 cm), disposed four by four in the sound proof chambers. The cages contained a pool, a basket and nesting material and two perches.

The tests were carried out in long day photoperiod 15:9 (L/D) to make them elicit sexual behaviours. At the beginning of the experiment, 20 females were transferred from the aviaries to the experiment rooms, in order to be tested. Because of the female choosiness, only 14 of them accepted to copulate at least four times, the necessary number to be tested with all types of playbacks and silence. On these 14 females, four did not produce any sperm ejection after copulation, and were removed from the statistical analysis. The ten resting females were randomly

paired with 20 different males, all of them sexually motivated. We firstly put a male and a female in the same cage during a ten minutes long period. If no copulation (with a lengthy cloacae contact) occurred, we removed the male and presented a new male to the female. If three consecutive males did not succeed in copulating, we changed the female and started again the experimentation. If copulation occurred, we removed the male and started to diffuse one of the previously described playbacks. At the end of the ten minutes of test, we collected every defecation and observed them with a x 100 microscope to determine the presence/absence of spermatozoa. A female is tested only once a day to control for the cumulative effect of transferred sperm. The order of the playbacks changed for every female. We then calculated the mean number of sperm ejections in the ten minutes period for each type of song. All tests were carried out between 0800 and 1800.

Typically female canaries produce sexual displays between Day - 4 and Day +2, when day 0 is the date of the first laying egg (Amy et al. 2008). Also in our study, no copulation was observed outside this period. In addition, we did not observe any forced copulation, because aggressive displays of the female (the female stands up, opens its beak and spreads the wings) against male were dissuasive.

### *Statistical Analyses*

As normality is reached in both experiments, parametric statistical tools were used. Despite sperm production generally varies among males of a same bird species, we did not take the male identity into consideration. Indeed, we did not focus on the number of rejected sperm but only on the presence/absence of spermatozoa. And yet, all tested males were sexually motivated and produced a high rate of sperm during the test period and then responded to our selection criteria.

Then, in both situations, we used a one-way ANOVA with repeated measures, to compare the difference of female responses to the different types of stimuli.

All the stages of this experiment were conducted with the agreement number 92-244 (L.N.), delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries.

## RESULTS

### *First Experiment: Number of Defecations*

Birds produced  $0.675 \pm 0.066$  (mean  $\pm$  SE) defecations in ten minutes of test with a heterogeneous repartition between the different song types. They produced  $0.79 \pm 0.067$  (mean  $\pm$  SE) defecations when they were listening to the DCA,  $0.68 \pm 0.069$  (mean  $\pm$  SE), for the DC,  $0.64 \pm 0.057$  (mean  $\pm$  SE) for the H and  $0.59 \pm 0.066$  (mean  $\pm$  SE) for the Sil. The defecation rate was significantly higher during DCA playbacks for the 13 females tested, whereas no other significant differences were observed (RM ANOVA:  $F_{3,13} = 5.06$ ,  $P = 0.005$ , followed by a SNK for multiple comparison,  $n = 13$ ,  $p < 0.05$ , Fig. 1).

### *Second Experiment: Number of Sperm Ejections*

In the second experiment, females produced a mean of  $0.38 \pm 0.07$  (mean  $\pm$  SE) sperm ejections during a test. This number was significantly higher for the DCA than for the other types of song (RM ANOVA:  $F_{3,9}$ , followed by a SNK multiple comparison,  $N = 10$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 2). The number of sperm ejections in ten minutes was  $0.63 \pm 0.040$  (mean  $\pm$  SE) for the DCA,  $0.31 \pm 0.031$  (mean  $\pm$  SE) for the DC,  $0.37 \pm 0.026$  (mean  $\pm$  SE) for the H and  $0.21 \pm 0.028$  (mean  $\pm$  SE) for the Sil. Finally, we found that the percentage of defecation containing sperm was similar for all

the song types (ANOVA:  $F_{3,9}$ ,  $P = 0.88$ , followed by a SNK for multiple comparison,  $N = 10$ ,  $P > 0.05$ ):  $43.1 \pm 11.3$  % (mean  $\pm$  SE) for the CDA,  $41.7 \pm 11.9$  % (mean  $\pm$  SE) for the DC,  $50.0 \pm 13.7$  % (mean  $\pm$  SE) for the H and  $33.3 \pm 16.7$  % (mean  $\pm$  SE) for the Sil.

## DISCUSSION

Our results show that a female listening to highly attractive A phrase significantly enhances its amount of sperm ejections. Then, we can suppose that 1) females are able to evaluate the song quality of a displaying male and can produce an appropriated response deciding to defecate, before copulating with the second considered as “better” (hypothesis of cryptic female choice), and/or 2) males that produce “good quality” songs can induce a rejection of sperm in female defecation to increase their likelihood to fertilize the female, without the intervention of the female evaluation (hypothesis of a sperm competition). Thus, the ratio of inseminated spermatozoa is not only determined by the global transmitted quantity of the males, but is also the result of the ejected spermatozoa during the female defecations.

These data confirms the particular value of the A phrase (DCA - Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). Indeed, as female produces a similar number of defecations and of sperm ejections for the Domestic Canary song with no A phrase (DC), for the Heterospecific songs (H) and in the silent period (Sil), female defecates and ejects sperm significantly more often when they were listening to the playback of canary songs with an A phrase (DCA). It must however be underlined that these kind of responses are unusually experienced since, up to now, only the production of Copulation Solicitation Displays (CSDs - Kreutzer et al. 1991) and of contact calls (Nagle et al., 2002) were considered as behavioural responses to A phrases.

The interest of such behaviours was its role in postcopulatory sexual selection. In the second experiment, we showed that, after copulation, female defecations were linked to sperm ejections

(Fig. 3). Gowaty & Buschhaus (1998), Pizzari & Birkhead (2000) and Pizzari et al. (2002) had already observed this phenomenon and suggested that sperm defecation after copulation was an efficient way to choose the siring male in the context of polyandry. In parallel, Davies (1983) and Wagner et al. (2004) also suggested that sperm can be released from the storage tubules of the females. In the present study, we cannot insure that the sperm found in the defecations of the birds does not come from the storage tubules, but the fact that birds copulation occurs just before sperm ejection makes this assumption improbable. Moreover, whatever the provenance of the rejected semen, it resulted from an identical cognitive process which purpose would be to favour the singing male.

In the present situation, if female can eliminate a part of the inseminated semen of the first male in order to increase its likelihood of being sired by a good singer, it would describe a new data of directional cryptic choice, since the criterion of cryptic female choice is consistent with the criterion by which a female chooses her partner (Birkhead & Pizzari 2002). Whereas sperm rejection in defecation has already been observed several times during the last decade, this is the first indication, to our knowledge, that male song plays a role in postcopulatory selection. Both, males and females can gain benefit from this phenomenon. From a female point of view, in the case of multiple pairing, it is useful to favour a “better” second male rather than the firstly met one. As canaries are gregarious birds (Newton 1972), females are likely to be courted by several males (Møller & Birkhead 1993). It would then be advantageous to exert a directional cryptic choice to increase the offspring attractiveness (Andersson 1994; Hill et al. 1994; Birkhead & Pizzari 2002). Moreover, female canaries can recognise their mate song (Béguin et al. 1998, 2006). If postcopulatory selection is under their control, they would be able to evaluate the interest of sperm ejection. At last, sperm rejection after a copulation acceptance could be a good strategy to reduce the risk of sexual harassment (Gowaty & Buschhaus 1998).

From the male point of view, manipulating the female behaviour is of major interest in order to sire the female eggs. Sperm ejection via male manipulation is known to occur physically in the

damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* (Córdoba-Aguilar 1999; Méndez & Córdoba-Aguilar 2004) and in the dunnoek (Davies 1983) and chemically in *Drosophila melanogaster* (Snook & Hosken 2004). In this study, males could manipulate the female behaviour by producing good quality song and induce the release of the competitor sperm. It would then increase the ratio of its own sperm to contest for fertilization and would benefit of sperm precedence (Pizzari 2004). It is however difficult to determine which sex is at the origin of this process. It seems reasonable to think that this behaviour is at the front line between sperm competition and cryptic female choice.

For these reasons, this study can be considered as innovating, and opens a large scope of new possible research, for example to observe if the first male song quality during courtship could influence the female decision of producing a defecation, when listening to another song. We also found a really interesting example of directional postcopulatory sexual selection linked to the male courtship, and also highlighted a new function of bird song.

## Acknowledgments

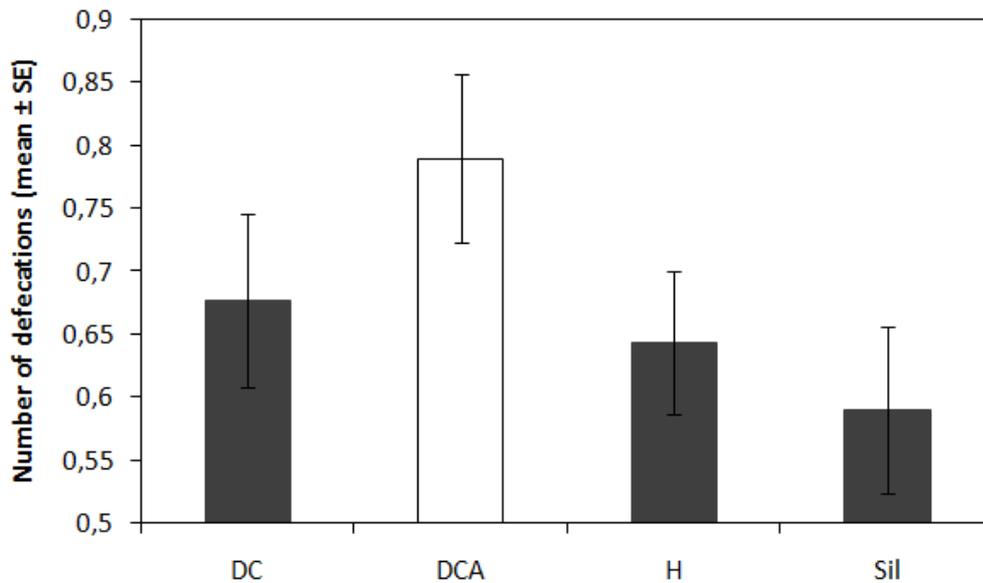
A.L. is supported by the Institut Emilie Du Châtelet, which supports the research on women, sex and gender. We thank C. Desaleux for taking care of the birds, M. Enée for his assistance in the experiments, and E. Danchin and J. White for their help. We equally want to thank M. Amy, D. Gil and G. Leboucher for comments and recommendations and M. Monbureau and T. Draganoiu for helping us with the English translation.

## References

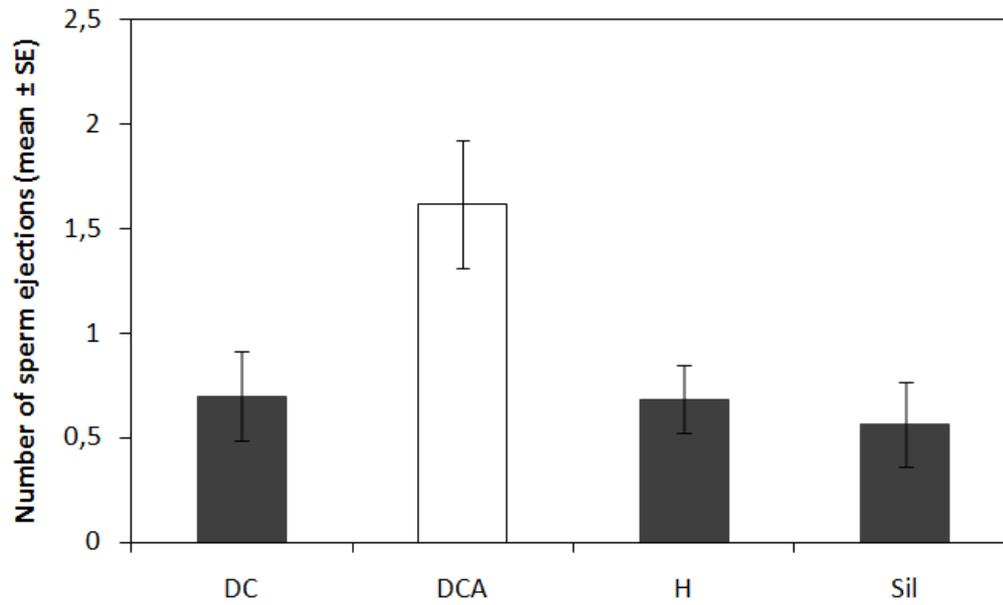
- Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M. & Leboucher, G.** 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Animal Behaviour*, **76**, 971-982.
- Béguin, N., Leboucher, G. & Kreutzer, M.** 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour*, **135**, 1185-1186.

- Béguin, N., Leboucher, G., Bruckert, L. & Kreutzer, M.** 2006. Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta Ethologica*, **9**, 65-70.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P.** 1998. *Sperm competition and sexual selection*. San Diego: Academic Press.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T.** 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, **3**, 262-273.
- Catchpole, C. K.** 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, **74**, 149-166.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B.** 1995. *Bird song, biological themes and variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Córdoba-Aguilar, A.** 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society, B*, **266**, 779-784.
- Davies, N. B.** 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature*, **302**, 334-336.
- Eberhard, W. G. & Cordero, C.** 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 493-496.
- Eberhard, W.** 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press.
- Gowaty, P. A. & Buschhaus, N.** 1998. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy. *American Zoologist*, **38**, 207-225.
- Güttinger, H. R.** 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour*, **94**, 254-278.
- Hill, G. E., Montgomerie, R. & Boag, P.** 1994. Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 193-199.
- Houtman, A. M.** 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society B*, **249**, 3-6.
- Kreutzer, M. & Vallet, E.** 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, **117**, 106-116.
- Méndez, V. & Córdoba-Aguilar, A.** 2004. Sexual selection and animal genitalia. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 224-225.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R.** 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *American Naturalist*, **142**, 118-140.
- Nagle, L., Kreutzer, M. & Vallet, E.** 2002. Adult female canaries respond to male song by calling. *Ethology*, **108**, 463-472.
- Newton, I.** 1972. *Finches*. London: Collins.
- Pizzari, T. & Birkhead, T. R.** 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, **405**, 787-789.
- Pizzari, T., Froman, D. P. & Birkhead, T. R.** 2002. Pre- and post-insemination episodes of sexual selection in the fowl, *Gallus g. domesticus*. *Heredity*, **88**, 112-116.
- Pizzari, T.** 2004. Evolution: sperm ejection near and far. *Current biology*, **14**, R111-R113.
- Podos, J.** 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, **56**, 1061-1070.
- Podos, J.** 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537-551.
- Snook, R. R. & Hosken, D. J.** 2004. Sperm death and dumping in *Drosophila*. *Nature*, **428**, 939-941.

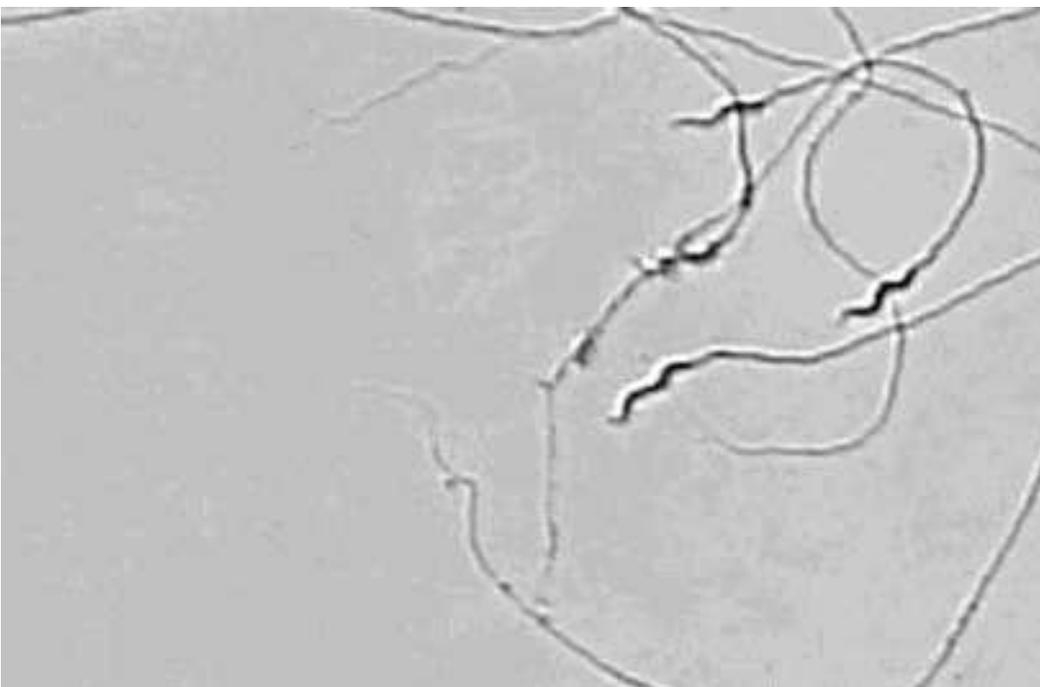
- Suthers, R. A., Vallet, E., Tanvez, A. & Kreutzer, M.** 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *Journal of Neurobiology*, **60**, 381-393.
- Vallet, E. & Kreutzer, M.** 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, **49**, 1603-1610.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M.** 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, **55**, 291-297.
- Wagner, R. H., Helfenstein, F. & Danchin, E.** 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the Royal Society B (suppl.)*, **271**, S134-S137.



**Figure 1.** Mean number of female defecations in ten minutes (Mean  $\pm$  SE) during the different types of songs: Domestic Canaries (DC), Domestic Canaries with “A phrase” (DCA) and Heterospecific songs (H) and for the silence period (Sil) during the first experiment. A different colour shows a significant difference.



**Figure 2.** Mean number of female ejections of sperm in ten minutes (Mean ± SE) during the different types of songs: Domestic Canaries (DC), Domestic Canaries with “A” phrase (DCA) and Heterospecific songs (H) and for the silence period (Sil) in the second experiment. A different colour shows a significant difference.



**Figure 3.** Detail of the sperm found in a female defecation after copulation. The photograph was taken using a microscope with a x 100 enlargement.

Alexandre Lerch<sup>1\*</sup>, Pierre Roy<sup>2</sup>, François Pachet<sup>2</sup> and Laurent Nagle<sup>1</sup>

### **Closed-loop bird-computer interactions: A new method to study the role of bird callings**

<sup>1</sup>Laboratory of Compared Ethology and Cognition, University of Paris Ouest, Nanterre – La Défense, 200 avenue de la République, 92000 Nanterre cedex, France.

<sup>2</sup>Sony Computer Science Laboratory of Paris, 6 rue Amyot, 75005 Paris France.

\*contact for correspondance: [alexandre.lerch@u-paris10.fr](mailto:alexandre.lerch@u-paris10.fr), Tel: 00. 331.40.97.74.82, Fax : 00. 331.40.97.74.74

### **Summary**

In songbirds many researches bring evidence of the role of male songs for territorial defence and courtship. Calling, another important acoustic communication signal, has received much less attention, because calls are supposed to contain less information about the emitter than songs. Bird call repertoire is diversified, and the role of calls has been found in social interaction, for example in pair, family and group cohesion. However, the standard methods for studying calls do not allow a precise and systematic study of their role in communication. We propose here a new method to study bird vocal interaction. A closed loop computer system interacts with canaries by 1) classifying automatically two types of canary, *Serinus canaria* vocalisation (single and repeated calls) and 2) responding a planned call type recorded from another bird. This animal-machine interaction computer requires no human interference. We show first that the birds do engage into sustained interactions with the system, by studying the rate of single and repeated calls according to the various programmed protocols. We then show that female canaries use differentially single calls and repeated calls. First, they produce significantly more single calls than repeated calls, and second, the rate of single calls is associated to the type of context in which they interact, whereas repeated calls are context independent.

Keyword: single call, repeated call, social interaction, computer, methodology, canary, *Serinus canaria*

## **Introduction**

The acoustic environment is a major source of information in animals and often influences their behaviour (Maynards Smith and Harper 2003). Sound production is typically used for self-defence (stridulation in insects – Mitchell Masters 1979), for localising preys (eco-localization in insectivorous bats – Aldridge and Rautenbach 1987), for courtship (songs in frogs - Gerhardt and Huber 2002 - and birds - Catchpole and Slater 1995), or for social interactions (songs or calls in birds – Kroodsma 2004). So far, scientists have focused on information contained in conspecific vocalizations in a large number of taxa (Smith 1977).

Two main methods are traditionally used to understand the meaning of vocalisations. The first approach is to analyze the correlation between vocalization and behaviour. Indeed, in many species, vocalisation acts as an honest signal of the emitter quality (Clutton-Brock and Albon1979; Johnstone 1995). The other approach is the observation of comportemental changes in the receiver (Castellano 2009; Grodzinski and Lotem 2007; Struhsaker 1967). To that aim, researchers commonly use playback techniques, which allow the design of experiments to test unrelated individuals (Catchpole and Slater 1995) independently of the social relationships within the group.

However, playback techniques are only efficient to focus on the behavioural responses of receivers (Amrhein and Erne 2006; Brumm and Todt 2004) but precludes the test of real interactions because it is constrained by the experimenter intervention. This is unfortunate as in nature communication is most of the time not unidirectional but includes mutual interactions: the behavioural responses of the receiver influence those of the emitter (Marler et al. 1986). Moreover, interactions between two individuals can be meaningful to other conspecifics (McGregor & Dabelsteen 1996). For example, in male songbirds, singing interactions influence the social ranks of the competitors and the choice of the eavesdropping females (Amy et al. 2008; Mennil et al. 2003; Naguib 2005).

In this paper, we propose a new experimental framework that overcomes the limitations induced by human intervention by introducing a closed-loop automatic interaction, based on fully-

automated sound analysis and playback techniques. We illustrate this framework with a study of the vocal production of females canaries *Serinus canaria* in the context of a simulated acoustic interaction.

In birds, two main types of vocalisations have been described. The songs, that are long, complex, and emitted mostly by males in the reproductive period, and the calls, that are shorter, simple, and produced by both sexes all along the year (Catchpole and Slater 1995).

Whereas songs have been extensively studied for decades, few studies have been conducted on songbird calls. However, calls are thought to be of great importance for the social relationship. Marler (2004) reviewed the different contexts in which birds use calls. First, many birds use alarm calls in a context of predator disturbance (Klump and Shalter 1984), to warn relatives of a potential danger. Second, different types of calls can inform the receivers on the presence of spatial (roosting location – Wyndham 1980) or feeding resources (Hauser 1997). Finally, calls are assumed to maintain the pair (Vignal et al. 2004), the family (Beecher et al. 1981; Draganoiu et al. 2006) and the flock cohesion (Bradbury 2003).

Nevertheless, the terminology “call” hides a more subtle categorisation (Marler 2004). For example in domesticated canaries, a subdivision between “single calls” and “repeated calls” (Fig1) has been described by Mulligan and Olsen (1969). The use of several types of calls suggests the transmission of different information on the emitter or on the environment and raises the question of the referential communication. In vervet monkeys, *Cercopithecus aetiops*, three different alarm calls are produced when confronted to a leopard, a snake or an eagle (Cheney & Seyfarth 1990). In the same way, Evans et al. (1993) have shown that alarm calls of the domestic fowls (*Gallus gallus domesticus*) are adapted to the type of predator approaching. This article suggests that, in canaries, “single calls” are contact calls whereas “repeated calls” are mostly used in a context of stress. A previous experiment seemed to corroborate this hypothesis, showing that females of domesticated canaries in a reproductive state respond more with single calls to the playback of a good quality song (with a “sexy” phrase – Vallet et Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998), than to

other types of playbacks, whereas there was no significant differences in the production of repeated calls (Nagle et al. 2002). In contrast, the use of single and repeated calls during social interaction remains unclear. Indeed, no satisfying method could mimic a real interaction between two vocalizing birds.

To study the role of calls in social interaction in a systematic fashion, we designed an experiment in which single birds are involved in a closed-loop acoustic interaction with a computer program that mimics the vocal behaviours of a conspecific without any intervention of the experimenter. In this closed-loop interaction, the computer iteratively listens to the bird, classifies its vocalization, and responds with a pre-recorded sound. The details of the experimental protocol (including start and stop conditions) are described below in sub-section *Experimental design*.

The experiments described below aim precisely at showing that 1) the birds do enter in an actual acoustic interaction with the computer and 2) this interaction confirms the role of single calls in social bird communication.

## **Methods**

### *Software tools*

The software used for the experiments consists of four interconnected modules (Fig2). The recording module M1 gets an input signal from a microphone. The recorded signal is sent to the segmentation module M2 that detects salient acoustic events in real time. Each segment is in turn sent to a classification module M3 that labels segments as either “single call”, “repeated call”, or “noise”. After a segment is classified, an appropriate response is computed and played by the response module M4 according to the pre-defined experimental protocol. We describe each module in details below.

The recording module M1 is a MaxMSP patch (<http://www.cycling74.com>) that records a 16bits, 44.1kHz monophonic signal from the microphone. The recorded signal is sent to the

segmentation module in real time (by frames of 1.5ms).

The segmentation module M2 is a Java program that detects salient acoustic events based on the amplitude variations in the signal and on the structure of canary vocalization: Canary single calls have a typical duration of 200ms to 350ms, separated by several seconds of silence (Fig1, left). Repeated calls consist of a series of 3 to 5 very brief acoustic events (~25ms) separated by short silent frames (~45ms) (Fig1, right). The segmentation algorithm discards segments that do not fit in these two categories, such as non-vocal noises produced by the bird in the cage (scratching, wing flapping, etc.).

The classification module M3 is a Java program that uses feature extraction and supervised machine learning techniques to classify each segment output by M2 into one of the three categories “single call”, “repeated call”, and “noise”.

In this work we use a particular technique for feature extraction, called feature generation (Pachet and Roy 2009). The common approach to audio classification is to use standard acoustic features. However, we have shown in previous research that features generated for specific problems outperform significantly standard features on animal vocalization classification problems (Molnár et al. 2008, Giret et al. in prep.). Consequently, we used a feature generation system to generate features adapted to the canary vocalization classification task. We trained the feature generation system with 1,800 labelled segments recorded in the experimental condition described in this article. Those 1,800 training segments are divided into 600 single calls, 600 repeated calls, and 600 noises. We use proprietary feature generation and feature selection algorithms (Pachet and Roy 2009) to create a feature set with 6 features indicated below.

The feature generation algorithm (Pachet and Roy 2009) was used to generate a feature space of about 60,000 signal-processing features. A feature selection algorithm was then used to select a high-quality feature set that contains the six features below. The feature selection algorithm is based on feature analytical syntax and individual feature discrimination performance. It is described in details in (Pachet and Roy 2009).

Bandwidth (Autocorrelation (Mean (SplitOverlap (x, 512, 0.5))), 50)

The signal is split in overlapping (50%) frames of 512 samples (i.e. 11.6 ms as we consider 44,100 Hz signals). The frames are averaged into a single 512-sample frame. The autocorrelation of this 512-sample signal is computed, and its bandwidth is returned, i.e. the width of the highest peak at a 50% threshold of the peak's value.

Median (SpectralRolloff (SplitOverlap (x, 512, 0.6)))

The signal is split in 60%-overlapping frames of 512 samples. The spectral roll-off, i.e. frequency under which most of the energy is found in the spectrum (rough approximation of the cut frequency between harmonic signal and noise), of each frame. The feature returns the median value over all the frames.

Norm (LSTER (SplitOverlap (Derivative (x), 512, 0.8), 0.15, 256, 0.5))

The signal is differentiated and split into 80% overlapping 512-sample frames. For each frame, the LSTER is computed. The LSTER (Lu et al. 2002) is the ratios of 50%-overlapping 256-sample frames whose short-time energy is less than 0.5 times the average. The feature returns the norm of the vector of LSTER values across the 512-sample frames.

Norm (Integration (Hamming (HarmonicSpectralSpread (SplitOverlap (x, 512, 0.7))))))

The signal is split into 70%-overlapping 512-sample frames. The harmonic spectral spread is computed on each frame, i.e. the amplitude (linear scale) weighted standard deviation of the harmonic peaks of the spectrum, normalized by the instantaneous harmonic spectral centroid. A hamming window operator is applied to the vector of harmonic spectral spread values. The resulting vector is integrated, and the feature returns its norm.

Norm (Integration (Pitch (SplitOverlap (x, 441, 0.8))))

The signal is split in 80%-overlapping frames of 441 samples each. The pitch of each frame is computed. The vector of pitches is integrated and the feature returns the norm of the resulting vector.

Bandwidth (FFT (Triangle (FFT (Norm (SplitOverlap (x, 3307, 0.8)))))), 50)

This feature is particularly hard to interpret. FFT denotes the Fast-Fourier Transform and Triangle denotes a triangle filter. Other operators have been described

above.

More details on the syntax and semantics of the features can be found in Pachet and Roy (2009).

Note that the 6 features above were not devised by human experts, but rather generated automatically a feature-generation algorithm. Their expression is therefore not straightforward and some of them may be difficult to interpret (e.g. feature #6).

A decision tree classifier was trained using the values of the 6 aforementioned features on the 1,800 samples. The algorithm is J48 in its Weka implementation (Witten and Eibe 2005). This classifier is used to classify the segments coming from M2 in real time.

The performance of the classifier was assessed on 1,800 labelled segments (different from the 1,800 training segments). The accuracy, averaged on the three classes “single call”, “repeated call”, and “noise” is 94.7%. A better performance assessment is the F-measure that avoids the inherent problems of *precision* or *recall*. For each class, the recall  $R$  is the proportion of positive examples that are correctly predicted and the precision  $P$  is the proportion of the predicted positive examples that are correct. Where, for a given class, the proportion of positive examples is high compared to that of negative examples, the precision is usually artificially very high, and the recall very low, regardless of the actual quality of the classifier. The F-measure addresses this issue and is defined, for each class, by:

$$F = \frac{2.R.P}{(R+P)}$$

The average F-measure on the three classes is 0.947, with a minimum F-measure of 0.924 for class “single call” (see Table 1 for more details on the classifier performance).

The response module M4 is a program whose input is the last classified segment detected by the classification module. The module computes an acoustic response to the bird that depends on 1) the last classified segment detected by the classification module and 2) the predefined experimental protocol. The response can be any acoustic signal. For the experiments described in this article (see “Experimental Design” sub-section below), the responses are either a pre-recorded

canary vocalization from another canary or a synthesized canary vocalization.

### *Subjects and housings*

We used fifteen unmated females of domesticated canaries in this experiment, taken from our laboratory (LECC – University of Paris Ouest Nanterre-La Défense). They had been reared in aviaries (118 x 50 x 50 cm – 6 to 7 canaries per aviary) in a room with many other birds, so these artificial conditions had probably little impact on their social behaviour. Before the test period, birds had been kept in a short day photoperiod (8 h light: 16 h dark). In this photoperiod, domesticated canaries do not reproduce.

The day before the test, we changed the birds' conditions of breeding. Firstly, we put them in individual metal cages (38 x 33 x 26 cm) provided them with two perches, a nest, and material to arrange it. The cages were arranged in sound proof chambers (two-floored boxes - 60 x 55 x 90 cm inside; 90 x 80 x 110 cm outside). We also changed the day length into a long day photoperiod (16 h light: 8 h dark), to simulate the entrance in the spring. Despite this change, no eggs were laid during the two weeks of the test. Moreover, no effect of the date was observed in the vocalization rate of the birds. No males were present in the room, and females were not in competition with others to mate. Birds were fed with seeds, fresh food (apple) and a special mixture for canaries. Fresh water was provided every day.

### *Experiment 1*

We tested the birds individually in a dedicated sound attenuation room. Each bird was disposed in a plastic cage (less noisy than metal cages). Two perches only were inside the cage in order to minimise noise produced when birds hit perches. A microphone (Sennheiser MD21U) linked the cage to an external sound card (Native Instruments Audio Kontrol 1) that conducted the signal to a computer VAIO Sony (PCG-6G1M). In these conditions, only two types of call are produced by canaries: single calls and repeated calls. The computer recorded the whole test and

then classified the vocalisations in one of these classes (Fig2).

The microphone used has a frequency range of 40 Hz to 18,000 Hz and a sensitivity of 1.8 mV/Pa  $\pm$ 2.5 dB. The sound card has a frequency range of 20 Hz to 20,000 Hz and a S/N ratio of 100 dB. The loudspeaker is a single Sony SMS-1P, nominal power 25W, sensitivity 88 dB, frequency range 88 Hz to 16,000 Hz.

We simulated an acoustic contact with an unknown female in a new environment. A test was composed of three periods. The total duration of the whole experiment was 20 minutes. The first period (habituation) was a ten minutes long silence, for the bird's habituation to the conditions. In the second period (stimulation), the computer emitted single calls of an unrelated conspecific female at constant time intervals until the first bird response (single call or repeated call). We played single calls because two birds initiating an interaction use this type of calls (Mulligan and Olsen 1969; L.N. and A.L. pers. Obs.). In the third period (interaction), five types of interactions were designed: 1) Positive Interaction (PI): the computer responded with a single call when the bird produces a single call and with a repeated single call when the bird produces a repeated single call. 2) Negative Interaction (NI): the computer responded with a single call when the bird produces a repeated call and with a repeated call when the bird produces a single call. 3) Silence (S): the computer did not respond after the first bird's vocalisation. 4) Positive Synthetic Interaction (PSI): the computer responded with a single call-looking sound artificially synthesized with the computer program AVISOFT-SAS Lab Pro (R. Specht version 4.38, 2005) when the bird produced a single call and with a repeated call-looking sound artificially synthesized when the bird produced a repeated call. 5) Negative Synthetic Interaction (NSI): the computers inversed the responses of the precedent interaction types.

The stimulation period and the interaction period lasted ten minutes together. As the length of the stimulation period varied, the length of the interaction period was also not constant (Fig3). The computer responses were played by a loudspeaker (Elipson Minihoms Sat) placed near the cage via the external sound card.

To avoid any problem with pseudo-replication, and we used the repertoire of a different bird for each experiment, chosen at random. Moreover, each repertoire consisted of ten different single calls and ten different repeated calls of a same bird that were randomly played in the second and in the third period. All played calls (single and repeated) came from females recently moved into a long-day photoperiod.

Each bird was tested once a day for a period of ten days. The order of the playback is randomly assigned to each bird. Their responses were thus recorded twice for each interaction type.

### *Experiment 2*

We designed a second experiment to compare our interaction method with traditional playback. The frequency of the vocal production of ten females of domestic canaries was tested in both an interaction simulation and in a playback experiment.

The birds were put in the same conditions than in the first experiment (cages, photoperiod and sound proof chambers). The birds were divided in two groups of equal size, A and B. On day 1, the birds in group A experienced the interactions PI (see *experiment 1*) and those in group B experienced a traditional playback context.

In the playback test, canary single calls (the same as those used for the PI experiment) are played at a regular frequency of 3.4 calls per minutes (the average number of single calls produced by canaries in *Experiment 1*).

On day 2, the birds in group A underwent the playback experiment and the birds in group B the positive interaction test. Thus each bird is its own control.

### *Analysis of the results*

For the analysis, we counted the number of responses (single calls and repeated calls) for each interaction and in the playback test. This could have been done automatically by the

classification module, however with some imprecision due to the error-rate of the classifier (see Section “Software Tools” above). To avoid this imprecision, we did a manual counting. In the *Experiment 1*, we firstly compared the total number of single calls versus repeated calls for each bird, using a Mann-Whitney sum rank test. Then, we tested the single call rate and the repeated call rate for significance with a Friedman test, using Sigmastat V3.1 (2004). We also compared the total number of vocalizations between the different days of the test period, using a one-way Repeated Measure ANOVA on ranks, followed by a Student-Newman-Keuls post-hoc analysis.

In the *Experiment 2*, we tested the number of vocalizations (single and repeated calls) in both the interaction PI and the playback contexts. Nevertheless, three of the ten birds did not engage in the interaction (i.e. they did not produce any vocalization) and were excluded from the data. The number of the responses in each condition was compared with a Wilcoxon signed rank test.

## Results

### *Experiment 1*

During the interactions, females produced  $259.4 \pm 56.7$  (mean  $\pm$  SE) single calls and  $133.9 \pm 45.8$  (mean  $\pm$  SE) repeated calls. The number of single calls was significantly higher than the number of repeated calls in each types of interaction (Mann-Whitney rank sum test,  $T = 287$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0.025$  – Fig4).

The distribution of single calls between the different types of interaction ( $\chi^2 = 13.88$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.008$ ,  $n = 15$  – Fig5a) was significantly heterogeneous. The post-hoc analysis with the Student-Newman-Keuls method reveals that the number of single calls was significantly more often higher for the positive interaction and for the silence than for the other types of interaction. The mean number of single calls in the PI was  $67.50 \pm 23.5$  (mean  $\pm$  SE),  $33.91 \pm 13.34$  (mean  $\pm$  SE) for the NI,  $49.36 \pm 12.84$  (mean  $\pm$  SE) for the S,  $34.50 \pm 20.20$  (mean  $\pm$  SE) for the PSI and  $28.7 \pm 16.10$  (mean  $\pm$  SE) for the NSI. At the opposite, we found no significant effect of the interaction

for the number of repeated calls ( $\chi^2 = 6.17$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.187$ ,  $n = 15$  – Fig5b). The mean number of repeated calls was  $63.36 \pm 18.99$  (mean  $\pm$  SE) for the PI,  $20.00 \pm 11.67$  (mean  $\pm$  SE) for the NI,  $40.00 \pm 14.69$  (mean  $\pm$  SE) for the S,  $16 \pm 9.8$  (mean  $\pm$  SE) for the PSI and  $23.91 \pm 15.5$  (mean  $\pm$  SE) for the NSI.

Finally, we found, for single and repeated calls, that the total number of vocalizations was not randomly distributed among the days: ( $\chi^2 = 16.99$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0.09$ ,  $n = 15$  followed by SNK:  $p = NS$ ,  $n = 15$   $p$  for the single calls and  $\chi^2 = 18.36$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0.03$ ,  $n = 15$  followed by SNK:  $p = NS$ ,  $n = 15$  for the repeated calls). Nevertheless, in both cases, post-hoc analyses reveal that no significant difference lays between the days. We concluded that the day order had only little impact on the number of produced calls.

### *Experiment 2*

In this experiment, birds produced on average 8.9 vocalizations ( $\pm 3.74$ ) per minutes when exposed to the PI procedure and 3.13 vocalizations ( $\pm 1.89$ ) when exposed to the playback procedure. The Wilcoxon signed-rank test reveals that the birds produced significantly more calls in the PI than in the playback procedure ( $W = -28$ ,  $p = 0.016$ ,  $n = 7$ ).

### **Discussion**

This article presents a new approach to studying bird vocal communication. Our proposal is to put the bird in a closed-loop interaction with a computer (artificial interaction). The fundamental novelty of this research is that the system, consisting of a recording device, a computer, audio analysis software, a playback device, is an active component of the experiment. In earlier attempts at using automatic audio analysis techniques, the analysis is only used *after* the experiment itself to process the signals recorded to help the researchers interpret the results (Derégnaucourt et al. 2005; Giret et al. in press; Tchernichovski et al., 2004).

In the implementation of the framework we described, the bird is recorded and the

computer uses signal processing techniques to analyse its vocalizations in real-time and to produce an adapted response. Several experimental protocols can be implemented in this framework, depending on various parameters, e.g. the type of response the computer plays to the bird; the delays before the response; the type of signal played by the computer. This framework is a generalization of traditional playback techniques and allows the implementation of complex experiments that are not conceivable otherwise.

The comparison of several interaction scenarios (e.g. positive, negative interaction, with real or synthesized calls) have shown that the birds react differently to different situations (Fig5). More essentially, the comparison of the frequency of single call production in 1) a positive interaction context and 2) a regular stimulation context proved that the birds are actually engaged in the interaction (see Experiment 2 above).

Those results are of great importance as they legitimate artificial interaction as a tool to study bird vocal communication and pave the way for fully-automated experiments that could not be implemented before. The progress in sound analysis techniques allows the design of complex experiments in which the computer interacts with several birds to study their social behaviour. This requires individual bird identification techniques, which we are currently developing. Early results are encouraging with 80% accuracy on the 15 birds used in this study.

The results obtained on the study (*Experiment 1*) presented in this article show that female single call rates are heterogeneously distributed among the different types of interaction. The single call rate is significantly higher for females in Positive Interaction (PI) and in Silence (Sil) than females in Negative Interaction (NI), in Positive (PSI) or Negative Synthetic Interaction (NSI). It is not surprising that isolated birds (Sil) have a high rate of contact calls as canary is a social species, living in flocks (Newton 1972). In such species, individuals out of earshot produce louder and frequent callings (Marler 2004) since isolated individuals try to communicate with others with single calls.

Moreover, in each situation the number of single calls was significantly higher than the number of repeated calls. Therefore the computer produced more single calls in PI and more repeated calls in NI.

These two observations are consistent with the hypothesis, suggested by Mulligan and Oslen (1969), that suggests that single calls are *contact calls*.

In the other hand, Nagle et al. (2002) revealed that female single call production is influenced by male songs and is therefore an aspect of the female's sexual behaviour. Our experiments show that the playback of calls produced by females influence female's single call production. This suggests that the function of single calls is not limited to sexual responses established by Nagle et al. (2002), but is also involved in the maintenance of the flock cohesion (Okanoya & Dooling 1991).

Both types of synthetic calls (PSI and NSI) and negative interaction (NI) induced a low rate of bird single calls. This result shows that despite the similarity of these artificial calls with the natural ones, females are able to discriminate between them. Unknown noises may be stressful for the birds and thus inhibit them in PSI and NSI. Similarly, the birds remain silent when hearing a majority of repeated calls. According to Mulligan and Olsen (1969), this type of vocal production reflects bird excitement, it is probable that it serves as a signal of danger.

To sum up, the birds producing a high rate of contact calls are more likely to initiate social interaction. The fact that the playback procedure produced a lower rate of bird single calls showed that the interaction is a key-aspect of the bird's vocal behaviour. Birds are stimulated by the responses of the computer more than by regular playback. This is a strong indication that single calls relate to first-order intentionality of the bird, as defined by Emery (2005). On the other hand, the production of repeated calls may be perceived as a signal of danger from the receiver point of view.

This work shows that computer-based closed-loop interaction with birds is possible and effective. This method allows to create and study artificial communication situations. We are currently designing new experiments with our framework to study social communication involving more than two birds. To do so, the framework is being extended with extra features such as automatic individual identification. This is a work in progress for which we have encouraging results.

### **Acknowledgement**

A.L. is supported by the Institut Emilie Du Châtelet, which supports the research on women, sex and gender. We want to thank Z. Skandrani for her participation us in the early stages of this work and C. Desaleux and P. Groué for taking care of the birds. We also thank the referees for their helpful comments and advices, L. Rat-Fischer for her support in statistics.

### **References**

Aldridge HDJN, Rautenbach IL (1987) Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *J Anim Ecol* 56:763-778

Amrhein V, Erne N (2006) Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Anim Behav* 71:1075-1080

Amy M, Monbureau M, Durand C, Gomez D, Théry M, Leboucher G (2008) Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interaction. *Anim Behav* 76: 971-982

Beecher MD, Beecher IM, Hahn S (1981). Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis. *Anim Behav* 29:95-101.

Bradbury J W (2003) Vocal communication in wild parrots. In: De Waal F B M & Tyack PL (ed) *Animal society complexity: intelligence, culture and individualized societies*, Harvard University Press, Cambridge, pp 293-316

Brumm H, Todt D (2004) Male-male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *Anim Behav* 67:281-286

Castellano S (2009) Unreliable preferences, reliable choice and sexual selection in leks. *Anim Behav* 77:225-232

Catchpole CK, Slater PJB (1995) Bird song, biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge

Cheney DL, Seyfarth RM (1990) How monkeys see the world – Inside the mind of another species. *Behaviour*, University of Chicago Press, Chicago

Clutton-Brock TH, Albon SD (1979) The roaring of reed deer and the evolution of honest advertising. *Behaviour* 69:145-170

Derégnaucourt S, Mitra PP, Fehér O, Pytte C, Tchernichovski O (2005) How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature* 433:710-716

Draganoiu TI, Nagle L, Musseau R, Kreutzer M (2006) In a songbird, the black redstart, parent use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Anim Behav* 71:1039-1046

Emery NJ (2005) The evolution of social cognition. In: Easton A, Emery NJ (ed) *The cognitive neuroscience of social behaviour*, Psychology Press, New York, pp 7.1-7.98

Evans CS, Evans L, Marler P (1993) On the meaning of alarm calls: functional references in an avian vocal system. *Anim Behav* 46:23-38

Gerhardt HC, Huber F (2002) Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions. University of Chicago press, Chicago

Grodzinski U, Lotem A (2007) The adaptative value of parental responsiveness to nestling begging. *Proc Roy Soc B* 274:2449-2456

Hauser MD (1997) *The evolution of communication*. MIT Press, Bradford

Johnstone RA (1995) Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biol Rev* 70:1-65

Klump GM, Shalter MD (1984) Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator

context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeit Tierpsychol* 66:189-226

Kroodsma DE (2004) Vocal behavior. In: Podulka S, Rohrbaugh RWJ, Bonney R (ed) *Handbook of bird biology*, Princeton University Press, New York, pp 7.1-7.98

Lu L, Zhang H-J, Jiang H (2002) Content analysis for audio classification and segmentation, *IEEE Transactions on Speech and Audio Processing*, 10:504–516.

Marler P., Dufty A., Pickert R. (1986). Vocal communication in the domestic chicken. II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? *Anim Behav* 34:194-198.

Marler P. (2004) Bird calls: a cornucopia for communication. In: Marler P, Slabbekoorn H (ed) *Nature's music*, Elsevier Academic Press, San Diego, pp 132-177

Maynards Smith J, Harper D (2003) *Animal signals*. Oxford university Press, Oxford

McGregor PK, Dabelsteen T (1996) Communication networks. In: Kroodsma, DE, Miller EH (ed) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, Comstock Publishing Associates, New York, pp. 409-425

Mennil DJ, Boag P, Ratcliffe LM (2003) The reproductive choice of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Naturwissenschaften* 90:577-582

Mitchell Masters W (1979) Insect disturbance stridulation: its defensive role. *Behav Ecol Socio* 5:187-200

Molnár C, Kaplan F, Roy P, Pachet F, Pongrácz P, Dóka A, Miklósi Á (2008) Classification of dog barks: a machine learning approach. *Anim Cogn* 11:389-400

Mulligan JA, Olsen KC (1969) Communication in canary courtship calls. In: Hinde RA (ed) *Bird vocalisation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 165-184

Nagle L, Kreutzer M, Vallet E (2002) Adult female canaries respond to male song by calling. *Ethology* 108:463-472

Naguib M (2005) Singing interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement. In: McGregor PK (ed) *Animal communication networks*. Cambridge

University Press, Cambridge, pp 300-319

Newton, I (1972) *Finches*. Collins, London.

Okanoya K, Dooling RJ (1991) Detection of species-specific calls in noise by zebra finches *Poephila guttata* and budgerigars *Melopsittacus undulatus*: time or frequency domain? *Bioacoustic* 3:163-172.

Pachet F, Roy P (2009) Analytical Features: a Knowledge-Based Approach to Audio Feature Generation. *EURASIP J Audio Speech Music Process* 1:1-23.

Smith WJ (1977) *The behaviour of communication - an ethological approach*. Harvard University Press, Cambridge

Struhsaker TT (1967) Auditory communication among Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). In: Altmann SA (ed) *Social communication among primates*, University of Chicago Press, Chicago

Tchernichovski O, Lints TJ, Derégnaucourt S, Cimenser A, Mitra PP (2004) Studying the song development process, rationale and methods. *Ann NY Acad Sci* 1016:348-363

Vallet E, Kreutzer M (1995) Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim Behav* 49:1603-1610

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

Vignal C, Mathevon N, Mottin S (2004) Audience drives male songbird response to partner's choice. *Nature* 430:448-450

Witten IH, Eibe F (2005) *Data Mining: Practical Machine Learning Tools and Techniques*, 2nd edn. Morgan Kaufmann, San Francisco

Wyndham E (1980) Diurnal cycle, behaviour, and social organization of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Emu* 80:25-33

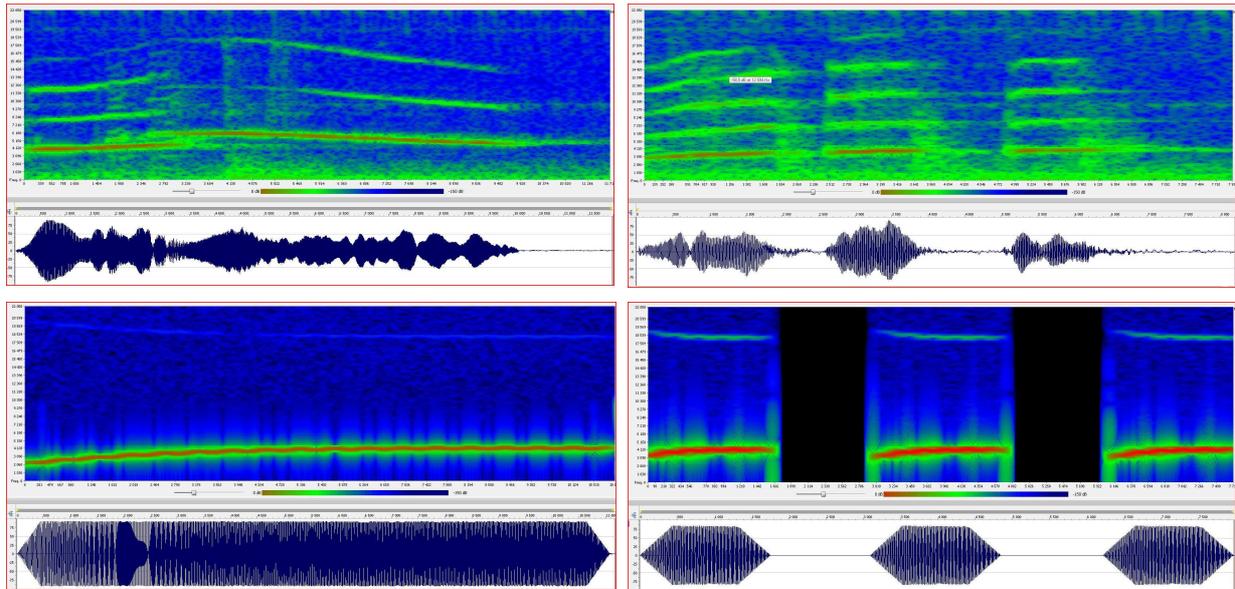


Fig1 Spectrograms of the played calls. Top-left: real single-call; Top-right: real repeated-call; Bottom-left: synthesized single-call; Bottom-right: synthesized real-call.

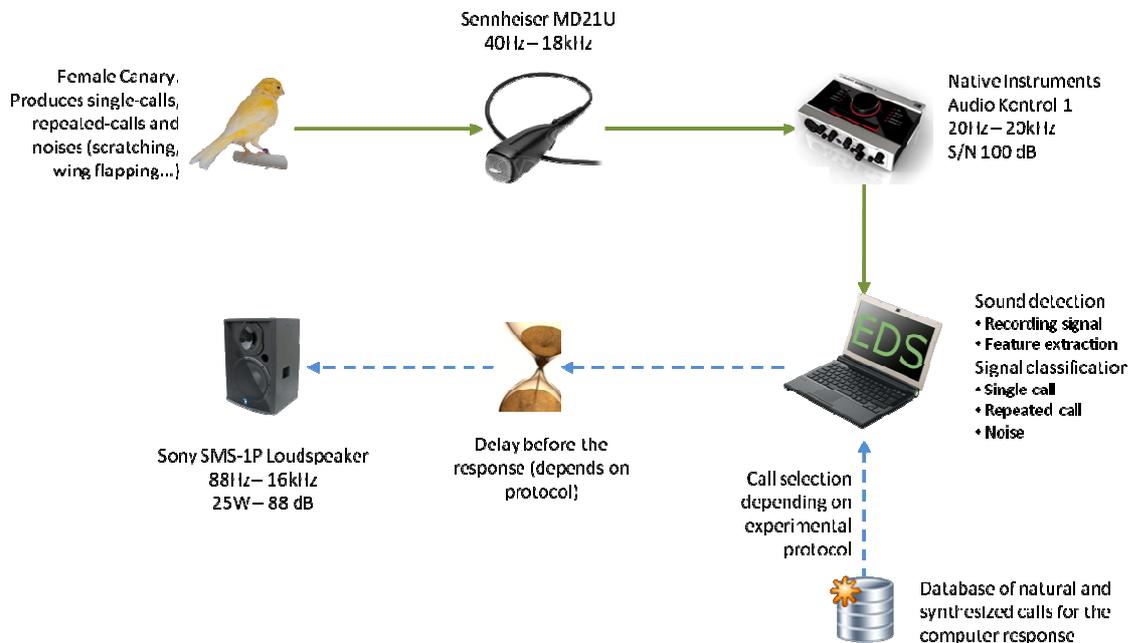


Fig2 Scheme of the closed-loop interaction between the canary and the computer material. The green solid arrows indicate the flow of acoustic signals produced by the bird. The blue dashed arrows are for the signal produced by the system, as a response to the bird’s vocalization.

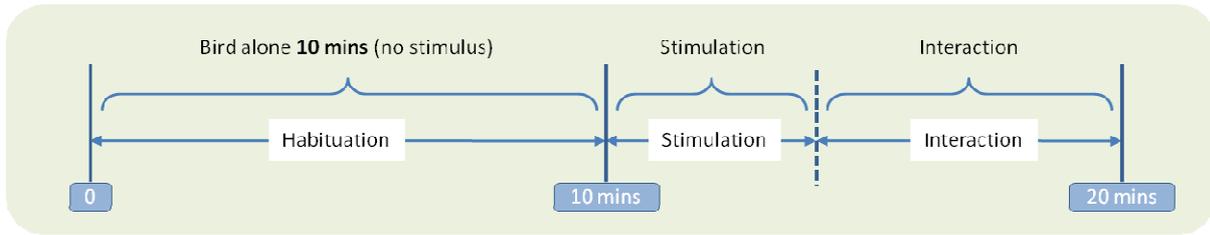


Fig3 The 3-phase experimental protocol: 1) **Habituation**: for 10 minutes, the bird is in the cage and the computer does not produce nor record any sound; 2) **Stimulation**: the computer plays single calls every 4 seconds to stimulate the canary; the stimulation ends when the canary produces a call; 3) **Interaction**: the computer produces a response to every call; the response depends on the type of interaction (positive, negative, etc.).

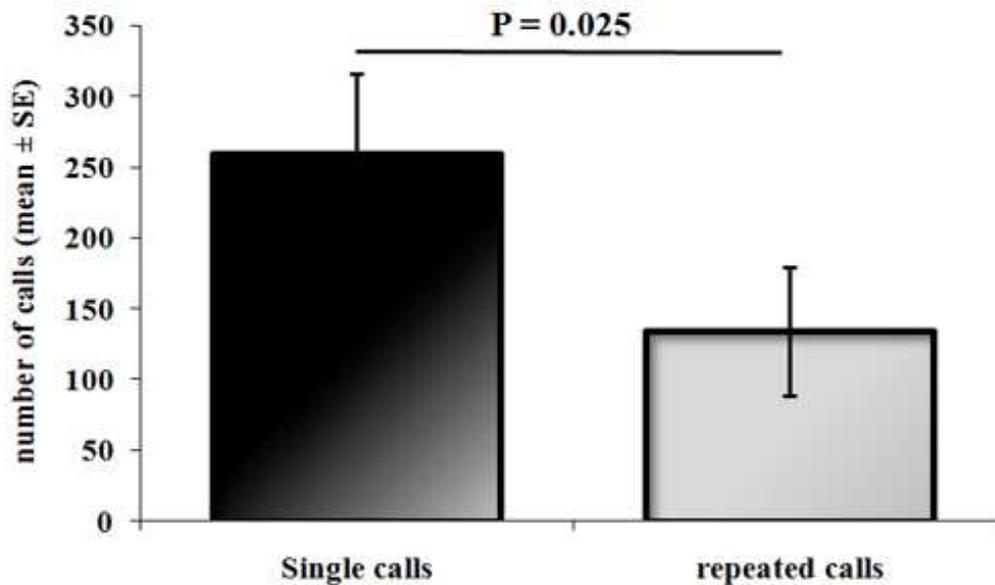


Fig4 Mean number of both types of vocalisation produced during the interaction periods (Mean  $\pm$  SD). A different color indicates a significant difference (Mann-Whitney rank sum test,  $T = 287$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.025$ ).

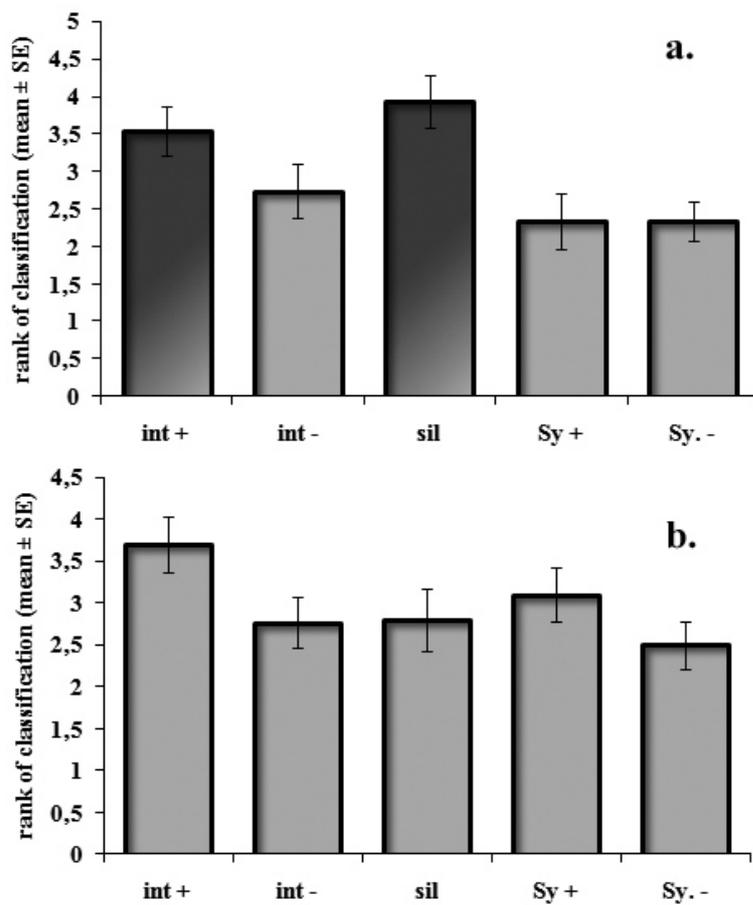


Fig5 Rank of classification of the number of calls produced by the females for each type of interaction (mean ± SE). A different color indicates a significant difference. Int + : positive interaction; Int - : negative interaction; Sil: silence; SY +: synthetic positive interaction with synthetic sounds; SY -: synthetic negative interaction with synthetic sounds. **a.** simple calls. **b.** repeated calls.



**Alexandre LERCH**  
né le 13/12/82 à Brou-sur-Chantereine (77)

Adresse personnelle :  
99 rue Youri Gagarine  
92700 COLOMBES  
Téléphone : 01 72 61 96 25

## FORMATION

- 2010 Chargé de recherches au Computer Sciences Laboratory, Sony France (CDD – deux mois)
- 2007-10 Etudiant en thèse à l'Université de Paris Ouest Nanterre La Défense : Variation du choix du partenaire chez la femelle de canari domestique *Serinus canaria*.
- 2006 Master 2 recherche en Neurosciences – Université Paris X – Nanterre
- 2005 Maîtrise de Sciences et Techniques, sciences de l'Environnement – Université de Rouen
- 2003 Deug Sciences de la Vie – Université d'Amiens
- 2002 DUT Génie biologique, option génie de l'Environnement - Université du Littoral de Calais-Boulogne

## PRODUCTIONS UNIVERSITAIRES

- 2006 Influences du chant des mâles d'oiseaux chanteurs sur la sélection sexuelle post-copulatoire des femelles. Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées de l'Université Paris X – Nanterre.
- 2005 Détermination des insectes exposés au troisième étage de la Grande Galerie de l'Evolution (MNHN).
- 2004 Reconnaissance individuelle parents - jeunes chez le rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*). Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées de l'Université Paris X – Nanterre.

## PARTICIPATIONS A DES COLLOQUES

- 2009 **A. Lerch**. Variation du choix du partenaire chez les femelles de canaries (*Serinus canaria*). Journée jeunes chercheurs. Institut Emilie du Châtelet - MNHN - Paris, France, 16 septembre 2009 (communication orale).
- 2009 **A. Lerch**. Decreased body condition affects female choice in canaries (*Serinus canaria*). XXXI International Ethological Conference. Rennes, France, 19 to 24 August 2009 (poster).
- 2009 **A. Lerch**. Le rôle des femelles dans l'extravagance des mâles chez les oiseaux. Evolution II, Partie I : l'Evolution en chantier. Nanterre, France, 3 au 5 Avril 2009 (communication orale).
- 2009 **A. Lerch** & L. Nagle. Variation of responsiveness and choosiness follows a circadian rhythm in female canaries *Serinus canaria*. Fifth meeting in Ecology & Behaviour, SERL. Lyon, France, 6 to 10 April 2009 (communication orale).
- 2008 **A. Lerch** & L. Nagle. Is song quality less discriminated by shortened-wings female Canaries (*Serinus canaria*) ? XXth International Congress of Zoology, Paris, France, 26 to 29 August 2008, (poster).
- 2007 **A. Lerch**. La Sélection Sexuelle: le rôle des femelles dans l'évolution des espèces chez les oiseaux. *Sexe et genre: pour un dialogue interdisciplinaire au carrefour des sciences de la vie et des sciences humaines – Institut Emilie du Châtelet*. Paris, France, 20 décembre 2007 (communication orale)
- 2007 **A. Lerch** & L. Nagle. Male's songs play a rule in post-copulatory sexual selection in female canaries. *ASAB Summer conference: Sex, shopping and sharing: Insights from animals to humans and back again*.

Newcastle, UK, 4 to 7 September, 2007 (poster).

- 2007 **A. Lerch** & L. Nagle. Influence du chant des mâles sur la sélection sexuelle post-copulatoire des femelles. *41<sup>ème</sup> colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal : « Le social dans tous ses états »*. Université de Paris XIII, 18 au 20 avril 2007 (communication orale).
- 2007 V. Jouffroy, M. Pasteau, P. Lenouvel, **A. Lerch** & L. Nagle. L'expérience acoustique des femelles canari (*Serinus canaria*) pendant leur cycle reproducteur a-t-elle une influence sur leur prédispositions ? *41<sup>ème</sup> colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal : « Le social dans tous ses états »*. Université de Paris XIII, 18 au 20 avril 2007 (poster).
- 2007 **A. Lerch** & L. Nagle. Influences of the songs of songbird on post-copulatory sexual selection in females. *Third meeting in Ecology & Behaviour, SERL*. Montpellier, France, 13 to 16 March 2007 (communication orale).
- 2006 **A. Lerch** & L. Nagle. Male's songs play a rule in sperm competition/cryptic choice in female canaries. *11<sup>th</sup> congress of the International Society for Behavioural Ecology*. Tours, France, 23 to 29 July 2006 (poster).

### VULGARISATION SCIENTIFIQUE

- In press **A. Lerch** & L. Nagle. Le chant et les préférences acoustiques et sexuelles chez les oiseaux chanteurs. *Revue d'acoustique*.
- 2010 L. Manil, **A. Lerch**, C. Edelist, B. Fontaine & R. Julliard. Suivi Temporel des Rhopalocères de France, Rapport d'avril 2010 (bilan 2006-2009). Site internet du MNHN. <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/IMG/pdf/view.pdf>.
- 2009 **A. Lerch**, T. Foucart, M. Demesse & L. Manil. Bilan du suivi des populations de Rhopalocères (Hexapoda : Lepidoptera : Rhopalocera) et d'Odonates (Hexapoda : Odonata) au Marais du Rabuais (commune d'Arzonville, 95) sur les années 2008 et 2009 – Partie I. Inventaire et analyses faunistiques. *Le Bulletin d'Arthropoda*, **35** : 15-38.
- 2009 L. Manil, **A. Lerch**, C. Edelist, B. Fontaine & R. Julliard. Suivi Temporel des Rhopalocères de France, Rapport d'avril 2009 (bilan 2006-2008). Site internet du MNHN. <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/IMG/pdf/view.pdf>.
- 2008 L. Manil, **A. Lerch** & R. Julliard. Phénologie et répartition par types d'habitats des Rhopalocères d'Île-de-France (Lepidoptera : Rhopalocera). Exploitation des données du STERF (2005-2008). *Lépidoptères*, **17** : 95-109
- 2008 L. Manil, P.-Y. Henry, **A. Lerch**, C. Edelist, K. Ancrenaz, M. Gaboly, B. Fontaine, R. Lorrillière & R. Julliard. Suivi Temporel des Rhopalocères de France, bilan 2006-2007. Site internet du MNHN. <http://www2.mnhn.fr/vigie-nature/IMG/pdf/view.pdf>.
- 2008 **A. Lerch** & M. Demesse. Aspect de la biologie et de l'élevage du papillon Hétérocère *Calliteara pudibunda* (Linné, 1758) (Insecta : Lepidoptera : Heterocera : Lymantriidae). *Le Bulletin d'Arthropoda*, **35** : 25-36.
- A. Lerch**. Les Araignées sociales, définition du groupe, organisation de la société et processus évolutifs (Arachnida : Araneae). *Le Bulletin d'Arthropoda*, **29** : 17-30

### ACTIVITE DANS LE CADRE DU LABORATOIRE

#### Encadrement de stagiaires

**Chloé Lengignon – Stage obligatoire de Licence 3 de biologie des organismes – Université de Rouen.**  
« Sélection du partenaire et variabilité du choix chez le canari domestique commun *Serinus canaria* »

**Céline De Fazion – Stage obligatoire de Licence 3 d'Ecologie Aménagement option faunistique floristique – Université de Metz.** « Sélection du partenaire et variabilité du choix chez le canari domestique *Serinus canaria* »

**Zina Skandrani – Stage obligatoire de master 1 de Neurosciences – Ecole Normale Supérieure.**  
« La mise en place d'interactions acoustiques chez les canaris (*Serinus canaria*) »

2006/10 **Enseignement en licence et formation continue** – Cours magistraux, travaux dirigés, travaux pratiques, terrain  
312 h dispensées – Thèmes : biologie générale, éthologie, psychophysiologie, biologie du développement

## ACTIVITES NATURALISTES ET INVESTISSEMENT ASSOCIATIF

### **Membre de l'équipe de gestion du programme STERF et membre actif de l'Association des Lépidoptéristes de France**

Le Suivi Temporel des Rhopalocères de France est un programme national animé par l'ALF et piloté par le MNHN qui étudie l'évolution de la composition des populations françaises de papillons de jour sur le long terme.

**Inventaire des rhopalocères** sur 2 sites, **collecte des données** des participants à l'échelle nationale, **saisie dans la base de données, traitement statistique** des données, participation à la **rédaction des bilans annuels**

### **Secrétaire général de l'association naturaliste Phyllie depuis 2007 – Rédacteur en chef de la revue *Le Bulletin d'Arthropoda***

Association d'entomologie d'Ile de France

Participation aux **sorties naturalistes** dans toute la France, **rédaction d'articles entomologiques** pour la revue de l'association, **tenue de stands de sensibilisation** du grand public pour des collectivités

### **Suivi entomologique de l'ENS du Marais du Rabuais – Arronville (Val d'Oise - 95)**

**Visites régulières du site** depuis 2007. **Rédaction d'un article** « Bilan du suivi des populations de Rhopalocères et d'Odonates au Marais du Rabuais (commune d'Arronville, 95) sur les années 2008 et 2009 – Inventaire et analyses faunistiques, description des Odonates rencontrés »,

Loisirs : Terrariophilie, photographie animalière, voyages, musique.

Compétences informatiques : Word, Excel, Powerpoint, Access, Photoshop, MapInfo (initiation)

Divers : Titulaire du permis B – véhicule personnel