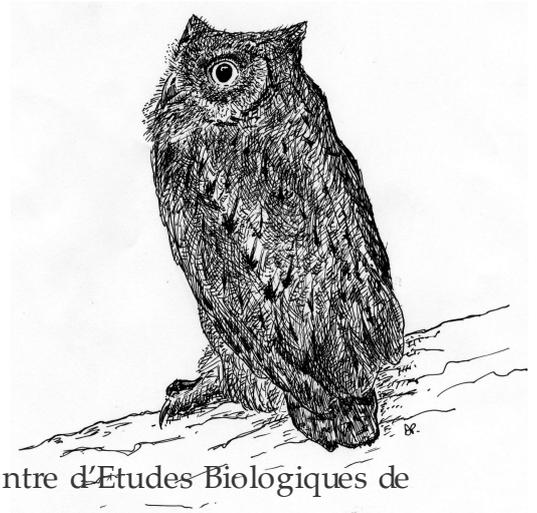


Discipline : Sciences du Vivant  
Physiologie et Biologie des organismes -populations- Interactions

Présentée par : Loïc Hardouin



# COMMUNICATION ACOUSTIQUE ET TERRITORIALITÉ CHEZ LES RAPACES NOCTURNES



Soutenue publiquement le 3 juillet 2006

## Membres du jury :

Directeur de thèse : **Vincent Bretagnolle**, CR1, HDR, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934.

Rapporteur interne :

**Jean-Louis Gendrault**, Professeur, Université Louis Pasteur de Strasbourg

Rapporteurs externes :

**Nicolas Mathevon**, Professeur, NAMC UMR 8620, Université Paris XI-Orsay & ENES EA 3988, Université Jean Monnet de Saint-Etienne

**Peter K. McGregor**, Professeur, Université de Cornwall (UK).

Examinatrice :

**Claire Doutrelant**, CR1, CEFE de Montpellier

Membre invité :

**David Reby**, Maître de conférences, Université de Sussex, Brighton (UK)





# -TABLE DES MATIÈRES-

<b>-AVANT-PROPOS.....</b>	<b>6</b>
<b>UN GRAND MERCI..... :</b>	<b>7</b>
<b>-INTRODUCTION.....</b>	<b>10</b>
<b>COMMUNIQUEONS !</b> .....	11
<b>COMMUNIQUER A DEUX</b> .....	12
<b>MENTIR OU TRICHER ? MAIS POURQUOI ETRE HONNETE ? !</b> .....	12
<i>UN COÛT OU DEUX ?</i> .....	12
<i>TOUJOURS UN COÛT ?</i> .....	12
<b>LE TERRITOIRE</b> .....	12
<i>JAUGER L'INTRUS ?</i> .....	12
<i>MAIS QUI EST L'INTRUS ?</i> .....	12
<b>UN MEDIUM QUI A DE LA VOIX...</b>	12
<b>...LA VOIE DE L'AIR</b> .....	12
<i>L'ORIGINE D'UNE SCISSION : LES OSCINES, SUBOSCINES ET NON PASSEREAUX</i> .....	12
<i>LES RAPACES NOCTURNES</i> .....	12
<b>PROBLEMATIQUE</b> .....	12
<b>- MODELES &amp; SITES D'ETUDES -</b> .....	<b>12</b>
<b>LA CHEVECHE D'ATHENA</b> .....	12
<i>LIEU DE L'ÉTUDE : LA PLAINE AGRICOLE DE NIORT</i> .....	12
<i>PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE</i> .....	12
<i>LES VOCALISES</i> .....	12
<i>UN MOT SUR LA BIOLOGIE... (DONNÉES ISSUES DE GÉNOT 2005)</i> .....	12
<i>SUIVI DE L'ESPÈCE DANS LE SECTEUR D'ÉTUDE DES DEUX-SÈVRES</i> .....	12
<b>LE HIBOU PETIT-DUC D'EUROPE</b> .....	12
<i>LE LIEU DE L'ÉTUDE : L'ÎLE D'OLÉRON</i> .....	12
<i>PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE</i> .....	12
<i>LES VOCALISES</i> .....	12
<i>UN MOT SUR LA REPRODUCTION... (DONNÉES ISSUES DU SUIVI DE LA REPRODUCTION SUR L'ÎLE D'OLÉRON DE 2002 À 2004, C. BAVOUX &amp; G. BURNELEAU)</i> .....	12
<i>LE SUIVI DE L'ESPÈCE DANS LE SECTEUR D'ÉTUDES DE L'ÎLE D'OLÉRON (FIGURE 3)</i> .....	12
<i>DEUX MODÈLES D'ÉTUDES : INTÉRÊTS ET FACILITÉS</i> .....	12
<b>- METHODES -</b> .....	<b>12</b>
<b>UN PEU DE TECHNIQUE...</b>	12
<i>REPRÉSENTER LES VOCALISATIONS</i> .....	12
<b>EXPERIMENTER...</b>	12
<i>LA REPASSE OU « PLAYBACK »</i> .....	12
<i>LA PSEUDORÉPLICATION</i> .....	12
<b>ESTIMER LE COUT DE LA TERRITORIALITE.....</b>	<b>12</b>
<b>IS THERE A DUSK CHORUS EFFECT ON A NOCTURNAL BIRD? A CASE STUDY WITH THE LITTLE OWL</b> .....	12
<i>MATERIAL &amp; METHODS</i> .....	12
<i>RESULTS</i> .....	12
<i>DISCUSSION</i> .....	12
<b>SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS DEL'ARTICLE 1</b> .....	12
<b>REDUIRE LE COUT DE LA TERRITORIALITE.....</b>	<b>12</b>
<b>INTRODUCTION DE L'ARTICLE 2</b> .....	12
<b>NEIGHBOUR-STRANGER DISCRIMINATION IN LITTLE OWL ATHENE NOCTUA</b> .....	12
<i>METHODS</i> .....	12
<i>RESULTS</i> .....	12
<i>DISCUSSION</i> .....	12

<b>SYNTHESE DES RESULTATS DE L'ARTICLE 2</b> .....	12
<b>INTRODUCTION DE L'ARTICLE 3</b> .....	12
<b>MALE SCOPS OWLS OTUS SCOPS RESPOND TO CONDITION-RELATED FREQUENCY VARIATION IN INTRUDERS' HOOTS</b> .....	12
<i>INTRODUCTION</i> .....	12
<i>RELATIONSHIPS BETWEEN ACOUSTIC PARAMETERS AND PHYSICAL ATTRIBUTES</i> .....	12
<i>PLAYBACK EXPERIMENTS</i> .....	12
<i>DISCUSSION</i> .....	12
<b>SYNTHESE DES RESULTATS DE L'ARTICLE 3</b> .....	12
<b>BENEFICE DE L'EMETTEUR</b> .....	12
<b>INTRODUCTION DE L'ARTICLE 4</b> .....	12
<b>DO HOOTS GIVE MALES A BETTER REPRODUCTIVE OUTPUT?</b> .....	12
<i>INTRODUCTION</i> .....	12
<i>METHODS</i> .....	12
<i>RESULTS</i> .....	12
<i>DISCUSSION</i> .....	12
<b>SYNTHESE DES RESULTATS DE L'ARTICLE 4</b> .....	12
<b>-DISCUSSION GENERALE &amp; PERSPECTIVES -</b> .....	12
<b>LE HULULEMENT : UNE SOURCE D'INFORMATION SUR L'IDENTITE DE L'EMETTEUR</b> .....	12
<i>UNE STRATÉGIE D'ÉCONOMIE ?</i> .....	12
<i>QUELS SONT LES MÉCANISMES IMPLIQUÉS ?</i> .....	12
<i>EFFET DES VOISINS SUR LE COMPORTEMENT VOCAL</i> .....	12
<b>LE HULULEMENT : UNE SOURCE D'INFORMATION SUR LES CAPACITES COMPETITIVES DE L'EMETTEUR</b> .....	12
<i>L'OCCUPANT GAGNE-T-IL TOUJOURS ?</i> .....	12
<i>ÊTRE TOUJOURS HONNÊTE ?</i> .....	12
<b>AVOIR UN TERRITOIRE, POURQUOI ? ÉLEVER DES JEUNES ?!</b> .....	12
<b>ÉVOLUTION DE LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE ET DES STRATEGIES TERRITORIALES CHEZ LES RAPACES NOCTURNES</b> .....	12
<i>UNE PROPOSITION SUR L'ÉVOLUTION DES SIGNAUX ACOUSTIQUES SEXUELS CHEZ LES RAPACES NOCTURNES ET LES NON PASSEREAUX : EST-CE QUE TOUT DÉPEND DU TYPE DE SÉLECTION SEXUELLE ?</i> .....	12
<i>ET L'ÉVOLUTION DES STRATÉGIES VOCALES TERRITORIALES ?</i> .....	12
<b>ANNEXE I - FIGURES, CARTES &amp; SPECTROGRAMMES</b> .....	12
<b>-ANNEXE II - RESULTATS COMPLEMENTAIRES</b> .....	12
<i>LE SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE DU HIBOU PETIT-DUC ET L'ESTIMATION DES RESSOURCES</i> .....	12
<i>EST-CE QUE LE TIMING DE L'ÉCHANGE VOCAL DANS LES CONFLITS TERRITORIAUX IMPORTE ?</i> .....	12
<i>EST-CE QUE LES MÂLES COMPTENT LEURS VOISINS ? L'ÉVIDENCE D'UNE DÉFENSE TERRITORIALE DENSITÉ-DÉPENDANTE CHEZ LA CHEVÊCHE D'ATHÉNA</i> .....	12
<b>-ANNEXE III - MES PERSPECTIVES</b> .....	12
<b>ET MAINTENANT</b> .....	12
<i>LE PROJET DE POST-DOC</i> .....	12
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	12

## **-AVANT-PROPOS-**

Avant de commencer et de rentrer dans le vif du sujet, il me semblait important d'expliquer la structure de cette thèse et de son contenu.

Alors que l'effort actuel de production scientifique sous forme d'articles est devenu, depuis ces dernières années, incontournable pour un étudiant en thèse, la question centrale était de savoir : comment présenter ce manuscrit de thèse ?

Chaque article permet en effet de répondre à une question ou un problème donné et de porter rapidement ces connaissances à la communauté scientifique. Cependant, dans le cadre d'une thèse, cette compilation d'articles s'inscrit dans une réflexion plus large.

J'ai donc fait le choix d'articuler quatre articles rédigés en anglais (1 en publication, 1 en révision, 1 sur le point d'être soumis et 1 sous forme de manuscrit) autour d'une introduction et d'une discussion générale et de les enchaîner par des introductions et des transitions propres.

Trois annexes sont disposées à la fin de la discussion générale. L'Annexe I contient certaines figures qui se rapportent au corps de cette thèse. J'ai ensuite souhaité, dans les deux « Annexes » suivantes, vous faire part à la fois des données et des résultats complémentaires de ce travail de recherche et d'autre part de mon projet de post-doc ; ceci afin de vous fournir des éléments complémentaires.

Enfin, ce manuscrit est accompagné d'un CD audio. Les moments propices pour l'écoute de ses pistes sont inscrits dans le texte.

En attendant de recevoir vos critiques et de vous retrouver le 3 juillet,

Je vous souhaite une bonne lecture.

## UN GRAND MERCI..... :

À l'école doctorale des sciences du vivant de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg pour m'avoir attribuer cette bourse ministérielle.

À **Patrick Duncan** pour son accueil dans le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé durant ces cinq belles dernières années.

À **Vincent Bretagnolle** qui, après avoir accepté de me diriger pour un mémoire bibliographie, m'a fait confiance durant ces années et m'a transmis son intérêt pour l'étude de la communication acoustique.

À **David Reby**, sans toi le tournant qu'a pris ma thèse, depuis ces trois mois que j'ai passé l'année dernière à l'université de Sussex, n'aurait pas eu lieu. Merci à **Karen McComb** et à toi pour m'avoir accepté dans votre équipe et de m'y avoir fait une place aussi vite. Et puis pour toutes les autres raisons qui font qu'il y aura (du moins, je l'espère) une suite...

À **Christian Bavoux** d'avoir accepté de collaborer avec moi et de m'avoir accepté sur le terrain. De m'avoir fait confiance durant ces deux ans et pour le plaisir que j'ai pu ressentir à suivre ces Hiboux petit-duc avec toi. Et puis de m'avoir aussi permis d'envahir (parfois) ton bureau et d'utiliser l'infrastructure du Marais aux Oiseaux.

À tous les membres du Jury : **Jean-Louis Gendrault**, **Peter McGregor**, **Nicolas Mathevon** & **Claire Doutrelant** d'avoir accepté de lire, de critiquer ce travail et de vous déplacer tous d'aussi loin pour venir au laboratoire de Chizé.

To **Peter**, I thank you so much for your help during these three years, for having accepted to read my papers and for having given me so many advices.

Les données récoltées sur le terrain sont rarement le fruit d'une seule et même personne : je tiens donc à remercier

Énormément **Pierre Tabel** pour t'être investi durant ton stage avec une telle ferveur, d'y avoir mis tant de sérieux et pour ton rôle essentiel dans cette thèse.

Plus personnellement, **Véronique Gosson** d'avoir sacrifié ses vacances pour venir faire le suivi télémétrique des petit-duc avec moi et de son aide précieuse...

Au groupe « Chevêche 78 » du Centre Ornithologique Région Ile-de-France et en particulier **Dominique Robert**, **Laurent Jouanneau** et **Patrice Urbina-Tobias** pour s'être levé et couché à des heures indues et d'avoir effectués cette manip pour moi.

Tous les étudiants qui sont passés aux Marais aux Oiseaux pour avoir mis la main à la pâte et en particulier **Julie Moyen** pour avoir corrigé un à un les polygones de la carte habitat à coups de pédales.

A **Catherine LeMarchand** et **Loïc Mimaud** pour avoir donné quelques unes de leurs nuits pour nous aider et pour nos discussions enrichissantes.

A **Pierre Legagneux** et **Alexandre Millon** d'avoir accepté (ou supporté !) les « bzz » et les « meu » pour une nuit et pour votre aide pour quelques soirées de tracking.

Sans vous tous, les données n'auraient jamais été ce qu'elles sont.

A l'inverse, les fautes d'orthographe dans un manuscrit de thèse sont toujours le fruit d'une seule et même personne : merci à mes re-lectrices et re-lecteurs : **Elizabeth Reby**, **Véronique Gosson**, **Diane Desmonts**, **Pierre Legagneux** et **Gwénaél Beauplet** pour avoir pris le temps de corriger, de re-phraser et de suggérer....

Avant la récolte des données, même pendant et même après, il y a toute l'aide technique et administrative qui nous est délivré au CEBC... Merci en particulier à **André Mariani**, pour le côté acoustique et capteurs infrarouges, à **Martine Lacalle**, pour le côté SERL et administratif, à **Christophe Cailleau** et **Patrice Denis**, pour le côté construction de nichoirs, à **Christophe Coiffet** et **Micheline Delouzière**, pour le côté excellente restauration et enfin Evelyse, Jacqueline, Colette, Stéphanie, Simone, Aimé, Gérard, Jean-Jacques, Dominique, Noël et Nadine pour tous les autres côtés.

A l'aventure **SERL**...

A mes ami(e)s proches. Pour avoir été présents, chacun à certains moments, pour être là tout simplement et pour votre aide tout au long. Je n'aime pas trop les listes mais vous savez tous à quel point vous comptez... : **Marion V.**, **François B.**, **David P.**, **Simon C.**, **Diane D.**, **Pierre-Yves P.**, **Fred A.**, **Auréli M.**, **Cyril E.**, **Julie A.**, **Marine D.**, **Amélie L.**, **Maud P.**, **Laurent D.**.

**Alex**, pour ces cinq années de partage (et de bureau).

**Piero**, quand t'es là c'est bien ! Et quand t'es pas là ? Comment on fait ? Qu'est ce qui fait ? On n'sait pas où t'es. Mais sans les faits on est fait. Ce qui me plaît, c'est qu'j't'ai... même, ça tu le sais.

A mes parents pour avoir toujours su respecter mes choix.

A ma famille : ma grand-mère, ma sœur et mes grands-parents pour leur soutien.

A mes ami(e)s Jean-Luc, Gwen & Stef pour les moments... de vie, de colocation, de musique, de Bloodbowl.. partagés et futurs.

A ces dix années de bonheur, déjà passées auprès de toi, Véro...

« Par des citations on affiche son érudition, on sacrifie son originalité »

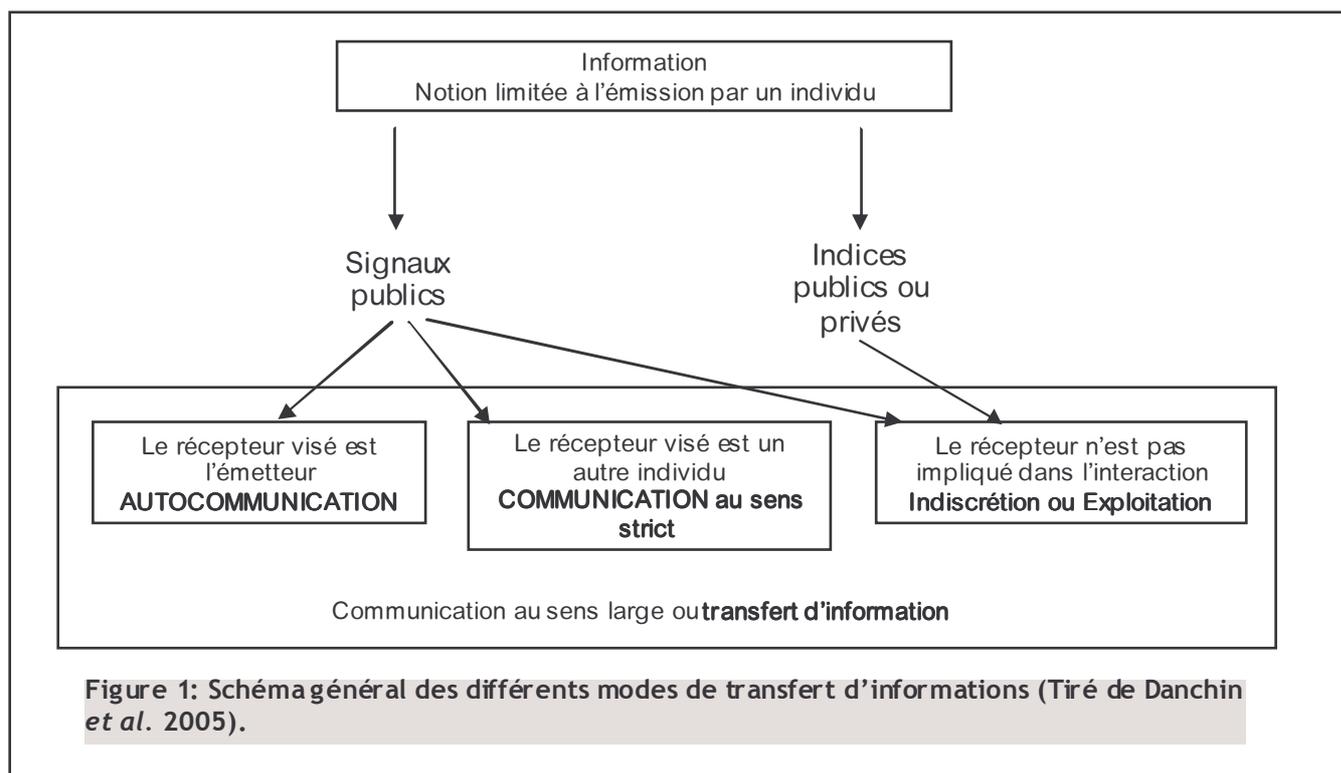
Arthur Schopenhauer (1788-1860)

# -INTRODUCTION-



## COMMUNIQUONS !

Dans le règne animal, l'ensemble des interactions entre congénères, voire même entre espèces, est soumis à un phénomène de communication (Hauser 1996). La « communication » en tant que telle est un terme qui a nettement évolué et qui, en fonction de l'angle d'étude par lequel elle est abordée, prend différentes définitions. Le linguiste va considérer la communication comme un processus qui consiste dans une situation spécifique donnée, à représenter une information (le message) dans le système des unités (signaux, signes, symboles) d'un code et à faire passer cette information d'un point d'origine (la source) à un point de destination (la cible). Ce processus peut se faire au moyen d'une langue (communication verbale) ou par un autre moyen (communication non verbale) utilisant un canal autre que la voix : l'écriture, le geste (langue des signes ou signes paralinguistiques), un signal (rayons lumineux), des impressions tactiles (alphabet braille), la pragmatique (Arrivé *et al.* 1986). L'éthologiste va ainsi considérer la communication comme un transfert d'information via un signal envoyé entre un émetteur et un receveur (Hailman 1977). La définition qui sera acceptée dans le cadre de cette thèse est celle des écologistes du comportement (ou « Behavioural ecologists ») qui définissent la communication comme le processus par lequel un **émetteur** utilise un **signal spécialisé** ou un comportement afin de modifier le comportement du **receveur** (Krebs & Davies 1983). L'utilisation du terme « signal spécialisé » est ici particulièrement importante car elle insiste sur l'amélioration des caractéristiques du signal dans un but : **la transmission d'information**. Ainsi le signal peut être défini d'un point de vue évolutionniste comme un sous-ensemble d'informations disponibles transmises d'un animal à un autre, qui a évolué via la **sélection naturelle** et/ou **sexuelle** afin de provoquer un effet sur le comportement du receveur et qui a un avantage adaptatif pour le locuteur (Krebs & Davies 1984, Guilford & Dawkins 1991, McGregor & Peake 2000). Depuis l'adhésion à cette définition, certains aspects et termes de la communication ont évolué, notamment durant ces dernières années (voir figure 1).



Tout d'abord, la notion d'information s'est élargie à des notions d'informations intentionnelles ou par inadvertance donnant ainsi au transfert d'informations trois sous-catégories : **l'autocommunication (comme c'est le cas de l'écholocalisation et de l'électrolocalisation), la communication au sens stricte et l'indiscrétion/exploitation.** De même, le signal en tant que tel est divisé en deux groupes : les **indices** et les **signaux** (Maynard-Smith & Harper 2003, figure 1). Ainsi, une souris qui s'alimente produit par inadvertance des sons qui pourront être utilisés par une chouette pour l'attaquer : l'émission sonore **non intentionnelle** de la souris est alors un **indice**, traduisant sa présence et pouvant être **exploitée** par un prédateur.

L'utilisation de tel ou tel signal est bien entendu soumise à des **contraintes** à la fois **énergétiques** et **environnementales**, limitant de ce fait l'évolution de certains modes de communication. Ainsi par exemple, la coloration du plumage des oiseaux ou des écailles de poissons va dépendre de certains pigments ingérés. Cette coloration traduira donc une bonne qualité d'approvisionnement (e.g. chez les oiseaux : Keyser & Hell 2000 ; Perrier *et al.* 2002 ; chez les poissons : Kodric-Brown & Nicoletto 1997). De la même manière, et de façon à produire un son puissant, les mâles doivent

développer la taille de leur appareil vocal (Fitch & Hauser 2002). L'environnement va également contraindre la transmission des signaux et restreindre les possibilités d'évolution de certains modes de communication. Les contraintes environnementales pouvant à la fois s'appliquer sur l'émetteur, i.e. les modes d'émission, comme sur le récepteur, i.e. les modes de réception du signal (Bradbury & Verhencamp 1995 ; e.g. chez les oiseaux voir Dooling 1982 ; Brackenbury 1982).

Enfin, alors que par exemple les mâles de grenouilles *Tungara Physalaemus pustulosus* produisent leurs cris « chuck » afin d'attirer les femelles (e.g. Ryan *et al.* 1990), les chauves-souris néotropicales *Trachops cirrhosus* vont faire preuve d'**indiscrétion** et vont utiliser le « chuck » pour localiser et prédater les mâles (Ryan *et al.* 1982 ; 1990). Cet exemple illustre bien l'imbrication forte de la **sélection naturelle** et **sexuelle** sur l'évolution des signaux. Ainsi le cri émis vise à attirer les femelles et sera bénéfique au mâle en terme de reproduction (soumis à la sélection sexuelle, ici intersexuelle). Ce même signal va aussi être sujet à la prédation (sélection naturelle). Malgré cette imbrication parfois forte, voire indissociable, dans l'évolution ou la co-évolution des signaux (Møller *et al.* 2006), on parlera de « **sélection naturelle des signaux** » pour des signaux procurant un avantage à l'émetteur en terme de survie et on parlera de « **sélection sexuelle des signaux** » pour des signaux procurant un avantage en terme de succès reproducteur.

## **COMMUNIQUER À DEUX**

La **communication au sens strict** impose l'utilisation de signaux puissants, faciles à détecter, qui vont permettre à un individu de se signaler efficacement ; on compte ainsi des signaux visuels, acoustiques, électriques ou encore chimiques. Cette diversité se retrouve dans l'ensemble du règne animal, comme l'utilisation de couleurs vives chez les lézards et les oiseaux, de chants ou de vocalisations puissantes chez certains mammifères et chez les oiseaux, de signaux chimiques chez les insectes et mammifères, ou enfin de signaux électriques chez les poissons.

Lorsqu'on parle de communication stricte, il y a deux conditions importantes à prendre en compte : tout d'abord, **l'intentionnalité de l'émetteur**, qui signifie non pas que celui-ci soit conscient de la décision mais qu'il va bénéficier de l'émission du signal en terme **d'aptitude phénotypique** (« fitness » en anglais ; qui est la capacité d'un individu -ou la capacité moyenne d'un phénotype- à produire des descendants matures, relativement à ses congénères de la même population au même moment) (e.g. Bradbury & Vehrencamp 1995). Il faut ensuite considérer le **bénéfice pour le récepteur**. En effet, la communication doit être **honnête** pour que le récepteur puisse bénéficier de l'information envoyée par l'émetteur afin de prendre la décision la plus favorable. Ces conditions soulèvent deux grandes questions : si émetteur et receveur veulent chacun tirer bénéfice de l'interaction, il est fort probable que l'intérêt de chacun va être différent. Ceci place la communication dans un contexte de **conflit d'intérêt** (e.g. Krebs & Dawkins 1984). Si les intérêts sont divergents dans une interaction, l'émetteur va être tenté de mentir sur le message transmis. La **tromperie ou tricherie** sont en effet inhérentes à toutes formes de communication. Cependant, on imagine facilement que si l'ensemble des émetteurs se mettaient à tricher, l'information ne serait plus utilisée par les receveurs et dans ce cas l'utilisation du signal en cause serait moins sélectionné dans la population (car plus du tout honnête), inutilement coûteux à produire pour l'émetteur et enfin induirait une diminution de son aptitude phénotypique. Ainsi, au fil du temps, les receveurs vont plutôt sélectionner des signaux honnêtes (e.g. Zahavi & Zahavi 1987 ; Maynard-Smith & Harper 2003).

## **MENTIR OU TRICHER ? MAIS POURQUOI ÊTRE HONNÊTE ? !**

Mais qu'est ce qui va conditionner cette honnêteté ? C'est Zahavi en 1975, qui suggéra l'idée que pour assurer l'honnêteté dans la communication, tout signal devrait être coûteux à produire car le coût associé à sa production empêcherait alors toute tromperie. Dans ce cas les individus en mauvaise condition ne peuvent pas

assumer le coût imposé par un tel signal, et l'émission du signal ne peut pas se faire au-delà de leurs capacités réelles. Le coût de production du signal impose donc que l'information véhiculée soit honnête (Zahavi 1977a ; 1977b ; Zahavi & Zahavi 1987). Le **principe du handicap** est depuis assez largement accepté et a trouvé l'appui de modèles mathématiques de la théorie des jeux qui ont validé le bien-fondé évolutif de ce concept (e.g. Grafen 1990).

### UN COÛT OU DEUX ?

La notion de **coût** est donc particulièrement importante. Usuellement un signal répondant au principe du handicap doit induire deux types de coût : le **coût d'efficacité** (« efficacy cost ») et le **coût stratégique** (« strategic cost » : Guilford & Dawkins 1991). Le premier est le coût nécessaire à l'envoi du signal et au caractère correct de sa perception, le second est le coût nécessaire pour assurer l'honnêteté et limiter la tricherie. Ainsi, ce dernier peut intervenir de différentes façons : il peut en effet y avoir des coûts associés à la production du signal, en terme de temps et d'énergie qui pourraient être alloués à d'autres activités. Par exemple, lors du chorus de l'aube (« Dawn chorus »), les oiseaux vont devoir faire un compromis : chanter ou manger ; en effet à l'aube, les réserves énergétiques des passereaux sont au plus bas, les individus en meilleure condition peuvent se permettre de chanter alors que les individus en plus mauvaise condition vont préférer aller se nourrir (e.g. Thomas 2000). Alors que potentiellement, tous les mâles sont en mesure d'assumer le coût d'efficacité, le risque de manque d'énergie disponible assure de ce fait l'honnêteté d'un tel signal (Staicer *et al.* 1996). De la même façon, lorsqu'on produit un signal, celui-ci peut avoir alternativement des répercussions coûteuses, par exemple dans le cas de conflits agonistiques ou territoriaux, émettre un signal proche de son opposant sera plus coûteux que si on le produit à une plus grande distance, à cause des risques immédiats de combat (e.g. Maynard-Smith 1982 ; Enquist & Leimar 1983). Enfin, certains signaux peuvent être sujets à ces deux derniers types de coût (Guilford & Dawkins 1991).

### TOUJOURS UN COÛT ?

Cependant, un signal pour être honnête, ne sera pas nécessairement coûteux en terme de production pour être valable (Hurd & Enquist 1998 ; Marnard-Smith & Harper 2003). C'est que l'on appellera **un indicateur** (« index » en anglais) car il ne peut pas, par essence, être « truqué ». L'honnêteté de ce type de signal provient des contraintes physiques qui peuvent s'exercer sur sa production. Par exemple chez le cerf, bien que la fréquence fondamentale du brame demeure un piètre indicateur de la taille du mâle, la dispersion des formants (i.e. les résonances provoquées par le passage dans le tractus vocal du son de sa source à sa sortie par la bouche : Fant 1960) est un excellent indicateur de la taille de l'individu. En effet, plus les mâles sont gros plus le tractus vocal va être grand et donc plus l'espace entre les formants sera réduit (Reby & McComb 2003). Cet espacement des formants est utilisé comme **indicateur** et perçu par les autres mâles lors de conflits agonistiques (Reby *et al.* 2005) et également perçus par les femelles (Charlton *et al.* En préparation). Dans ce cas et de manière générale, les indicateurs reflètent l'aptitude au combat des individus, ils peuvent également indiquer le besoin suscité par une ressource contestée (par exemple : un territoire).

De ce fait, qu'ils constituent des **handicaps** ou des **indicateurs**, les signaux vont intervenir dans des situations/contextes de communication très variés remplissant diverses fonctions telles que la résolution de conflit, la défense du territoire, les interactions sexuelles et les interactions parents-progénitures.

### LE TERRITOIRE

Alors que par exemple l'établissement d'un territoire implique initialement une **résolution de conflit** avec utilisation de signaux et de comportements à courte distance, la maintenance et la défense du territoire soulèvent d'autres questions et impliquent l'utilisation de signaux à longue distance (Morton 1986). Alors que dans le cas des conflits agonistiques (hors territoire), les signaux à courte distance utilisés vont impliquer un composant tactique pour l'émetteur, il est moins probable dans le

cas des signaux territoriaux, i.e. des signaux à longues distances, qu'ils impliquent un composant tactique chez l'émetteur. Il y a donc une plus forte probabilité que les signaux territoriaux soient le déterminant majeur de la décision des receveurs. La sélection sur les receveurs est donc très forte dans le signalement territorial, et les stratégies et les réponses du receveur vont exercer un rôle majeur dans l'évolution des caractéristiques du signal à longue distance. Les signaux territoriaux indiquent en effet la présence mais aussi la position du propriétaire sur son territoire, démarquant ainsi ses limites, et incluent souvent des informations sur l'identité et/ou la qualité du propriétaire. Le propriétaire d'un territoire contrôle en plus une ressource estimée que d'autres peuvent vouloir exploiter ou prendre. Il est important de définir ce qu'on entend par la valeur d'un territoire qui est usuellement mesuré en terme de succès reproducteur futur attendu. Dans le contexte des conflits territoriaux, la valeur d'un territoire correspond au nombre de jeunes attendus si un combat donné est gagné moins le nombre de jeunes attendus si le combat est perdu (Grafen 1987). Cette valeur varie donc entre les deux opposants en fonction de leur rôle dans le conflit (propriétaire ou non) et également en fonction du type de territoire défendu (pour le nid, pour les ressources ou pour les deux, Davies & Houston 1984).

Un **territoire** est usuellement défini comme une aire fixe dont les intrus sont exclus par une série d'avertissements, de menaces et d'attaques (Kaufmann 1983). La territorialité implique, d'un point de vue économiste, des compromis en terme de coût et de bénéfices (Davies & Houston 1984). De manière générale, les bénéfices de la territorialité représentent un accès exclusif aux ressources sur le territoire tels que la nourriture, les partenaires sexuels et/ou le site de nidification (Maher & Lott 1995). Cependant, la nécessité pour le propriétaire du territoire de le défendre implique une perte de temps, des coûts énergétiques induits par la production de signaux, de patrouille et d'exclusion des rivaux ainsi que des coûts en terme de survie à la fois dus à l'exposition aux prédateurs mais également générés par les blessures

potentiellement infligées lorsqu'un combat s'engage entre le propriétaire du territoire et l'intrus.

**Dans ce contexte territorial, les individus vont avoir tendance, dans la mesure du possible, à maximiser les bénéfices et réduire les coûts. Le propriétaire d'un territoire a donc besoin de déterminer si l'individu qu'il vient de détecter est en train d'envahir son territoire ou s'il est en train de déclarer son propre territoire. Il doit aussi décider s'il doit s'en approcher ou non et chasser l'individu si nécessaire. L'estimation des rivaux via la communication est donc cruciale.**

### JAUGER L'INTRUS ?

Les caractéristiques du signal et les stratégies d'estimation que les individus territoriaux utilisent pour jauger les différents opposants, comment l'information recueillie affecte la défense du territoire ainsi que les combats et les stratégies de signalement sont les aspects qui vont être particulièrement développés par la suite.

Mais une question évidente apparaît : comment un signal peut être fiable quand les opposants aspirent à des issues différentes ? En résumé, comment un conflit territorial va être résolu et quels mécanismes vont intervenir ?

Les mécanismes suivants peuvent ainsi être impliqués dans la résolution d'un conflit territorial :

- 1) Le signal utilisé pour la résolution du conflit est un handicap, il est donc coûteux et risqué à produire. Le risque et le coût étant nettement plus importants pour les individus en mauvaise condition.
- 2) Le signal est un indicateur, soit de la **capacité compétitive** (« fighting ability »), soit du besoin suscité par une ressource contestée. Ce signal est honnête car mentir est impossible.
- 3) Alors que les opposants aspirent à des issues différentes lors d'un combat, ils peuvent avoir cependant dans la plupart des scénarii un intérêt commun, comme par exemple d'éviter une escalade en puissance. Le signal utilisé va alors plutôt donner une indication de la motivation, de l'agressivité, comme

c'est le cas par exemple des bavettes chez les moineaux domestiques *Passer domesticus* (Veiga 1995).

Les modèles de la théorie des jeux (Bradbury & Vehrencamp 1995) prédisent dans le cas de conflits agonistiques que les individus devront tenter d'estimer les **asymétries** dans le « *Resource-Holding Potential* » (RHP : Parker 1974 ; Hurd 2006) avant de s'engager dans une escalade de combats qui serait potentiellement très coûteuse (le RHP étant une mesure de la taille corporelle, des armes etc. qui permettraient à un individu d'escalader un conflit). A la fois la durée comme l'intensité de ces interactions agonistiques sont attendues comme étant variables en fonction du **degré d'asymétrie** entre opposants (Enquist & Leimar 1983; Maynard Smith 1982; Maynard Smith & Harper 1995).

Les combats sont censés durer plus longtemps et inclure plus d'éléments comportementaux dangereux quand les opposants possèdent des **capacités compétitives** similaires et quand le degré d'asymétrie est plus difficile à apprécier.

Lorsque le degré d'asymétrie est plus important et quand il est plus facile à apprécier, des interactions plus courtes et moins intenses sont prédites, les individus les plus faibles estimant leur faible probabilité de gagner le combat pouvant alors quitter l'interaction plus précocement.

Une importante source d'asymétries dans le RHP est directement issue des différences de taille corporelle et/ou d'armes (Archer 1988 ; Andersson 1994). Une taille importante procure en effet un avantage dans les combats physiques, et les animaux font souvent appel à des variations de taille ou de condition dépendance durant le conflit afin d'estimer la capacité compétitive de leurs opposants durant les interactions agonistiques (e.g. chez le cerf élaphe *Cervus elaphus* : Clutton-Brock & Albon 1979 ; chez le crapaud commun *Bufo bufo* Davies & Halliday 1978). Un exemple de signal contraint par la taille corporelle, et qui est un signal relié à l'estimation de la taille, est la fréquence fondamentale des signaux acoustiques (Morton 1977 ; Dawkins & Krebs 1978 ; Wiley 1983 ; Krebs & Dawkins 1984). Chez les

amphibiens par exemple, la fréquence fondamentale dépendra de la forme et de la masse du larynx, eux-mêmes liés à la taille de l'individu. La fréquence fondamentale est donc négativement corrélée avec la taille corporelle des amphibiens, et cette propriété est le meilleur **indicateur** (voir partie « toujours un coût ? ») de la taille (Bee 2002 ; Bee & Gerhardt 2001 ; Bee *et al.* 1999 ; Robertson 1986a ; 1986b ; Wagner 1989a ; 1989b).

Ainsi donc, le propriétaire d'un territoire qui peut produire un signal reflétant sa condition phénotypique actuelle ou d'autres qualités (Zahavi 1975 ; Grafen 1990), et qui est bien entendu reconnu par les receveurs, va donc moins souffrir des intrusions et les conflits pourront ainsi être résolus sans qu'il soit nécessaire de se battre (Maynard-Smith & Harper 2003). Ainsi, le temps et l'énergie qui sont usuellement alloués à ces activités peuvent être épargnés pour d'autres activités ayant potentiellement un impact direct sur la reproduction à venir et par conséquent sur l'aptitude phénotypique du mâle (Ten Cate *et al.* 2002).

Posséder un territoire peut en ce sens affecter l'issue d'un conflit. En effet alors que l'intrus n'a aucune expérience du territoire qu'il tente de s'approprier, le propriétaire d'un territoire à l'inverse connaît bien son environnement et en particulier la position des ressources ; il place donc la valeur de son territoire en avant. De plus, dans le cas où un résident se retrouverait évincé de son territoire, il passerait de ce fait un temps assez important à se réapproprier un territoire. Généralement, les résidents sont donc sensés gagner davantage de conflits territoriaux (Maynard-Smith 1976 ; Maynard-Smith & Harper 2003) selon les modèles qui furent développés sur ce type de conflits particuliers. Cependant, alors que de nombreux résultats chez certains taxons vérifient cette prédiction (chez les amphibiens : e.g. Howard 1978 ; Wells 1978) ; d'autres indiquent une tendance inverse. Même en possession d'un territoire un propriétaire qui rencontre un mâle plus fort/gros/ peut soit partager ses ressources soit être évincé de son territoire (Robertson 1986a). Bien entendu le type de territoire

défendu (i.e. pour les ressources, le site de nidification ou les deux) joue un rôle particulièrement important.

Il apparaît donc que différents processus peuvent intervenir dans ce contexte particulier de la territorialité : 1/ la possession ou non d'un territoire ; 2/ les indicateurs de la capacité compétitive des mâles et enfin 3/ la motivation dont font preuve les opposants.

Ces trois paramètres sont particulièrement importants à balancer dans l'interprétation de résultats expérimentaux (Grafen 1987 ; Switzer 2001 ; Hurd 2006 ; e.g. Lindström 1992 ; Temeles *et al.* 2004).

Ainsi le propriétaire d'un territoire a beaucoup à perdre en terme d'aptitude phénotypique si celui-ci perd un conflit face à un « floater » (i.e. un mâle qui n'est pas encore en possession d'un territoire), alors que ce dernier a en l'occurrence beaucoup à gagner s'il remporte le conflit. Cependant, au cours de la saison, la valeur d'un territoire va augmenter pour son propriétaire, alors que les opportunités qu'aura un « floater » de se reproduire vont diminuer. Le poids de chacun de ces paramètres peut donc varier en fonction des individus et en fonction de la période de la saison de reproduction. En conclusion, toutes ces considérations d'économies vont jouer un rôle très important et vont déterminer principalement le comportement d'un opposant : doit-il se battre, continuer ou arrêter de se signaler ou encore fuir ?

### MAIS QUI EST L'INTRUS ?

Jusqu'à maintenant, nous n'avons pas différencié les individus voisins des autres. En effet pour un individu possédant un territoire, l'identité de son opposant va être particulièrement importante. Ainsi, être en mesure de distinguer un « **floater** » d'un **voisin** peut être crucial (e.g. Shutler 1991). Les conflits entre voisins sont fréquents, en raison de leur proximité spatiale. Chacun d'eux évalue son territoire de la même façon et chacun d'eux sait qu'une escalade de combat pourra lui être coûteuse. Les conflits entre possesseurs d'un territoire et un « floater » ne sont pas amenés à être répétés (comme c'est le cas avec un voisin) ; il y a donc une plus grande asymétrie

dans la valeur du territoire. De plus, les opposants n'ont pas accumulé de connaissances sur leurs capacités respectives aux combats.

Il existe désormais de nombreuses évidences de la capacité des animaux à discriminer leurs voisins d'autres individus (Stoddard 1996) et de la valeur adaptative de cette fonction (e.g. McGregor & Falls 1984; McGregor 1993; McGregor & Dabelsteen 1996). Elle a été démontrée pour une grande variété d'oiseaux territoriaux, de mammifères, de reptiles, d'amphibiens, de poissons et d'insectes (revue par Temeles 1994). Ainsi, cette capacité à discriminer le signal de son voisin d'un autre permet de minimiser les réponses envers son voisin et ainsi réduire les coûts associés à la défense du territoire, ce malgré quelques exceptions (Busard nordique *Circus hudsonius* : Temeles 1990). Cette agressivité réduite envers son voisin fait référence à la théorie « du cher ennemi » « dear enemy phenomenon » (Fisher 1954) et a trouvé comme support le modèle de la théorie des jeux (Ydenberg *et al.* 1988 ; Getty 1989 ; Temeles 1994)

Mais quelles vont être les conditions de cette **discrimination voisin-étranger (i.e. voisin versus non-voisin)** ? La plupart des espèces territoriales étudiées jusqu'à maintenant ont révélé des capacités de discriminations individuelles, qui requièrent que le signal, à l'intérieur duquel les variations individuelles sont codées, soit suffisamment complexe (e.g. Emlen 1972 ; Horn & Falls 1996), mais implique également la nécessité de capacités cognitives suffisantes pour que les individus puissent ensuite mémoriser ces caractéristiques individuelles (Bradbury & Verhencamp 1995). En effet, le besoin de reconnaître un voisin et de le distinguer rapidement des « floaters » est un facteur clef qui place le receveur dans une position exerçant une forte pression de sélection sur les signaux territoriaux. A la fois, l'émetteur et le receveur profitent des caractéristiques individuelles du signal transmis. Enfin, au-delà de la nécessité de discriminer le signal d'un voisin de celui d'un « floater », l'habileté de déterminer si le voisin est en train de se signaler à l'intérieur ou à l'extérieur de son territoire autorise deux bénéfices supplémentaires :

1/ la réduction de l'énergie dépensée dans l'approche et dans la recherche de l'exacte position de l'émetteur et 2/ la minimisation du risque de blessures due à une escalade avec un voisin qui occupait et signalait à ce moment son propre territoire.

**On voit donc bien ici, que la structure d'un signal et les informations qu'impliquent son émission est un important prédicat de la territorialité et de ses occupants.**

## UN MEDIUM QUI A DE LA VOIX...

Le **signal acoustique** est un médium, en ce sens, largement utilisé dans le monde animal. Il se retrouve principalement chez les amphibiens, insectes, mammifères et oiseaux. Le signal acoustique possède de nombreux avantages en comparaison aux autres signaux (voir table 1). Le son, de par ses propriétés physiques, est utilisable de jour comme de nuit. Il contourne les obstacles potentiels et permet de communiquer à longues distances, avec un taux de changement rapide. Toutefois, la localisation de l'origine est cependant moyenne et le signalement acoustique est assez coûteux (Catchpole & Slater 1995).

**Table 1: Comparaison des différents signaux. Tiré de Catchpole & Slater 1995 et modifié**

	Acoustique	Visuel	Chimique	Tactile
Utilisation nocturne	bonne	pauvre	bonne	Bonne
Contourner les obstacles	bonne	pauvre	bonne	Pauvre
Echelle de distance	longue	moyenne	longue	Courte
Taux de changement	rapide	rapide	lent	Rapide
capacité à localiser	moyenne	bonne	pauvre	Bonne
Coût énergétique	Moyen	faible	faible	Faible

A chaque groupe animal correspond un appareil de production vocal particulier, depuis le larynx chez les mammifères jusqu'au syrinx des oiseaux. Chacun de ces appareils vocaux ont évolués en relation avec les contraintes environnementales et énergétiques (e.g. Suthers 2004 ; Gridi-Papp *et al.* 2006).

Le son constitue également un support d'études qui est facilement perçu, enregistré, modifié et analysé par l'homme.

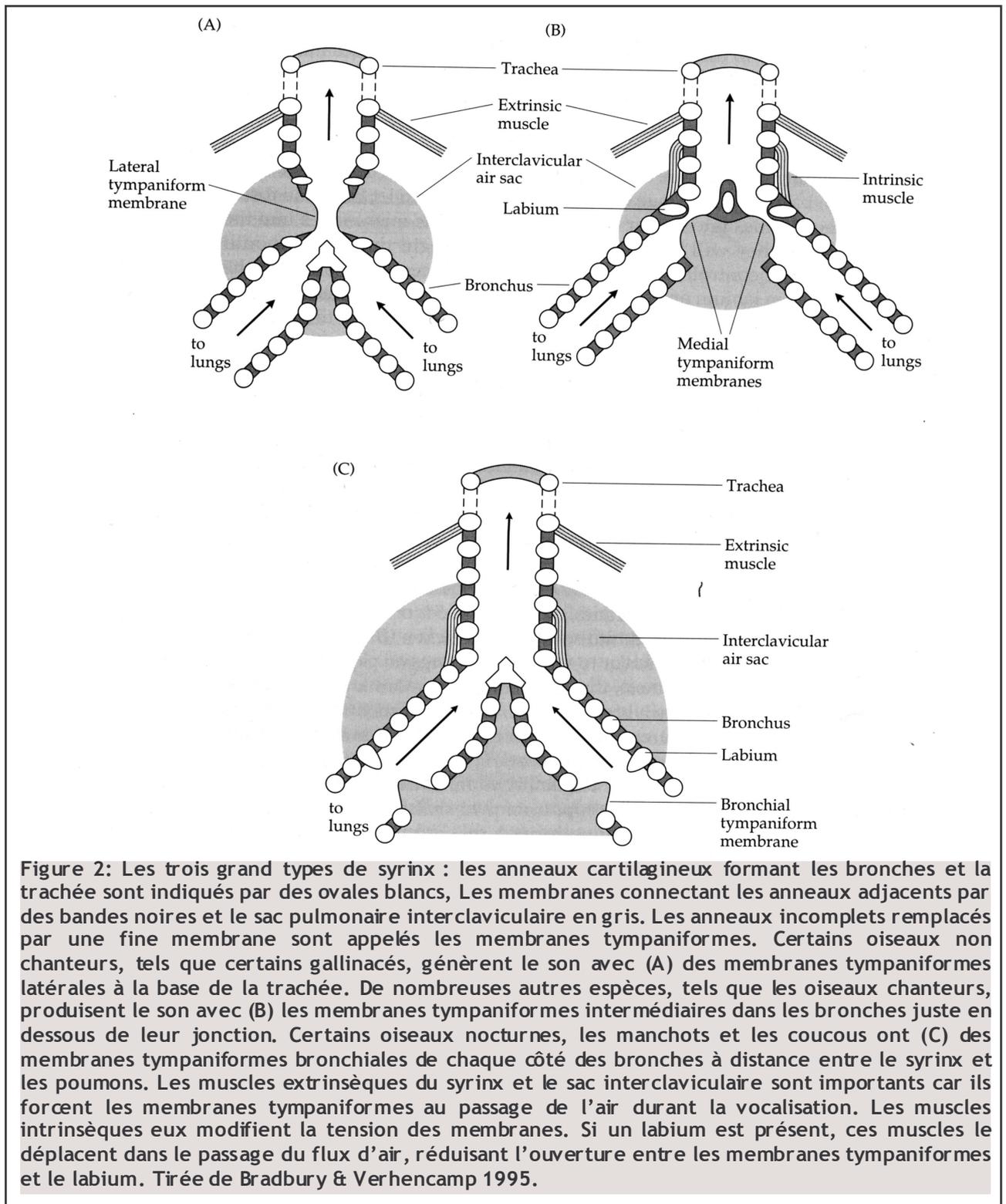
## ...LA VOIE DE L'AIR

Certainement du fait de leur grande diversité et la multitude des stratégies nécessaires à développer, de nombreuses études furent effectuées sur la communication acoustique et notamment chez les oiseaux (Catchpole & Slater 1995), qui ont développé une communication acoustique importante par le biais de signaux spécialisés : les **vocalisations**.

### L'ORIGINE D'UNE SCISSION : LES OSCINES, SUBOSCINES ET NON PASSEREAUX.

#### LE SYRINX

En général, un système de production de sons comprend 3 éléments : un système générant un flux d'air, un mécanisme vibratoire et une cavité de résonance. Les oiseaux emploient ce système et comme tous les autres vertébrés, utilisent leur appareil respiratoire pour mettre leur système de production sonore en marche. Pour ce faire, les oiseaux possèdent une structure anatomique unique leur permettant de générer du son appelé **le syrinx**. Il existe comme avec le larynx des mammifères et des amphibiens, de considérables variations interspécifiques dans la structure du syrinx (Hauser 1996). De ces variations est née une distinction essentielle : celle entre les **oiseaux chanteurs** (i.e. oscines -ou les passereaux chanteurs-) des **oiseaux dits non chanteurs** (i.e. les suboscines -ou les passereaux « non chanteurs »- et les non passereaux). Cette scission est principalement due aux différences de structure syringée (figure 2). Le syrinx est en effet formé de fines membranes vibratiles situées sur les parois de la trachée ou des bronches (**membranes tympaniformes**), proches de la jonction broncho-trachéale. Le passage de l'air lors de l'expiration provoque la vibration de ces membranes. Chez de nombreuses espèces d'oiseaux, la paroi opposée aux membranes syringées abrite une protubérance appelée le **labium** qui permet de contrôler l'ouverture du tube ainsi que l'attaque, et l'amplitude des sons. De la même façon, le changement de tensions des membranes vibratiles affecte à la fois l'amplitude et la fréquence des vibrations.



Les différences de structures syrinxées entre les oscines, les suboscines et les non passereaux sont principalement liées à la position des membranes tympaniformes. Ainsi les oscines produisent les sons avec les membranes tympaniformes médianes, situées juste en dessous de la jonction des bronches (Brackenbury 1982 ; Zollinger &

Suthers 2004 ; Suthers 2001). Alors qu'en général la source sonore des suboscines et non passereaux provient de membranes tympaniformes latérales (situées cette fois à la base de la trachée comme chez le poulet) ou de membranes tympaniformes bronchiales (situées de chaque côté des bronches). Ce dernier type de syrinx existe chez de nombreux oiseaux nocturnes (famille des strigidae etc...), les manchots et certains coucous (Suthers & Hector 1985). Les différences entre systèmes de phonation ne sont bien entendues pas le sujet de cette thèse. Cependant, elles sont à l'origine des différences qui existent entre ces différents groupes d'oiseaux. Les oscines en particulier ont, pour la plupart, un syrinx avec des muscles extrinsèques et intrinsèques extrêmement développés qui leur permettent un contrôle très important du flux d'air via le labium (Brackenbury 1982). Les suboscines et les non passereaux possèdent à l'inverse un syrinx nettement moins développés que les oscines (Hauser 1996). Cependant au sein d'une même espèce, les mâles ont en général des muscles plus puissants ainsi que des cartilages plus spécialisés que les femelles (Fee 2002). Mais quelles sont les conséquences de ces différences morphologiques dans l'écologie de ces groupes et particulièrement en ce qui concerne la production de leurs signaux acoustiques, les vocalisations ?

La plupart des spécialistes définissent deux grands ensembles de vocalisations : le **chant** et le **cri**. En général le chant est long, complexe et produit spontanément par le mâle lors de la saison de reproduction, il intervient donc dans deux contextes majeurs : sexuel et territorial (par exemple Zahavi 1991, 1981, Hailman & Ficken 1996). Le chant a ainsi principalement évolué via la sélection inter et intra sexuelle (Hutchinson *et al.* 1993). Le cri, quant à lui, tend à être plus court. Il est produit moins spontanément, par les deux sexes, et dans des contextes plus variés. Le chant est usuellement la plus longue et la plus élaborée des vocalisations produites par un oiseau. Le chant tel qu'il est décrit par Konishi (1985) dure entre 2 et 10 secondes, et il est délivré de manière périodique. Il peut intervenir de manière spontanée avec ou sans stimulus extérieur. Les oiseaux chanteurs choisissent en général un

emplacement fixe pour chanter tel qu'une branche en hauteur dans leur territoire et en adoptant une posture particulière. D'un point de vue structural, le chant des oiseaux chanteurs consiste en une série de sons entrecoupés de silences. L'élément le plus élémentaire est **la note** ou **un élément**. Une ou plusieurs notes peuvent être regroupées pour former alors **une syllabe**. Plusieurs syllabes identiques ou différentes constituent **une phrase**. La plupart des oiseaux produisent différents types de phrases qui forment le chant. Le séquençage et le timing de chaque phrase, syllabes et notes varient à la fois entre espèces, entre individus d'une même espèce et pour un même individu (voir exemple du spectrogramme 5 en Annexe I, piste CD 1). Enfin, l'ensemble des différents types de chants pour un oiseau sera appelé **répertoire**. Cependant, cette définition est applicable uniquement aux oscines car ce sont effectivement les seuls à pouvoir « chanter » (Konishi 1985).

Ainsi, bien que l'évolution des vocalisations des suboscines et des non-passereaux ait potentiellement subi les mêmes pressions de sélection, la terminologie **cri** sera préférablement utilisée pour qualifier les vocalisations de ce groupe.

Dans cette thèse, j'ai étudié des non-passereaux qui possèdent des **cris** typiquement caractérisés par l'absence de structure complexe en terme de syntaxe et de notes (et donc par l'absence de chants complexes tels que l'on peut les décrire chez les oscines). Les **cris sexuels** des mâles vont être souvent limités à une note ou à un petit nombre de notes hautement stéréotypés. Les trois spectrogrammes (voir spectrogramme 5, 6 et 7 en Annexe I et piste CD 1, 2 et 3) fournissent une comparaison de chant et de cris sexuels produits chez un oscine, un suboscine et des nonoscines (des rapaces nocturnes dans ce cas précis) et donnent une idée des différences de structures du signal.

**Ainsi une première question est soulevée par rapport à la nature même des signaux vocaux des non passereaux qui suggèrent que, ceux-ci contiennent très probablement de l'information dans la variation des composants acoustiques qui composent la structure des cris (i.e. la fréquence fondamentale, la structure des**

harmoniques, l'amplitude ou les résonances) plutôt que dans la diversité ou la variabilité des structures qui composent le signal (i.e. les répertoires de syllabes ou de type de chant), comme c'est le cas dans le chant des passereaux.

#### L'APPRENTISSAGE DU CHANT : CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES

Cependant, les différences de structure syringée ne peuvent pas à elles seules expliquer les différences entre les différents types de vocalisations et les différences de stratégies de communication, qui y sont associées.

Gaunt (1983) a en particulier étudié cette question et émis l'hypothèse que la complexité du comportement vocal dépendait principalement du contrôle précis de la production du son en mettant en avant les capacités neurologiques et leurs contrôles sur les muscles intrinsèques du syrinx.

Ainsi grâce à un contrôle extrêmement fin des muscles du syrinx (Gaunt 1983) les oscines ont développées, en association avec une capacité d'apprentissage, de larges répertoires de différents types de chants (Kroodsma 1981 ; Lambrechts & Dhondt 1990 ; Molles & Vehrencamp 1999, voir spectrogramme 5 en Annexe I). Certains répertoires peuvent atteindre jusqu'à 2000 syllabes (Moqueur roux *Toxostoma rufum*: Kroodsma & Parker 1977), et on assiste également à l'émergence de variations géographiques dans la structure du chant, ou dialectes ; l'ensemble résultant donc d'un traitement à la fois physique et cognitif (Konishi 1985 ; Suthers & Goller 1997).

Les oscines ont en effet une structure cérébrale spécialisée dans le chant (Konishi 1989) qui à travers une rétroaction auditive (Konishi 1965 ; 1969), leur permet d'imiter le chant des parents (Slater 1989). Cette faculté particulière à ce groupe d'oiseaux, leur a permis de développer des stratégies de communication particulièrement complexes entre mâles. En particulier, les stratégies de « **countersinging** » et de « **song matching** » sont extrêmement élaborées chez les oscines (Bradbury & Vehrencamp 1995 ; Burt *et al.* 2002). Leur capacité à apprendre la structure fine du chant des mâles de la même espèce leur procure en effet une opportunité de précisément **égaler** (« match » en anglais) les détails du chant des

voisins. De nombreuses études ont d'ailleurs démontré que l'ontogenèse de l'apprentissage du chant indiquait clairement que sa fonction était de rivaliser avec (« the matching ») le chant des voisins (McGregor & Krebs 1982a ; 1989 ; Baptista 1985 ; Catchpole & Slater 1995), ce qui leur permet de résoudre les conflits territoriaux.

De plus, en fonction de la dispersion des jeunes et ce jusqu'à l'établissement de leurs territoires, cet apprentissage, qui a lieu au cours de l'ontogenèse, permet donc de copier et de sélectionner le bon type de chant en terme de syntaxe et de type de notes lors des interactions territoriales (Nelson 2000). L'une des principales conséquences est que les mâles d'une même population vont partager les mêmes types de chants (en terme de syntaxe et de type de notes), ou un seul type de chant caractérisé par une structure fréquentielle et temporelle stable (Martens & Kessler 2000), donnant de ce fait naissance à des **dialectes** propres à chaque population d'une même espèce (e.g. McGregor *et al.* 1988 ; Tracy & Baker 1999 ; Lauffe *et al.* 2000). L'existence de dialectes dans une population permet en effet d'intensifier les interactions avec des mâles qui possèderaient des dialectes d'une autre population, indiquant qu'un dialecte étranger est plus menaçant que son propre dialecte (Tomback *et al.* 1983, McGregor & Krebs 1989).

Ainsi, bien que les mécanismes restent encore peu connus (Podos *et al.* 2004), il y a peu de doute sur le fait que les interactions territoriales et compétitives entre mâles soient à l'origine de ces répertoires de types de chants et de ces stratégies complexes (Morton 1986 ; McGregor & Thompson 1988 ; Nordby *et al.* 1999 ; Doutrelant *et al.* 2000a). Bien entendu, d'autres paramètres peuvent contraindre et affecter ces stratégies de décodage et codage tels que l'habitat (Holland *et al.* 2000), la densité de compétiteurs (Doutrelant *et al.* 2000a) ou l'isolement relatif des populations (Matessi *et al.* 2000) par exemple. Ainsi, en terme d'aptitude phénotypique, les mâles possédant des répertoires plus grands que la moyenne peuvent acquérir et garder des territoires de meilleure qualité (McGregor *et al.* 1981 ; McGregor & Krebs 1982b).

Ces mêmes mâles tendent à être favorablement sélectionnés par les femelles (Searcy 1992 ; Forrest & Raspet 1994 ; Catchpole & Slater 1995 ; Searcy & Yasukawa 1996) ou avoir un meilleur succès reproducteur (Williams *et al.* 1993).

Certaines études ont montré que quelques non passereaux possédaient des capacités d'apprentissage (chez les Colibris *Colibri coruscans* et *Colibri thalassinus* : Gaunt *et al.* 1994 ; chez les perroquets : Wright & Wilkinson 2001). Cette capacité semble cependant rare dans ce groupe des non passereaux et dépendrait principalement, chez les colibris et les perroquets, d'un trait partagé avec les oscines, le contrôle du syrinx *via* les muscles intrinsèques et extrinsèques (partagé par peu d'autres familles d'oiseaux), pourrait expliquer cette capacité d'apprentissage (Gaunt 1983).

Probablement en partie liées à ces différences morphologiques, de nombreuses autres études chez d'autres non passereaux suggèrent qu'ils ne possèdent pas de capacité d'apprentissage ni de processus de rétroaction, leur permettant d'imiter, de copier les cris voisins (Konishi & Nottebohm 1969 ; Jouventin 1982 ; Kroodsma 1996a ; Bretagnolle 1996).

**Du fait de leurs capacités cognitives et de la structure complexe de leur syrinx, les passereaux ont développé des stratégies visant à discriminer les individus entre eux, *via* par exemple les dialectes, et à estimer la capacité compétitive des mâles *via* par exemple le nombre de types de chants (Kroodsma 1996b).**

**A l'inverse, les capacités cognitives et anatomiques des non passereaux traduisent l'existence de répertoires de cris réduits à une structure simple (en terme de syntaxe et de type de notes), ce qui les a vraisemblablement amené à développer des stratégies de communication différentes (Miller 1996, Bretagnolle 1996).**

#### LES RAPACES NOCTURNES....

Kroodsma a souligné en 1988 : « Le nom de ce groupe de nonoscines est intrigant, pour ces oiseaux qui sont davantage connus pour ce qu'ils ne sont pas et pour ce qu'ils n'arrivent pas à faire que par ce qu'ils sont eux-mêmes ! Ils sont *en-dessous* des oiseaux chanteurs, et sont considérés comme étant le groupe évolutif le plus primitif

des deux. » (Traduit par la rédaction). Peut-être pour ces différents *a priori*, le groupe que constituent les nonoscines a longtemps été délaissé.

Les études déjà effectuées sur les non passereaux sont peu nombreuses et démontrent pourtant à la fois des capacités cognitives, d'apprentissage, de mémorisation et de perception (e.g. chez les manchots royal *Aptenodytes patagonicus* : Aubin & Jouventin 1987 ; 1988 ou chez les pétrels : Bretagnolle 1996), des stratégies territoriales (e.g. chez la tourterelle turque *Streptopelia decaocto* Slabbekoorn & Ten Cate 1987) et de choix du partenaire (e.g. chez la perdrix grise *Perdrix perdrix* Beani & Dessì-Fulgheri 1995) particulières.

Le champ de recherche qu'ils constituent est de ce fait particulièrement intéressant et stimulant, étant donné le peu d'informations disponibles sur les stratégies de communication que ces espèces ont pu développer.

En ce sens, les rapaces nocturnes (famille des strigidés), les chouettes et les hiboux, constituent un groupe d'oiseau original ; ils ont en effet développé un système de communication acoustique prédominant, compensant un faible niveau d'interactions visuelles entre mâles et femelles, dû à une vie essentiellement nocturne.

En fonction de l'espèce, la variété des cris et des types de cris varient considérablement allant de 7 types de cris pour le Hibou petit-duc *Otus scops* (Koenig 1973), en passant par 13 types de cris chez le Japanese Brown Hawk owl *Ninox scutulata japonica* (Oba 1996) ou encore 22 cris différents chez la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* (Exo 1984), où chacun possède une fonction propre. A travers une vocalisation spécialisée commune à l'ensemble des rapaces nocturnes : le hullement, les mâles défendent leur territoire et attirent les femelles. Le hullement est typiquement un cri extrêmement stéréotypé, cette vocalisation prévue pour la défense du territoire possède une fréquence fondamentale basse qui permet des transmissions à longues distances (voir spectrogramme 7 en Annexe I).

Souvent, les femelles produisent également le hullement mais il diffère toujours en structure et possède une fréquence fondamentale plus élevée que les mâles. D'un

point de vue morphologique, alors que les femelles sont en général plus grosses que les mâles (par exemple chez le hibou petit-duc choliba *Otus choliba* la femelle est 33% plus grande que le mâle), le syrinx des femelles est plus petit que celui des mâles (17% pour cette même espèce) et réaffirme la pression de sélection forte sur l'appareil vocal des mâles (Miller 1934 ; Miller 1947). De plus, quelques études ont rapporté, l'existence de corrélations entre la taille corporelle des mâles et le pitch du hululement (Miller 1934, Miller 1935, Miller 1965). Il se pourrait donc que la fréquence fondamentale du hululement soit contrainte par la taille ou le poids et qu'elle puisse potentiellement transmettre des informations sur la qualité des mâles. Les études effectuées jusqu'à présent indiquent que les chouettes et les hiboux, à l'instar des autres études non passereaux, n'apprennent pas leurs cris (Appleby & Redpath 1997).

Alors que l'ensemble des mâles de cette famille (famille des Strigidae) sont territoriaux (Mikkola 1983) et que la vie nocturne implique potentiellement des pressions de sélection différentes, on ne dispose que très peu d'informations concernant les stratégies de communication développées (Galeotti 1993 ; 1997a ; 1998 ; Redpath 2000 ; Appleby 1997) par ces espèces.

## PROBLÉMATIQUE

Cette thèse vise donc à comprendre certains aspects des systèmes de communication acoustique développés par les rapaces nocturnes. Les contraintes physiques (le syrinx) et cognitives (apprentissage du chant) que nous avons abordé précédemment, suggèrent le développement de stratégies particulières dans le cadre sexuel.

Je me suis focalisé sur le hululement, signal spécialisé ayant potentiellement évolué principalement via la sélection inter et intra sexuelle.

Les études concernant la fonction des chants chez les passereaux ou encore des cris sexuels chez les non passereaux sont très largement biaisées en faveur de la sélection intersexuelle et du choix du partenaire (Anderson 1994). La fonction des cris sexuels dans le cadre territorial et la manière dont la sélection intrasexuelle peut également exercer une pression de sélection forte sur la structure fine des vocalisations, demeure très peu étudiée, comme l'a souligné dernièrement Ten Cate *et al.* (2002).

Cette thèse porte donc essentiellement sur l'étude de la **fonction du hululement** de deux rapaces nocturnes : la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* et le Hibou petit-duc *Otus scops* liés à l'expression de la **territorialité**. En lien étroit avec la précédente introduction, elle sera subdivisée en trois parties différentes :

La première concernera la mise en évidence de l'**honnêteté** des émissions sonores dans un contexte territorial.

La deuxième partie s'attardera sur la perception des variations individuelles du hululement à la fois pour apprécier l'**identité** des opposants (i.e. voisin versus non voisins) et également estimer l'existence et la perception d'indicateurs pour jauger le **degré d'asymétrie** existant entre deux opposants.

Elle insistera sur le fait que les rapaces nocturnes du fait des contraintes énergétiques et environnementales inhérentes à leur phylogénie, ont vraisemblablement développé une structure fine du hululement particulièrement informative à la fois en terme d'individualité mais également en terme d'**indicateur** de taille/poids, ou

encore de condition corporelle. Ceci potentiellement en réponse à la nécessité pour les propriétaires de territoire de diminuer les **coûts** liés à l'activité de défense.

Enfin, une troisième partie tentera de vérifier le bénéfice acquis par l'**émetteur** en terme d'aptitude phénotypique et également déterminer le rôle de la sélection intra sexuelle dans la structure acoustique fine des hululements.

La possession d'un bon territoire est en effet cruciale pour le succès d'appariement des mâles. Si le propriétaire d'un territoire peut produire un signal qui reflète sa condition phénotypique actuelle, il va souffrir moins des intrusions. Les conflits pourront ainsi être résolus sans le besoin de se battre. Le temps et l'énergie usuellement alloués pour ces activités peuvent être épargnées pour d'autres avec potentiellement un impact direct sur la reproduction à venir et par conséquent sur l'aptitude phénotypique du mâle.

Ainsi cette thèse s'articulera autour de quatre articles rédigés en anglais et entrecoupés d'introductions et de transitions propres à chaque partie. Une discussion générale fera la synthèse des résultats obtenus, tentera de formuler des hypothèses sur l'évolution des stratégies territoriales chez les rapaces nocturnes et étendra son spectre plus largement, jusqu'à l'évolution de la communication vocale des non passereaux. Enfin, une dernière partie sera consacrée aux perspectives qui ont été ouvertes par cette recherche, ainsi qu'aux problématiques et travaux à venir.





Mon travail de terrain fût divisé entre le département des Deux-Sèvres pour l'étude de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* et plus particulièrement la plaine agricole de Niort, et l'Ile d'Oléron en Charente-Maritime pour l'étude des Hiboux petit-duc *Otus scops*.

## LA CHEVÊCHE D'ATHÉNA

### LIEU DE L'ÉTUDE : LA PLAINE AGRICOLE DE NIORT

Le secteur d'étude de la plaine de Niort s'étale sur une superficie de 350km<sup>2</sup> (carte 1 en Annexe I). Le milieu dominant est le milieu agricole, principalement constitué de cultures céréalières : blé, orge ; de maïs- et aussi de colza. Cette plaine est entrecoupée de bosquets, de zones boisées fragmentées ou encore de zones bocagères. Le pourtour des villages est souvent constitué de prairies permanentes et de zones bocagères, milieu propice à la Chevêche d'Athéna.

### PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE

Cette chouette, d'une taille de 22cm et d'un poids moyen de 170g, est une espèce territoriale, sédentaire, philopatrise et monogame (Génot 1992a ; 1992b ; Exo 1992) qui affectionne les milieux ouverts (Van Nieuwenhuysse & Bekaert 2001, Perrus *et al.* 2002).

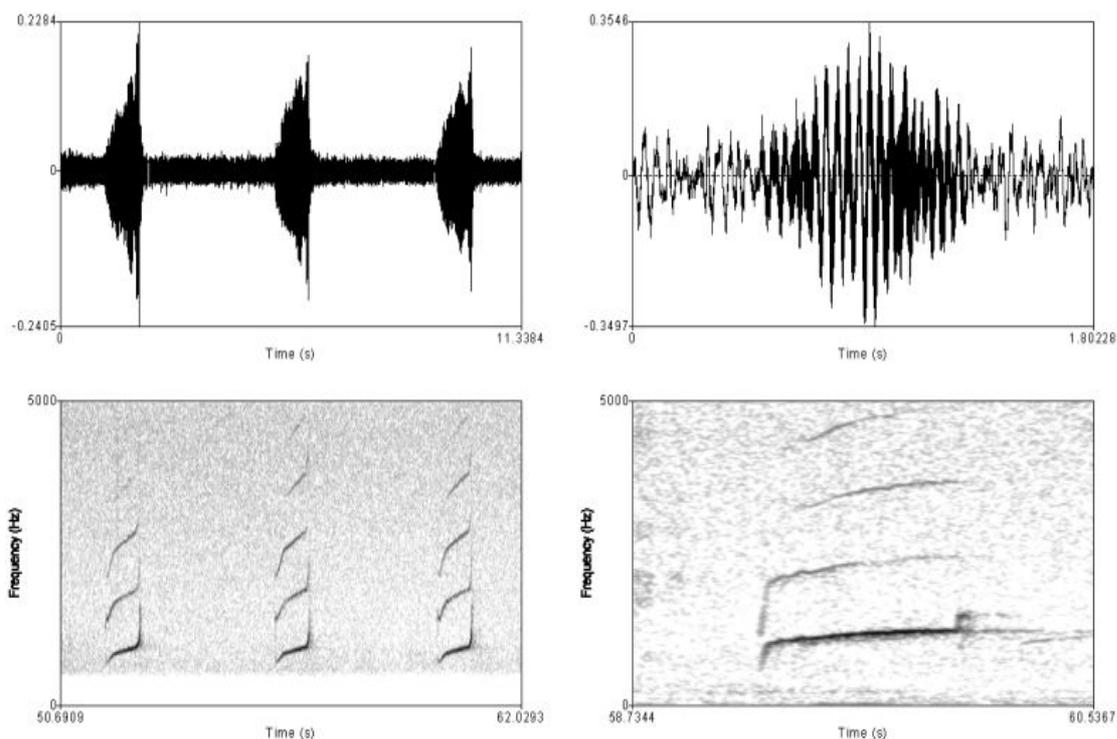
La Chevêche occupe principalement les régions du paléarctique comprises entre le 20<sup>ème</sup> et le 55<sup>ème</sup> degré de latitude nord. Elle est présente en Angleterre où elle fût introduite à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle. La Chevêche est également présente dans la région afrotropicale : en Ethiopie et dans les pays situés au sud du golfe Persique. Cette espèce a progressivement colonisé la partie septentrionale de son aire de répartition, due probablement à l'extension des défrichements et du développement de l'agriculture (Cramp 1985).

Comme la plupart des rapaces nocturnes, les Chevêches vivent en faible densité. D'après Cramp (1985), les densités moyennes pour le centre de l'Europe sont comprises entre 0,3 et 0,5 couple au km<sup>2</sup> et dépassent rarement 1,5 couples au km<sup>2</sup>. Pourtant leur distribution spatiale est agrégative et pourrait résulter d'une attraction

sociale (Génot *et al.* 1997, Bretagnolle *et al.* 2001). Sur notre site d'étude, la densité moyenne est de 0.49 males/km<sup>2</sup> et peut atteindre 1.5 males/km<sup>2</sup> localement (voir carte 2 en Annexe I).

### LES VOCALISES....

Cette espèce possède un large répertoire vocal qui comprend 22 types de vocalisations, émises de manière différentielle par le mâle, la femelle et les juvéniles (Exo & Scherzinger 1989). Cependant, deux manifestations vocales sont beaucoup plus fréquentes que les autres: le **hullement du mâle** et le **gliou, ou cri de contact**. Bien que décrit à de nombreuses reprises, le hullement du mâle est un "hou-hou" interrogatif (voir CD piste 4 et spectrogramme 1), le plus souvent produit en strophe.



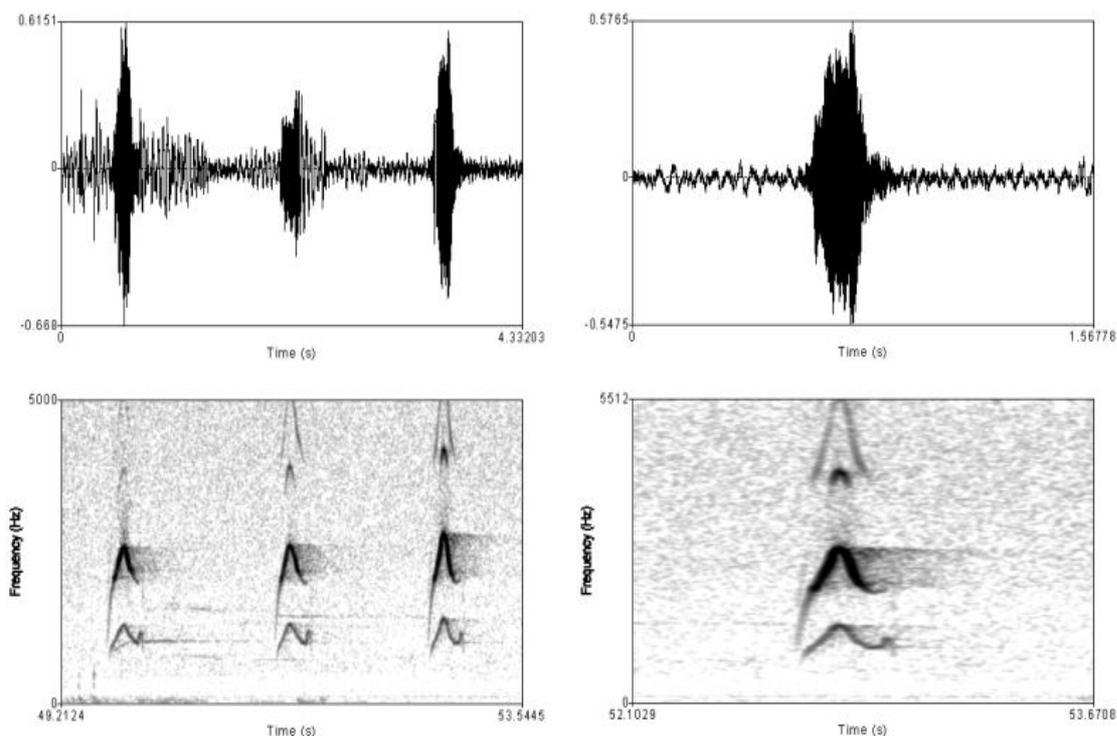
**Spectrogramme 1 : A gauche, forme d'onde et spectrogramme d'une séquence de hullements de mâle de Chevêche d'Athéna et à droite vue sur un seul hullement. (Illustré par la piste 4 du CD).**

Le hullement est composé d'une fréquence fondamentale et de plusieurs harmoniques qui débute par une montée de fréquence courte d'une durée de  $36.9 \pm 8.9$  ms et d'une fréquence de départ de  $606.5 \pm 80.9$  Hz, jusqu'à un plateau stable d'une fréquence fondamentale de  $1000.1 \pm 114.5$  Hz et d'une durée de  $563.8 \pm 97.7$  ms

pour enfin atteindre une montée finale d'une fréquence de  $1213.2 \pm 181.8$  Hz et d'une durée de  $46.1 \pm 39.3$  ms. Cette syllabe est habituellement répétée de manière assez régulière toutes les  $4.02 \pm 1.12$  s.

La femelle entonne parfois quelques syllabes du hululement mais elles sont plus nasillardes, graveleuses et émises en note unique (Exo & Scherzinger 1989). De plus, la femelle n'émet pas de manière spontanée ce "hululement" mais le produit seulement en réponse au mâle.

Le gliou est un "guiou-guiou" sonore émis par le mâle et par la femelle (voir CD piste 5 et spectrogramme 2), il est toujours produit de manière très répétitive.



**Spectrogramme 2 : A gauche, forme d'onde et spectrogramme d'une séquence de gliou de Chevêche d'Athéna et à droite vue sur un seul gliou. (Illustré par la piste 5 du CD)**

Le gliou ne présente pas de différence entre sexes et la variabilité de ce cri est vraisemblablement liée à des variations intraindividuelles (observation personnelle). De plus la fonction de ce cri reste encore mal comprise bien qu'il semble avoir une fonction territoriale et de contact entre les couples appariés. Parfois le mâle termine une séquence de hululement par le gliou, seulement dans ces conditions on peut attribuer le gliou au mâle. Cependant, je me suis focalisé sur le hululement qui est le

cri territorial majeur utilisé par les mâles (il constitue en effet ~90% des cris donnés en réponse à la repasse).

### **UN MOT SUR LA BIOLOGIE... (DONNÉES ISSUES DE GÉNOT 2005)**

La Chevêche d'Athéna montre un léger dimorphisme sexuel, le poids moyen des femelles est de 170 à 180g alors que celui des mâles est de 160 à 170g.

Les femelles produisent de 1 à 7 œufs, bien que cette échelle puisse largement varier dans certaines régions avec des pontes de 12 œufs observées dans le désert du Turkménistan. Sur l'étude effectuée par Génot dans les Vosges, la moyenne d'œufs par ponte est de 3.67 avec un nombre de jeunes à l'envol de 2.98.

### **SUIVI DE L'ESPÈCE DANS LE SECTEUR D'ÉTUDE DES DEUX-SÈVRES**

L'étude qui est effectuée se résume au suivi de l'abondance et de la distribution des mâles chanteurs sur le secteur d'études. Il est basé sur 177 points d'écoute disposés principalement autour des villages et constructions (fermes, vieilles maisons isolées... ; voir carte 3 en Annexe I). Le protocole basé sur la méthode de la repasse est le même depuis les débuts de l'enquête, sur chaque point, on diffuse 30s de hululement et de gliou qui est suivi de 3 minutes d'écoute durant lesquelles le nombre de mâles et de femelles sont reportés sur une carte avec leur position. Une première session a lieu en mars et une seconde en mai. En moyenne, le nombre de mâles chanteurs sur le secteur d'étude avoisine les 75 individus.

## **LE HIBOU PETIT-DUC D'EUROPE**

### **LE LIEU DE L'ÉTUDE : L'ILE D'OLÉRON**

L'île d'Oléron est un milieu très hétérogène. La zone d'étude sur laquelle le suivi de la reproduction du hibou petit-duc se déroule est divisée en trois zones témoins (voir carte 4 & 5 en Annexe I).

Les types de milieux et leurs proportions relatives sont présentés dans la Table 2 et sur la carte 6 en annexe.

**Table 2 : Aires et proportions relatives des différents types d'habitats représentées dans les zones témoins du suivi des Hiboux petit-duc dans l'Île d'Oléron. Les différents habitats sont définis selon la classification Corine Land Cover de Niveau 2.**

Types d'habitats (classification Corine Land Cover Niveau 2)	Aire (en Ha)	% type d'habitats
Bâti	152.25	6.83
décharges et extraction de matériaux	7.92	0.36
équipements sportifs, camping	96.41	4.32
terres arables	218.01	9.77
vignobles	200.59	8.99
prairies de plaines et bosses de salines	787.21	35.30
Forêt de feuillus et de conifères	447.07	20.04
landes, broussailles, forêt et végétation arbustives en mutation ou dégradés	308.54	13.83
Eaux continentales	12.34	0.55
<b>Total</b>	<b>2230.33</b>	<b>100.00</b>

Les trois milieux dominants sur ces zones sont les prairies de plaines et les bosses de salines (~35%), ainsi que les forêts principalement constituées de feuillus (Chêne vert, Chêne pédonculé ; ~20%) et les landes et broussailles (~14%). Les nichoirs à Hibou petit-duc ont été posés, par Christian Bavoux et Guy Burneleau, essentiellement dans les milieux forestiers, ceux-ci sont entourés de landes et de plaines qui sont des milieux propices au bon déroulement de la reproduction du Hibou petit-duc qui y trouve les ressources nécessaires à son alimentation.

### PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE

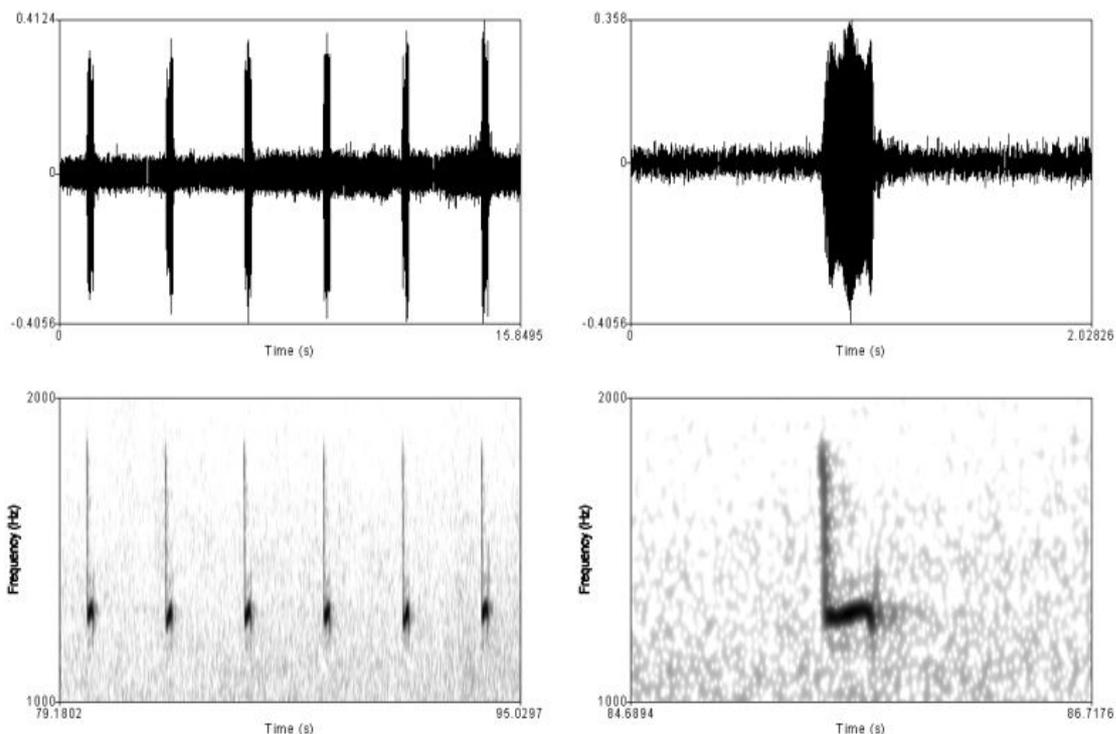
Le Hibou Petit-duc d'Europe est un rapace nocturne migrateur, du moins lorsqu'il se reproduit au-delà du 40°N sinon il devient partiellement migrateur ou résident. Son aire de répartition s'étale dans son axe Est-ouest du Portugal à la Russie, remonte entre le 55°N et 60°N dans la partie Est et retombe en deçà du 50°N dans sa partie Ouest. En France, l'espèce est exclusivement migratrice, elle est présente du dessous de la Loire jusqu'au sud du pays. Le hibou petit-duc arrive en France en Mars/Avril et repart en Afrique Sub-Saharienne à partir de Septembre. Cette espèce affectionne tout particulièrement les milieux semi-ouverts constitués de landes sèches et de friches (Bavoux 1999). Dans ce type de milieu, les densités de hibou petit-duc peuvent atteindre jusqu'à 5 à 6 chanteur au km<sup>2</sup> sur l'Île d'Oléron et 9 à 10 en Corse.

Essentiellement cavernicole, le hibou petit-duc peut se reproduire dans des trous d'arbres creux, dans des vieux murs mais peut aussi utiliser d'anciens nids de corvidés.

Son régime alimentaire est essentiellement constitué d'insectes, avec en majorité des orthoptères et plus particulièrement la grande sauterelle verte *Tettigonia viridissima* (Bavoux *et al.* 1993 ; Heller & Arlettaz 1994), mais aussi des lépidoptères (imagos principalement) principalement de la famille des noctuidés et dans une moindre mesure des phasmes (Bavoux *et al.* 1993). Les hiboux petit duc peuvent également agrémenter leur régime alimentaire de micromammifères.

### LES VOCALISES....

Le Hibou petit-duc peut produire 7 types de cris différents (Koenig 1973). Le plus commun est le hululement du mâle qui a clairement une fonction dans l'acquisition et la défense du territoire, ainsi que dans l'attraction du partenaire (Koenig 1973 ; Galeotti 1997a). Le hululement du mâle est un « tiuu » (voir Cd piste 6 et spectrogramme 3), proche d'un sifflement humain.



**Spectrogramme 3 : A gauche, forme d'onde et spectrogramme d'une séquence de hululement de Hibou petit-duc et à droite vue sur un seul hululement. (Illustré par la piste 6 du CD).**

Il est répété de manière très régulière, environ toutes les  $2.46 \pm 0.23$  s, parfois pendant 30 à 40 minutes. Il s'agit d'une note pure, sans harmonique (parfois une seule harmonique), qui débute par une rapide descente de fréquence, que l'on appellera l'accroche, démarrant à  $1730.4 \pm 93.9$  Hz et d'une durée de  $41.1 \pm 11.7$  ms, jusqu'à un plateau stable d'une fréquence de  $1358.0 \pm 93.3$  Hz et d'une durée de  $197.6 \pm 27.6$  ms. La femelle produit aussi le « hululement », celui-ci est beaucoup plus haut en fréquence et facilement distinguable du mâle, à la fois par un « tiuu » qui semble plus « disyllabique » (bien que certains mâles peuvent produire un hululement avec la même sonorité), les femelles produisent également le hululement de manière très irrégulière ou souvent de manière unique. Alors que le mâle va produire spontanément le hululement, la femelle le fera le plus souvent en réponse aux mâles.

#### **UN MOT SUR LA REPRODUCTION... (DONNÉES ISSUES DU SUIVI DE LA REPRODUCTION SUR L'ÎLE D'OLÉRON DE 2002 À 2004, C. BAVOUX & G. BURNELEAU)**

Cette espèce montre un dimorphisme sexuel, les femelles étant en général plus grosses que les mâles. Les femelles pèsent en moyenne  $106.2 \pm 12.7$ g, allant de 82 à 130g, l'aile pliée mesure en moyenne  $161 \pm 4$  mm alors que les mâles pèsent  $77.2 \pm 4.1$ g, allant de 69 à 86g, avec une aile pliée de  $158 \pm 4$  mm. Les femelles produisent de 2 à 5 œufs, en moyenne  $4.3 \pm 0.7$  œufs. Un œuf mesure en moyenne  $31.0 \pm 1.2$  mm de long,  $26.8 \pm 1.0$  mm de large et pèsent environ  $11.7 \pm 1.2$  g (ce poids n'est qu'indicatif et décroît au cours de l'incubation). Les pontes débutent habituellement à la mi-mai et s'étendent jusqu'à la mi-juin. L'incubation dure 24-25 jours. Les œufs sont produits avec une asynchronie d'un à deux jours.

Le nombre de poussins à l'éclosion est en moyenne de  $3.5 \pm 1.6$  jeunes. Le nombre de juvéniles à l'envol est de  $2.8 \pm 1.5$  qui quitte le nid à 24 jours en moyenne.



### LE SUIVI DE L'ESPÈCE DANS LE SECTEUR D'ÉTUDES DE L'ÎLE D'OLÉRON (FIGURE 3)

L'étude sur le hibou petit-duc a débuté en 1981 et fût initiée par Christian Bavoux et Guy Burneleau. La pose de nidoirs dans les trois zones témoins (voir carte 5 en

annexe) permet un suivi facilité de la reproduction et permet également la capture des adultes.

Les nichoirs sont tout d'abord visités à la mi-juin, afin de vérifier si un couple s'est établi ou non. Les nichoirs vides sont ensuite revisités un mois plus tard. Lorsqu'ils sont occupés, ils sont ensuite visités régulièrement jusqu'à l'éclosion des jeunes où le suivi biométrique des jeunes débute et est effectué tous les trois jours.

Dès le début des visites, les femelles peuvent être capturées, mesurées et baguées. À l'inverse des femelles, les mâles sont rarement présents dans le nichoir, quand ils ne rapportent pas de la nourriture. Ils sont capturés en général 10 jours après l'éclosion des jeunes (lorsque les jeunes sont indépendants thermiquement) grâce à un piège conçu par Guy Burneau. Ce piège, posé uniquement pour la capture des adultes, est installé à l'entrée du nichoir.

En 2003 et 2004, 20 mâles furent équipés d'émetteur VHF (model PIP2, Biotrack, voir figure 17 en Annexe I). L'objectif principal de cette manipulation était l'établissement des domaines vitaux (voir Annexe II - Résultats complémentaires -). Cet équipement m'a également permis d'enregistrer les hululements des mâles avec exactitude.

## DEUX MODÈLES D'ÉTUDES : INTÉRÊTS ET FACILITÉS

### **Pourquoi avoir choisi d'étudier ces deux espèces ?**

Il y avait, tout d'abord, un aspect pratique à cette étude. En effet, le suivi qui était effectué sur l'île d'Oléron et la collaboration déjà établie avec C. Bavoux & G. Burneau étaient l'occasion de travailler sur la communication acoustique chez le Hibou petit-duc et offrait l'accès à un ensemble de données de reproduction particulièrement intéressante. En ce qui concerne la Chevêche d'Athéna, le suivi de l'abondance des mâles sur le site d'étude de Niort m'a déjà permis de me constituer une idée de la situation des mâles. De plus, mon travail de DEA s'était à l'époque focalisé sur la communication acoustique chez cette espèce, les connaissances préalablement acquises constituaient donc un bon tremplin pour mon travail de thèse.

Ensuite ces deux espèces présentent une biologie très différente. La chevêche d'Athéna, espèce sédentaire qui occupe son territoire toute l'année, qualifiée parfois d'espèce « super-territoriale », qui reste relativement fidèle à son partenaire et qui enfin montre une tendance agrégative spatiale forte dans les zones favorables (Bretagnolle *et al.* 2001). L'ensemble de ces paramètres suggérait donc une relative abondance, longévité et stabilité des interactions vocales entre voisins et partenaires. Ces caractéristiques étaient donc propices pour l'étude des coûts induits par la territorialité (**Article 1**). De plus, mon travail de DEA s'était entre autres focalisé sur les caractéristiques individuelles du hululement et j'avais à cette occasion montré que les individus pouvaient être différenciés grâce principalement aux paramètres fréquentiels du hululement. La stabilité des territoires et donc du voisinage, associée aux caractéristiques individuelles du hululement, suggéraient potentiellement l'existence chez cette espèce d'une discrimination voisin-étranger (**Article 2**), comme une possibilité de réduire les coûts de la territorialité.

Le Hibou petit-duc, rapace nocturne migrateur, qui lorsqu'il arrive dans ces quartiers de reproduction doit se réappropriier tous les ans un nouveau territoire. Cette caractéristique suggérait tout d'abord des conflits fréquents entre mâles sur une courte période pour s'approprier un territoire. La structure simple et extrêmement stéréotypée du hululement pouvait en ce sens transmettre une information honnête, sous forme **d'indicateur**, de la qualité des mâles. Et si tel était le cas, cette information était-elle perçue par les receveurs ? (**Article 3**). Ensuite, les données de suivi de reproduction que nous avons à notre disposition, permettaient de relier le ou les paramètres acoustiques, indicateur d'un trait phénotypique des mâles, au succès reproducteur (**Article 4**).

Enfin, l'originalité de l'étude m'a particulièrement attiré. Pourquoi si peu d'études sur les chouettes et les hiboux et sur leurs hululements, alors qu'il s'agit d'un moyen de communication principal, où chez ces espèces, la communication visuelle est singulièrement réduite.



# - MÉTHODES -



## UN PEU DE TECHNIQUE...

L'ensemble des méthodes qu'elles concernent le matériel d'enregistrement, comme l'analyse et la re-synthèse des hululements ou encore les protocoles expérimentaux, sont décrites dans les différents articles. Dans cette partie, je vais particulièrement développer certains termes (la repasse/playback), représentations graphiques (le spectrogramme) et certains problèmes inhérents aux protocoles expérimentaux dans des études de bioacoustique (la pseudoréplication). Ces éléments que vous allez retrouver dans les articles suivants ne sont pas forcément triviaux pour un lecteur non averti...

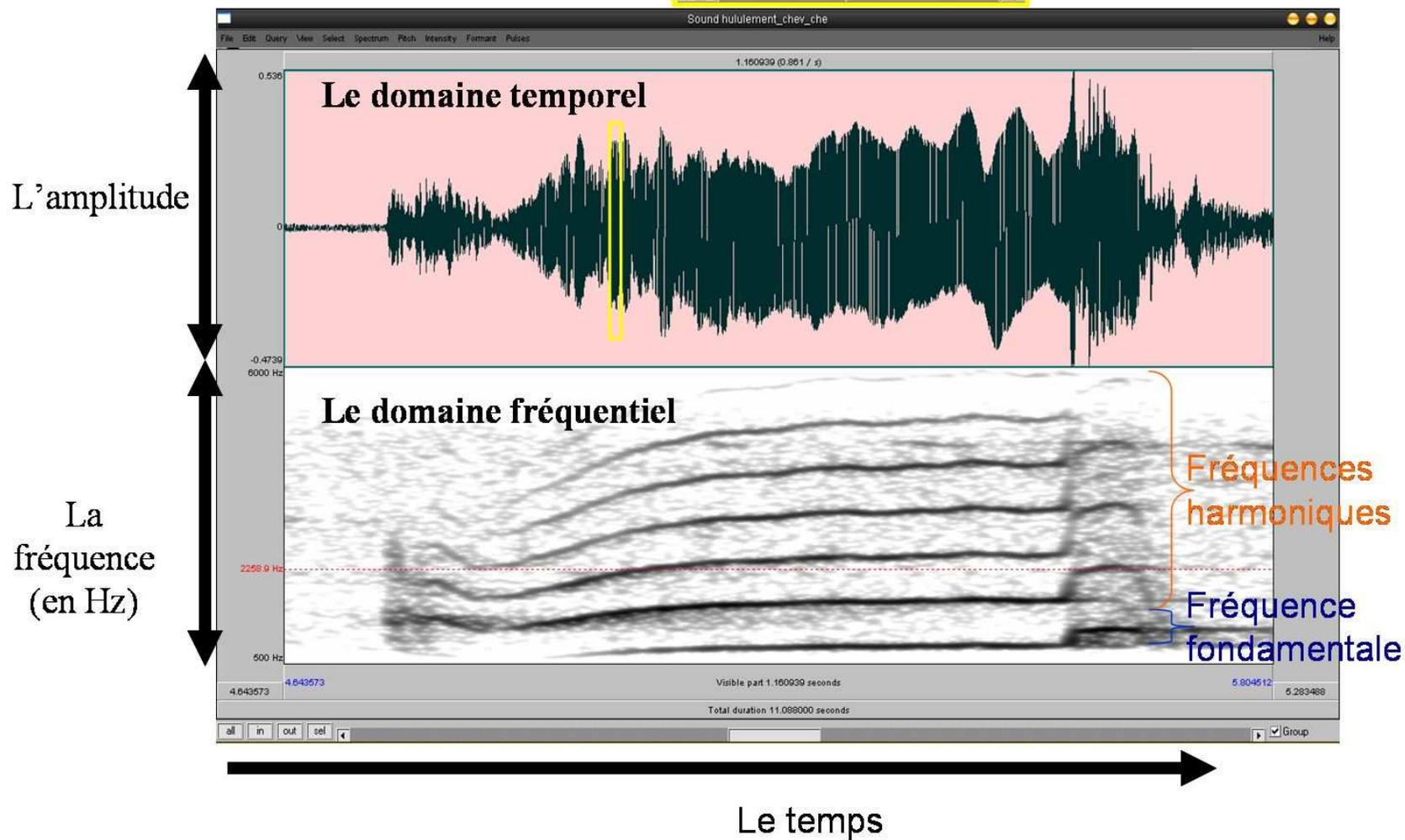
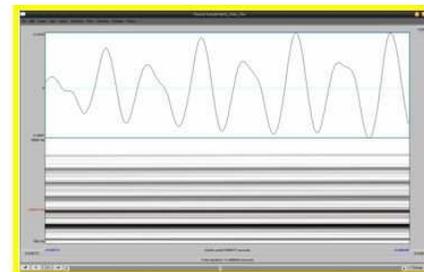
### REPRÉSENTER LES VOCALISATIONS...

De manière à pouvoir tirer des informations fréquentielles ou temporelles d'un son enregistré et numérisé sur un ordinateur, il faut généralement utiliser un logiciel qui va permettre de le visualiser. Les logiciels sont nombreux, j'ai en particulier utilisé les trois logiciels suivants : ANA94 (Richard 1984), Raven (Cornell University) et Praat (Boersma & Weenick, University of Amsterdam).

Pour visualiser, le son, plusieurs interfaces sont disponibles, ici je développerai la vue dans le domaine temporel et dans le domaine fréquentiel (voir figure 4). Le domaine temporel (voir figure 4) donne une représentation du son sous forme d'ondes (voir agrandissement figure 4), il fournit deux informations différentes : le temps et l'amplitude du son. Le domaine fréquentiel ou spectrogramme (ou encore sonagramme) est une représentation spectro-temporelle, qui est calculé via une transformation de Fourier (figure 4). Malgré une représentation en deux dimensions, il fournit cependant trois informations différentes : L'axe horizontal représente i) le temps et l'axe vertical représente ii) les fréquences (en Hz). Les parties plus ou moins sombres dans le spectrogramme donnent une idée de iii) la densité d'énergie perçue, plus les parties sont sombres et plus la densité d'énergie est forte.

Le spectrogramme permet en particulier de visualiser la fréquence fondamentale « fundamental frequency » du son (que l'on appelle F0), les fréquences harmoniques

Figure 4 : Représentation d'un hullement de Chevêche d'Athéna. Le domaine temporel (en haut) représente le son sous forme d'onde avec dans l'encadré jaune un agrandissement d'une partie de cette forme d'onde. Le domaine fréquentiel (en bas) est une représentation spectro-temporelle du hullement avec la fréquence fondamentale et ses harmoniques.



(dont la fréquence est un multiple entier de la fréquence fondamentale), qui naissent de signaux périodiques non sinusoïdaux et permet également d'estimer les variations de fréquences et de résonances. Lorsque le spectrogramme ne contient pas de fréquences harmoniques, nous sommes alors face à un son pur (i.e. une pure sinusoïde), on parlera alors de fréquence.

## **EXPÉRIMENTER...**

### **LA REPASSE OU « PLAYBACK »**

La repasse, ou « playback », est une technique largement utilisée à la fois dans les protocoles scientifiques en écologie comportementale et dans les estimations d'abondance et de présence de certaines espèces. Elle consiste à stimuler la réponse vocale et comportementale d'un oiseau territorial grâce à la diffusion de différentes vocalisations.

On distingue deux types de repasse :

La repasse non interactive : elle consiste en la diffusion d'une séquence de vocalisations d'une durée  $t$  sans prendre en considération les réactions de l'oiseau durant cette diffusion. Il s'agit de la technique majoritairement utilisée dans cette thèse.

La repasse dite « interactive » : est une technique relativement récente qui est apparue avec les avancées récentes en informatique. Elle consiste en la diffusion de vocalisations faite en fonction de la réponse de l'oiseau. On peut ainsi simuler de véritables interactions « naturelles ». Cette technique permet entre autre de tester l'importance du timing dans les échanges vocaux entre mâles.

### **LA PSEUDORÉPLICATION**

Beaucoup d'études en écologie comportementale font appel à des études expérimentales de la réponse des animaux, c'est-à-dire de leur modification de comportement, induite par la présentation de différentes classes ou différents niveaux de stimuli.

Dans les études où la repasse intervient comme outil expérimental, cherchant ainsi à comparer les réponses des animaux à des enregistrements de différents sons, la mise en place d'un protocole « correct » est un aspect extrêmement important (Kroodsmma 1989, Kroodsmma *et al.* 2001, Wiley 2003).

Dans ce contexte, la pseudoréplication consiste à présenter de manière répétitive un même stimulus, tester de manière répétitive un même sujet ou regrouper les résultats obtenus à la suite de la présentation d'un unique stimulus.

Imaginons que l'on présente à 10 sujets, des Hiboux petit-duc, (exemple adapté de McGregor 2000), les deux mêmes stimuli, où l'ordre de présentation est bien entendu balancé sur l'ensemble de l'expérimentation. L'un des stimuli est une repasse de hululement dont la durée est de 200ms, l'autre est une repasse d'un autre mâle avec un hululement d'une durée de 300ms. Nous cherchons à voir si les réponses des sujets diffèrent d'un stimulus à un autre avec un test t,  $N = 10$ . Dans ce cas, la comparaison est valide : si nous trouvons une différence significative, nous montrons que la réponse entre les deux stimuli est différente. Il n'y a donc pas pseudoréplication.

Cependant, il est dans ce cas fort possible que la question posée ne soit pas : Y a-t-il une différence de réponse entre ces deux stimuli ? - mais qu'elle interroge de manière plus générale : Est-ce que les Hiboux petit-duc répondent différemment à des hululements de durées différentes -200 et 300ms- (en général)? La principale différence qui existe entre nos deux stimuli est, c'est du moins ce que nous pensons, que l'un des hululements est plus court en temps que l'autre. Il est donc naturel de penser que nous avons montré que les mâles de petit-duc répondent différemment en fonction de la durée des hululements. Bien que cela soit naturel, c'est également faux. En terme statistique, nous avons à faire à de la pseudoréplication. Alors que nous pensions que l'échantillon statistique était,  $N = 10$ , il est en fait égal à  $N = 1$ , sans se soucier de nos simples exemplaires de hululement présentés à 10 sujets différents

ou encore sans se soucier du nombre de fois où les dix sujets auraient pu être testés ; le nombre d'échantillons restera égal à 1.

Il y a souvent dans les études de repasse un problème de pseudoréplication qui conduise parfois à une sur-généralisation des résultats. Mais on peut alors se demander : comment répondre à cette question : Est-ce que les Hiboux petit-duc répondent différemment à des hululement de durées différentes -200 et 300ms- (en général)? Nous avons dans ce cas besoin de plusieurs exemplaires tirés aléatoirement de hululements de différents mâles avec des durées respectives de 200 et 300ms. Pourquoi utiliser plusieurs exemplaires de chaque classe de stimuli ? En fait, on peut encore une fois aisément croire que la seule différence dans nos classes de stimuli est la durée des hululements, cependant les sujets peuvent également détecter d'autres différences qui pourraient expliquer les variations de réponses, telle que la fréquence du hululement par exemple. La raison pour laquelle il faut utiliser de multiples exemplaires est d'essayer de faire en sorte que la seule différence commune entre les deux classes de signal soit que l'un présente des hululements de 200ms (dans toutes leurs formes de variations) et l'autre des hululements de 300ms (dans toutes leurs formes de variations). Enfin la synthèse de signaux est un outil qui tend à éliminer le problème de la pseudoréplication car elle permet de standardiser les classes de signaux (McGregor 2000).

Ainsi pour éviter le problème de pseudoréplication dans les expériences de repasses, il est important d'inclure un nombre suffisant d'exemplaires en fonction du nombre de sujets que l'on souhaite tester.

Cependant, il est possible de pousser la réflexion un peu plus loin, si nos stimuli et nos sujets proviennent uniquement de la même population par exemple celle autour du Marais Aux Oiseaux : Les Grissotières, Dolus-d'Oléron, Charentes-Maritimes, France. Dans ce cas, et en toute logique, nous devrions conclure (en terme statistique), que dans le cas où nous observons une différence, que les Hiboux petit-duc du Marais Aux Oiseaux : Les Grissotières, Dolus-d'Oléron, Charentes-

Maritimes, France répondent différemment à des hululements de 200 et de 300ms. Maintenant, tout doit avoir une limite !

Dans les expériences de repasse, il est effectivement important : 1) d'avoir le maximum d'exemplaires de chaque classe de stimuli et de limiter les réplicats du même stimulus, 2) que la population testée ne reçoive pas de stimuli de sa propre population (à l'échelle locale en tout cas), 3) qu'un maximum de sujets soient testés 4) tout en limitant le nombre de réplicats sur les mêmes individus.

Bien entendu, le « protocole parfait » n'existe pas, il s'agit donc à chaque fois de bien réfléchir à la question posée et d'adapter son protocole en fonction de cette question. Il s'agit donc à chaque fois de faire un compromis entre ces différents paramètres.



# 1-

---

## ESTIMER LE COÛT DE LA TERRITORIALITÉ

La plupart des modèles en communication prédisent que les signaux émis par les animaux seront coûteux si ce sont des signaux honnêtes de leur propre qualité (Zahavi 1975 ; Clutton-Brock & Albon 1979 ; Grafen 1990). Le fait que les signaux soient coûteux à produire est également une assomption centrale des modèles de routines optimales journalières « optimal daily routines » en communication (e.g. Hutchinson *et al.* 1993 ; McNamara *et al.* 2005). La détermination des coûts associés à la production des signaux est donc un point central en écologie comportementale.

Les discussions et les débats sur le coût de la production des chants ou des cris sexuels chez les oiseaux sont largement alimentés et principalement en lien avec le coût énergétique associé à cette production. Le coût métabolique est par exemple extrêmement fort chez les insectes et les amphibiens et est associé à une augmentation de la consommation d'oxygène de 5 à 10 fois supérieure à celle produite pendant le repos (Ryan 1988 ; Prestwich *et al.* 1989 ; McNally & Young 1981). Les évidences empiriques directes du coût du chant chez les oiseaux sont cependant plutôt équivoques. Il est le plus souvent implicite que les vocalisations doivent être coûteuses à produire (Chappell *et al.* 1995) car elles requièrent une activité musculaire et une activité neuronale dans les centres du chant dans le cerveau (Gil & Gahr 2002), et la question la plus importante est de savoir si cette activité puise une part significative du budget énergétique global de l'oiseau.

Les mesures du coût métabolique de l'activité de chant ont donc été effectuées sur des oiseaux en captivité. Chez les passereaux, les résultats ont montré de manière générale une augmentation de la consommation d'oxygène (Eberhardt 1994, Oberweger & Goller 2001) lors de l'activité de chant. Cependant, ces résultats et leurs interprétations furent discutés et critiqués principalement par Gaunt *et al.* (1996) qui proposa des explications alternatives. Chez les suboscines et les non passereaux, les études ne montrèrent que de très faibles voire aucune différence dans la consommation d'oxygène lors de l'activité de chant (Chappell *et al.* 1995 ; Horn *et al.* 1995 ; Ward *et al.* 2004).

Des démonstrations indirectes ont également fourni des preuves du coût métabolique/énergétique du chant, bien que des explications alternatives restent possibles (Gaunt *et al.* 1996) : Les oiseaux chantent moins lorsque leurs réserves énergétiques sont basses (Godfrey & Bryant 2000 ; Thomas & Cuthill 2002), quand le succès d'approvisionnement (« foraging ») est faible (par exemple Reid 1987 ; Cucco & Malacarne 1997 ; Thomas 1999) ou lorsque les conditions environnementales nécessitent une augmentation du métabolisme (Thomas 2000).

Certains auteurs ont également suggéré que le coût du chant pouvait être associé à un épuisement des muscles syringés (Lambrechts & Dhondt 1988), cependant les études sur la physiologie du syrinx ont suggéré que les muscles syringés étaient très bien adaptés pour rester performants durant de longues périodes (Gaunt & Gaunt 1985 ; Suthers & Hector 1985).

L'ensemble de ces études montrent l'importance des données empiriques dans un contexte naturel et dans le cadre de l'estimation des coûts du chant ou de l'activité qui lui est reliée. Thomas (2002a) fournit une telle preuve, basée sur l'étude du Rossignol philomène *Luscinia megarhynchos* durant l'activité de chant nocturne. Pendant la nuit, alors que les mâles Rossignol sont incapables de se nourrir, ceux qui possèdent les taux de chant les plus élevés montrent une diminution de poids plus forte liée à une diminution des réserves énergétiques. Cette étude souligne deux points importants : 1) l'activité de chant puise dans les réserves énergétiques des oiseaux et 2) plus l'activité de chant est importante et plus la déplétion des réserves énergétiques l'est aussi.

Alors que les réserves énergétiques « alimentent » l'activité de chant chez les oiseaux, celles-ci servent également de tampons contre le risque d'inanition. Ainsi le temps qu'un oiseau va allouer à l'activité de chant va dépendre d'un compromis- chanter ou manger- qui prendra en compte les besoins énergétiques nécessaires aux activités journalières ainsi que ceux durant les périodes d'inactivité (i.e. la nuit pour les oiseaux diurnes ; Mace 1989 ; Thomas *et al.* 2003a). De plus, comme l'a souligné

Staicer *et al.* (1996), bien au-delà de l'apport d'énergie nécessaire au chant, un oiseau préférera se nourrir si ces réserves énergétiques sont faibles plutôt que de chanter.

Le cadre de travail qu'offrait les prédictions du chant de l'aube « dawn chorus » des passereaux était donc propice à l'étude des coûts associés à la production du hululument. Pourquoi? Le chant de l'aube chez les passereaux est une caractéristique des matinées printanières et correspond à un pic de l'activité de chant à l'aube, que l'on n'observe pas à un autre moment de la journée. Mais pourquoi les passereaux chantent-ils tant à cette période alors que le coût de cette activité est alors maximal? En effet, à l'aube, les réserves énergétiques des passereaux sont au plus bas et la température extérieure est le plus souvent la plus froide, augmentant de ce fait l'activité métabolique pour la thermorégulation. De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer ce comportement qui, à première vue, est plutôt contradictoire (revue par Staicer *et al.* 1996). Pour ces différentes raisons, de nombreux auteurs ont suggéré que chanter à l'aube pouvait constituer un signal honnête de la qualité des mâles (Hutchinson *et al.* 1993; Zahavi & Zahavi 1987; Grafen 1990): en chantant à cette période quand les coûts associés à cette activité sont maximaux, les différences de qualité entre mâles deviennent alors plus évidentes et sont plus accentuées (on s'attend en effet à ce que les réserves énergétiques des mâles diffèrent), elles fournissent en outre un signal efficace aux femelles ainsi qu'aux mâles avoisinants (en possession de leur territoire ou pas) pour estimer la qualité des mâles. Chez les passereaux, il a en effet été démontré que le « chant de l'aube » était potentiellement un signal valable de la qualité des mâles (Otter *et al.* 1997), particulièrement à l'aube quand l'activité de chant est la plus forte en dépit d'un besoin énergétique élevé à cette période (Kacelnik & Krebs 1983; Slagsvold *et al.* 1994). Des températures extérieures froides vont en ce sens induire une augmentation du taux métabolique basal (BMR) liée à la thermorégulation, et se traduit chez les passereaux par une diminution du taux de chant et du taux de changement des types de chant (Garson & Hunter 1979; Strain & Mumme 1988).

Cependant, le modèle des passereaux montre une limitation, car simultanément, à l'aube, ils font face aux deux facteurs proximaux indissociables : les basses températures et de basses réserves énergétiques.

Chez certains rapaces nocturnes, et dans ce cas la Chevêche d'Athéna, ce même type de comportement existe et il est bien entendu inversé, le pic d'activité de chant intervient donc au crépuscule. En se basant sur les postulats et prédictions que nous avons exposés précédemment, notre étude s'intéresse donc à l'estimation indirecte des coûts associés à l'activité territoriale de la Chevêche d'Athéna. Afin de répondre à cette question, nous avons donc estimé l'activité spontanée des mâles de Chevêches au crépuscule et à l'aube en la reliant à la température extérieure. En suivant les mêmes contraintes de températures et de périodes, nous avons également effectué une expérimentation basée sur la repasse de hululement de mâles de Chevêche inconnues, afin de déterminer si les mâles qui chantaient spontanément davantage étaient également ceux qui répondaient le plus à la repasse.

Dans le cadre de cette étude, les prédictions du chant de l'aube chez les passereaux offraient également l'opportunité : 1) de séparer les deux facteurs proximaux : température et nourriture-, en effet au crépuscule, les températures sont plus hautes et les Chevêches ne se sont pas encore nourries alors que leur réserves énergétiques sont sensées être au plus bas et 2) de proposer des explications alternatives et de mettre en balance les différentes hypothèses proposées pour expliquer le chant de l'aube chez les passereaux.

## IS THERE A DUSK CHORUS EFFECT ON A NOCTURNAL BIRD? A CASE STUDY WITH THE LITTLE OWL

*LOÏC A. HARDOUIN, DOMINIQUE ROBERT & VINCENT BRETAGNOLLE*

Although, neither direct nor indirect evidence had been provided on the cost of singing in owls, we examined whether hoot was costly to produce as expected under the handicap principle. We used an approach combining the predictions of the dawn chorus theory in passerines and those of models of optimal daily routines. We then contrasted the spontaneous vocal behaviour of 10 male little owls at dusk and dawn and tested whether the period of the night as well as ambient air temperature may affect this behaviour. In owls, dusk may be considered as a more constraining period, as owls have not fed recently and energetic reserves are therefore at the lowest, spontaneous vocal behaviour should be more variable between males at this period in comparison with dawn, when owls have fed. We expect to observe reverse daily routines, enabling to contrast ambient air temperature and energetic reserve state, two proximate factors usually not disentangled in the passerine model. We found that spontaneous calling was more important at dusk than at dawn and the song output was more variable between males at dusk, both independently of ambient air temperature.

Using a playback experiment, we similarly contrasted territorial responses elicited by rival intrusion in 22 territory owners. Males facing rival intrusions responded less at dusk when ambient air temperature was cold. These results provide an indirect evidence of the cost associated to singing behaviour in owls and suggest additional cost when males responded to rivals.

To be submitted to Behavioural ecology

Animal signals are used by males in sexual displays for the purpose of trying to persuade females to mate and/or repel a rival from their territory (Anderson 1994, Maynard-Smith & Harper 2003). In such a frame, time and effort individuals should allocate for displaying will proximately depend on the environmental context (e.g. time of the day, ambient light) as well as on intrinsic energy reserves (Bradbury & Vehrencamp 1998), and therefore individuals are expected to trade between such external and internal constraints. Hutchinson *et al.* (1993) modelled this trade-off under a Stochastic Dynamic Programming model, and suggested the existence of optimal daily routines. The model aimed at explaining any kind of decisions (e.g. behavioural, physiological or morphological) taken by an individual according to its current state (i.e. energy reserves) and its environment. Applied to signalling theory, daily routines models assume that signals are costly, and that the effects of energetic costs on an animal's subsequent behaviour are mediated by its current energetic state (Hutchinson *et al.* 1993; Hutchinson & McNamara 2000; Hutchinson 2002; Thomas & Cuthill 2002).

Models of optimal daily routines have been used to explain the bird dawn chorus, a striking behaviour that occurs in spring mainly under temperate latitudes, shared by many bird species but particularly in passerines (review in Staicer *et al.* 1996). The dawn chorus is characterised by a peak of vocal activity at dawn, which does not occur later in the day. The model considers that during daytime, a male bird has to choose between singing and foraging, and that this decision is mediated by its energy reserves. Indeed, energy reserves should be presumably lowest at dawn, either because they have not been built up overnight or because the night might have been cold and energy expenditure high (or both). In addition, singing activity is costly and depletes energetic reserves (Oberweger & Goller 2001). This latter point has been however debated, because actual measurements of energetic cost of singing led to contradictory results: some found slight or no differences in metabolic rates when birds were singing or not (e.g. Ward *et al.* 2004), while others found highest

metabolic rates in comparison to any other activity except flying (Oberweger & Goller 2001). Indirect evidence is more convincing however (though alternative explanations are possible: see Gaunt *et al.* 1996): birds sing less when their body reserves are low (Reid 1987; Godfrey & Bryant 2000; Thomas 2002a; Thomas *et al.* 2003a), when foraging success is low (Kacelnik 1979; Mace 1989; Cucco & Malacarne 1997) or when ambient conditions are too metabolically demanding (Garson & Hunter 1979; Thomas 2000).

Energy reserves are used for singing activities but also as a buffer against the risk of starvation, and thus the allocation of time for singing *versus* feeding results from a trade-off taking into account overnight as well as daily requirements (Mace 1989; Thomas *et al.* 2003b). As pointed out by Staicer *et al.* (1996), singing not only requires an important energetic input, but at the further expense of foraging for refuelling. This is the reason why several authors suggested that singing at dawn/dusk may constitute an honest signal of male quality (Zahavi 1975; Grafen 1990). By singing at a time when cost of this activity is maximal, differences in quality between individuals should be most obvious (as males are expected to differ with regard to energetic reserve states), hence providing mates some efficient cues for assessment, following the handicap principle. Indeed, at least in the passerines, the dawn chorus was shown to be potentially a reliable signal of male quality (Welling *et al.* 1995; 1997; Otter *et al.* 1997), particularly at dawn when singing activity is highest despite of energetic demand is also highest (Kacelnik & Krebs 1983; Slagsvold *et al.* 1994). Cold air is expected to increase individual basal metabolic rate for thermoregulation, and subsequently reduces song rate and rate of song-type changes in passerines (see Garson & Hunter 1979; Strain & Mumme 1988). However, because at dawn temperatures are coldest while simultaneously males have not fed recently, it is not possible to disentangle these two proximate factors (Kacelnik & Krebs 1983).

Nocturnal bird species may therefore constitute an interesting alternative, because conversely to the passerines that face simultaneously adverse temperature

and fasting conditions at dawn, nocturnal birds have presumably fed when air temperature is colder, while at dusk, temperature is milder but they have not fed. This has however seldom been tested in free-living animals (Godfrey & Bryant 2000) and particularly for night singers (but see Amrhein *et al.* 2002; Thomas 2002b; for studies on nightingales *Luscinia megarhynchos*). Following assumptions of daily routines theory, we predict that a nocturnal raptor, the little owl, should have a reverse daily routine (Hutchinson 1993). Assuming the handicap principle (though there is neither direct nor indirect evidence of the cost of singing in owls), we indirectly assess whether hoot in owl is costly to produce. Because dusk is expected to be the more constraining period in nocturnal birds, cold air temperature should induce more interindividual variation between males and a decreased song output compared to dawn. This reverse daily pattern may therefore help to contrast temperature *versus* feeding proximate mechanisms in producing the dawn chorus assuming handicap principle. We first quantify spontaneous calling behaviour of males at dusk and at dawn and analyse the effect of ambient temperature on natural song output. Secondly, using an experimental playback design, we simulated territory intrusion and contrast response at dusk and at dawn in selected males. Those were chosen among males for which spontaneous vocal activity was quantified, and we therefore test whether less-calling males also reacted less to territorial intrusion. We lastly predict that males should adjust their vocal behaviour according to their feeding stage (i.e., period of the night), ambient air temperature, and agonistic context (i.e. spontaneous calling *vs.* elicited calling). Specifically, we predict that it is more challenging for males to respond to territorial intrusion when temperature is low in the evening, hence more variability among males should be detected.

## MATERIAL & METHODS

### STUDY AREA & SPECIES

The little owl (Family Strigidae) is a territorial, resident, philopatric and monogamous nocturnal raptor (Génot 1992a; Exo 1992; Génot *et al.* 1997), usually inhabiting open fields (Génot 2005). Little owls have developed a high level of acoustic interactions for territory maintenance as well as for mates attraction (Schönn *et al.* 1991). Moreover, as many owl species, little owls exhibit vocal activity peaks both at dusk and dawn (Exo & Scherzinger 1989). During the breeding season, two call types are predominantly uttered: the chewing call (by males and females) and the male hoot (Exo 1984; pers. obs.). The male hoot is usually produced in strophes over the entire breeding season although vocal activity peaks in March (Génot 1992b). Both chewing calls and hoots are used by males in territorial contests. Although chewing call can be given in response to playback, the hoot is predominantly used in response to playback from February to April (90% of the vocalizations uttered; unpublished data). We thus focused on male hoots because they are used by males to defend their territories (Schönn *et al.* 1991), although territorial responses that begin with hoots may sometimes end with chewing calls.

Fieldwork was conducted from 11 February to 26 March 2003 and from 20 February to 23 March 2004 in two agricultural plains situated in western France (46°14'N, 00°24'W, site 1) and in northern France (48°54'N, 01°37'E, site 2) where little owls are mainly restricted to villages where they can find nest cavities. In these farming landscapes, the densities of little owl are quite similar: 0.49 pairs/km<sup>2</sup> in site 1 (Bretagnolle *et al.* 2001) and 0.3 pairs/km<sup>2</sup> in site 2. Local density, however, can reach up to 1.53/km<sup>2</sup>.

### ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Air temperature was measured using a thermometer with an external sounding line attached to the rear-view mirror of the car (OREGON SCIENTIFIC N°TA113, precision  $\pm 1^\circ\text{Celsius}$ ). For each experiment, we took the air temperature at each

location and playback location at dusk and at dawn. During experiment, temperature was on average  $3.82 \pm 4.36^{\circ}\text{C}$  (range  $-6.2^{\circ}\text{C} - 17.1^{\circ}\text{C}$ ). The temperature between sites were not significantly different (Three factor nested ANOVA -type III- with site, months within site and period within months as factors:  $F_{1,312} = 0.05$ ,  $P = 0.8$ ,  $N = 320$ ). Temperatures were significantly warmer in March ( $F_{2,312} = 11.2$ ,  $P < 0.001$ ), but most variation in temperature was accounted for period (i.e., dusk *versus* dawn). Coldest temperatures were recorded at dawn ( $F_{4,312} = 37.4$ ,  $P < 0.001$ ). We used the current temperature rather than the temperature prevailing during the previous 24h, because although it has been shown that past temperature is used to optimize fat reserves, current temperature may constrain the bird's ability to achieve this optimum, as a positive correlation has been found between fat reserves and the current temperature (Gosler 2002). Time was recorded in UTC. Sunrise and sunset were found at <http://lychnis.imcce.fr/cgi-bin/levcou.cgi> (*Institut de Mécanique Céleste/Observatoire de Paris*).

#### MEASURES OF SPONTANEOUS CALLING ACTIVITY

We used three Sony TCM-20DV cassette recorders and two Panasonic cassette recorders RQ-L31, that were placed near male singing posts (Little owls hoot from regular perching sites: Article 2), during three hours after dusk and three hours before dawn. Ten individuals from site 1 were used for the natural song output recording and were tape recorded between 5<sup>th</sup> and 30<sup>th</sup> March 2003. Each male was recorded during 5 nights in March, on blank audio tapes of 90mn. The "low speed" recording function however allowed to record during 180mn. This resulted in 30 hours of recordings for each male (15 hours at dusk and 15 hours at dawn), from which we extracted the following vocal activity parameters: call type (we only considered male's hoots), the total duration of vocal activity, and the time of first calling after sunset and the time elapsed between last calling and sunrise.

## PLAYBACK DESIGN AND METHODOLOGY

We used a playback experiment in order to assess the response ratio (i.e. the overall proportion of birds which responded) and the agonistic response of 22 males when we simulated a rival intrusion by broadcasting hoots at two periods of the night (i.e. after dusk and before dawn). Therefore, the experimental design involved one category of stimulus (i.e. unfamiliar hoots, see below) broadcasted from the same location, resulting in one treatment performed on each individual at dusk and at dawn of the same night. Males were tested on average for three hours after dusk and before dawn with different playbacks; the order/period of playback presentation between males was also randomized to balance the temporal effect. The 10 males in site 1 on which we also performed the spontaneous recording were selected (a male has never been spontaneously recorded and experimentally tested during the same night, and at least two days separated both) Moreover, 12 supplementary males in site 2 were selected.

The 22 playbacks were used in this experiment and were tape recorded at different sites and in previous years. A same playback has never been used twice on the same male. Tape recordings were obtained by eliciting calling behaviour with playback (using hoots from unfamiliar hoots) and recorded with a Sennheiser MKH-815T directional microphone, connected to a Sony TC-D5M tape recorder. The recordings were always made close to owls (10-50m), from 8:00pm to 4:00am in good recording conditions (i.e. on windless nights). There was no consistent pattern in the distance at which playback stimuli were recorded in relation to stimulus category and therefore this was not a source of bias in our results. Recordings were carefully selected to have comparable recording quality. Thus we limited the potential influences of pseudoreplication (Kroodsma 1989) and execution errors (McGregor *et al.* 1992a). Then, playback tapes were prepared using Audacity freeware (D.M. Mazzoni, Canada, <http://audacity.sourceforge.net/>) in order to reduce background noise and homogenise each recording. Hoots were played back in the field using an AIWA TP-18 tape reader connected to a Barthe EDUVOICE loudspeaker (frequency response

50-6000Hz  $\pm$  3dB) that was pointed to the tested individual and all playbacks were played at the same volume as estimated by ear, approximating the loudness of a real hoot. The 22 playbacks contained exactly 12 hoots and lasted on average  $61 \pm 9$  seconds. In site 1 and site 2, we conducted respectively 10 and 5 tests (one test correspond to the two playbacks performed at dusk and dawn of the same night that we hereafter call “round”) on each male. Each treatment consisted in one playback (randomly selected among the 22 playbacks) and a silent period lasting 5 minutes during which the following vocal behaviour was quantified: latency (time elapsed of first response after playback), length of response and call rate. The “many-measures” approach (in our case, three) is potentially flawed as the measures are likely to be correlated (McGregor 1992) and we thus performed a principal component analysis (PCA) on the three responses variables. The first and the second axis accounted for 78% of variance (Table 3), with latency and length of response being correlated with the first principal component and call rate to the second principal component (see Table 3). We thus used the scores of the first and the second principal component of the PCA to perform statistical analyses on the degree of agonistic response.

**Table 3: Results of the principal component analysis performed on the three response parameters of little owl that were studied. Eigenvalues are showed in upper part and the matrix of correlation (correlation between response variables and principal components) in the lower part. See Methods for further details.**

	Component 1	Component 2	Component 3
Eigenvalues	1.14	1.00	0.81
Proportion of variance (%)	44	34	22
Cumulative proportion (%)	44	78	100
Measures of response			
Time latency	0.8	-0.2	0.5
Length of response	-0.8	-0.07	0.6
hooting rate	0.1	0.9	0.2

## STATISTICAL ANALYSIS

We used Linear Mixed effect Models with two error distributions: under a binomial distribution when analysing response ratio (sing spontaneously / Respond to playback -1- or do not sing spontaneously / do not respond to playback -0- ), and under a normal distribution when analysing the length of natural song output, PC1 and PC2. Period (dusk *vs.* dawn), air temperature and interaction between period and temperature were the fixed factors of the models. Round (i.e. the two replicated playbacks or the two recordings of natural song output involving the same night on each subjects -i.e. males-) was nested within subjects and treated as random variables in the models. Random variables are distinguished by the fact that we are not interested in their parameter values, but only in the variance they explain (reported in Table 4 and 5). These models are particularly useful when the experimental design involves spatial pseudoreplication (e.g. nested designs) (Crawley 2002).

The length of natural song output were log-transformed to assess normality ( $D = 0.11$ ,  $P = 0.29$ , Kolmogorov-Smirnov test,  $N = 70$ ). PC1 and PC2 scores were not normally distributed (PC1:  $D = 0.08$ ,  $P = 0.04$ ; PC2:  $D = 0.16$ ,  $P = 0.001$ ;  $N = 320$ ). We assessed the validity of the models by checking that the residuals of the model did not show any trends and were not correlated with fitted values (Venables & Ripley 2002). The freeware R 2.2.0 (Ihaka & Gentleman 1996) was used for all statistical analyses.

Table 4: ANOVA results of the logistic regression (with mixed-effects approach) for the spontaneous calling rate and the linear mixed-effects model for the length of song output with columns numerator degrees of freedom (numDF), denominator degrees of freedom (denDF), F-values, and P-values for the terms in the model. For random effects, the estimate of the residual standard deviation and the standard deviation of the random effects (Intercept) are provided. "Period\*T" refers to the interaction between period and air temperature.

	fixed effects									random effects		
	numDF	denDF	period		air temperature (T)		Period*T		subjects	round in		
			F	P	F	P	F	P		subjects	residuals	
spontaneous calling rate	1	47	12.8	<0.001 ***	0.02	0.88	6E-04	0.97	1.88	0.0002	0.92	
length of song output	1	24	1.8	0.2	1.4	0.25	4.3	0.049 *	0.66	0.00006	1.09	

## RESULTS

### SPONTANEOUS CALLING ACTIVITY

Out of a total of 100 sessions (ten sessions for ten males) of 180 minutes recording natural vocal activity of males in the field, we obtained 70 cases in which at least one hoot was emitted (global spontaneous calling rate: mean  $\pm$  se =  $0.7 \pm 0.05$ ). Typically, males began to call  $79 \pm 47$ mn after dusk and stopped  $113 \pm 45$ mn before dawn. Interestingly, males which began to sing earlier tended to stop later (i.e. time elapsed between last song and dawn ( $R^2_{Adj.} = 0.13$ ,  $F_{1,9} = 2.4$ ,  $P = 0.15$ ). Males called spontaneously significantly more at dusk than at dawn (spontaneous calling at dusk: mean  $\pm$  se =  $0.84 \pm 0.05$ ,  $N_{calling} = 42$  out of 50; at dawn : mean  $\pm$  se =  $0.56 \pm 0.07$ ,  $N_{calling} = 28$  out of 50; Table 2), but response ratio was not affected by ambient air temperature (mean  $\pm$  sd =  $6.7 \pm 3.9^\circ\text{C}$ , range:  $-1.6^\circ\text{C} - 16.8^\circ\text{C}$ ; Table 4) whatever the period of night (interaction period\*temperature: Table 4).

Conversely to response ratio, length of song output was not significantly different according to the period of the night (at dusk: mean  $\pm$  sd =  $291 \pm 366$  s *vs.* at dawn:  $235 \pm 201$  s; Table 2). However, inter individual variance was significantly more important at dusk than at dawn (Bartlett's K-squared = 10.1, df = 1,  $P = 0.001$ ). Males tended to increase song output at dawn when air temperature was getting warmer and inversely at dusk (interaction period\*temperature: Table 4), whereas ambient air temperature had no influence on the natural song output (Table 4). Overall therefore, the spontaneous calling is more important at dusk than at dawn. The length of song output, however, does not vary between periods but inter individual variability is higher at dusk than at dawn. Temperatures have also no effect on both spontaneous calling and length of song output.

### TERRITORIAL RESPONSE TO PLAYBACK

The two studied populations of little owls behaved similarly in response to playback with regard to period, i.e. dusk *vs.* dawn: response ratio (logistic regression: site effect,  $F_{1,316} = 2.88$ ,  $P = 0.09$ ; site\*period effect:  $F_{1,316} = 0.85$ ,  $P = 0.35$ ) as well as response

Table 5: ANOVA results of the logistic regression (with mixed-effects approach) for the response ratio and the linear mixed-effects model for PC1 and PC2 with columns numerator degrees of freedom (numDF), denominator degrees of freedom (denDF), F-values, and P-values for the terms in the model. For random effects, the estimate of the residual standard deviation and the standard deviation of the random effects (Intercept) are provided. "Period\*T" refers to the interaction between period and air temperature.

	numDF	denDF	fixed effects						random effects			
			Period		air temperature (T)		Period*T		subjects	round in subjects	residuals	
			F	P	F	P	F	P				
response ratio	1	157	14.5	<0.001 ***	19.8	<0.001 ***	35.7	<0.001 ***	1.09	1.7	0.65	
PC1	1	93	3.2	0.08	4.6	0.03 *	0.64	0.42	0.53	0.00007	1.01	
PC2	1	93	3.63	0.06	0.98	0.32	0.05	0.82	0.61	0.00006	0.77	

intensity did not differ statistically (PC2:  $F_{1,242} = 2.39$ ,  $P = 0.12$ ; site\*period:  $F_{1,242} = 0.05$ ,  $P = 0.81$ ; PC1:  $F_{1,242} = 2.16$ ,  $P = 0.14$ ; site\*ms:  $F_{1,242} = 0.54$ ,  $P = 0.46$ ). Data from the two sites were thus pooled for subsequent analyses.

The response rate to playback was high, with 246 responses against 74 non-responses (global response ratio: mean  $\pm$  se =  $0.77 \pm 0.02$ ). The main parameter affecting response rate was the interaction between ambient temperature and period: males responded less to playback at dusk and when temperatures were coldest (Table 5, Figure 5). In particular, we found that the response ratio of males to playbacks was less by cold temperature at dusk than at dawn (interaction period\*temperature, Table 5), but the reverse was true when ambient temperature was warmer (Fig. 5). These effects were however less marked when analysing the response intensity: when male little owls responded to the playback, the latency increased and the length of responses was slightly reduced with cold temperatures (see PC1 scores in Table 5), while calling rate remained unaffected (PC2 scores in Table 5). There was no effect of period (dusk *vs.* dawn) even accounting for ambient temperature (interaction period\*temperature, Table 5).

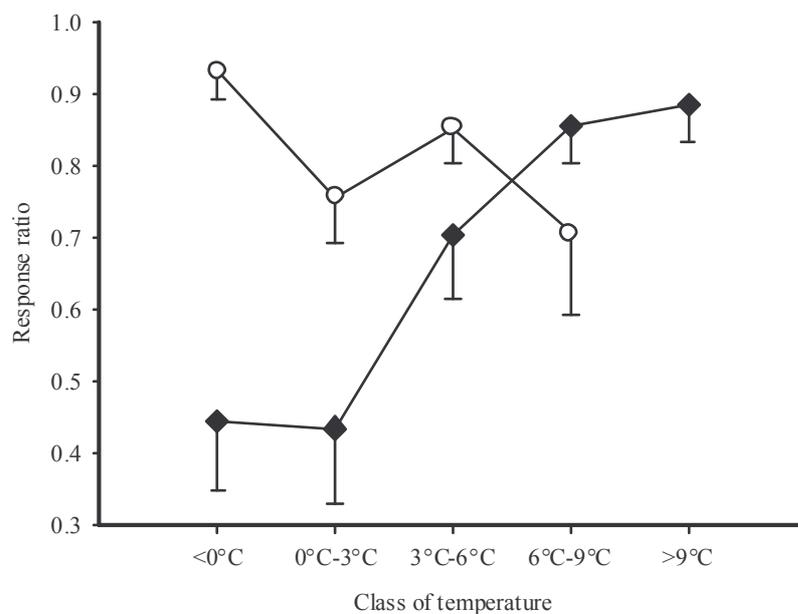


Figure 5: Response ratio (mean  $\pm$  standard error) according to the air temperatures (here presented in class, whereas temperatures have been used as continuous variables in statistical analysis) contrasted with the period of the night. Filled diamonds correspond to the dusk period and open circles to the dawn period.

### RELATIONSHIP BETWEEN NATURAL AND PROVOKED CALLING ACTIVITY

We compared the calling rates of the 10 males in natural situation and in response to playback, and found that the males that tended to call more spontaneously at dusk than at dawn responded more to playback at dawn than at dusk (Figure 6).

When temperature was  $<3^{\circ}\text{C}$ , the response ratio was particularly low at dusk. We then compared the male's response ratio when air temperature was  $<3^{\circ}\text{C}$  and  $>3^{\circ}\text{C}$  at dusk and at dawn. Male's response ratio is less predictable at dusk ( $R^2\text{Adj.} = 0.22$ ,  $p = 0.01$ , power test = 0.68 -  $<0.8$  -,  $N = 22$ , figure 7) than at dawn ( $R^2\text{Adj.} = 0.46$ ,  $p < 0.001$ , power test = 0.96 -  $>0.8$  -,  $N = 22$ , figure 7) where males which responded less when temperature were  $<3^{\circ}\text{C}$  were also those which globally responded less to playbacks. Low ambient air temperatures induced therefore higher variability in male's response ratio at dusk than at dawn.

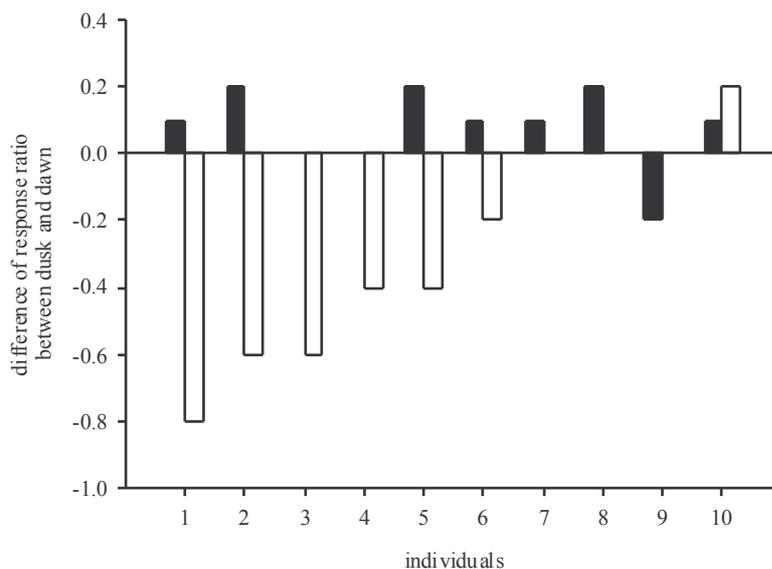
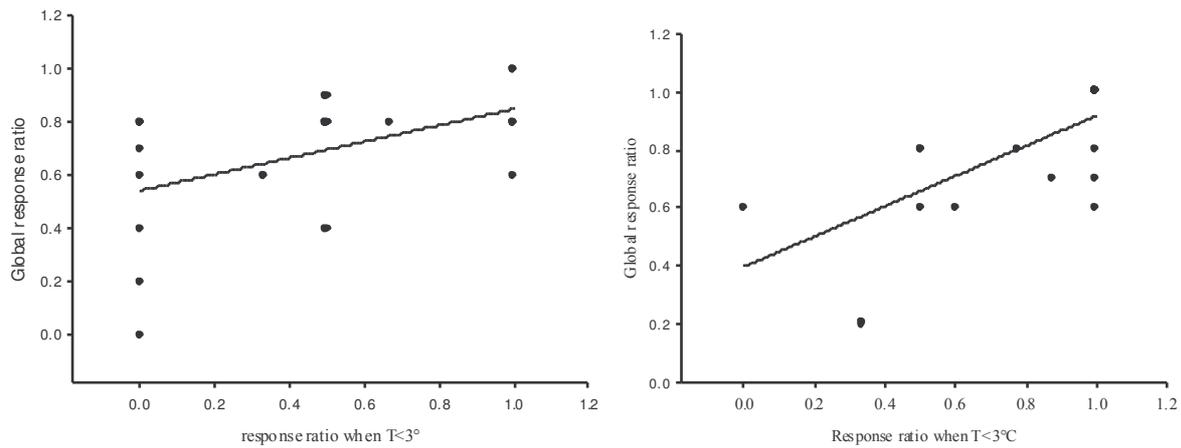


Figure 6: Comparison of the difference of response ratio between dusk and dawn obtained with natural song output (white bars) and in response to playback (black bars). Positive value correspond to males which responded more at dawn and negative values to those responding more at dusk.



**Figure 7: Correlation of response ratio to playback experiments at dusk (on the left) and dawn (on the right), contrasting response ratio when temperatures when inferior to 3 °C to the global response ratio.**

## DISCUSSION

Natural song output in male little owl was higher at dusk than at dawn, although length of song output did not differ between these two periods. Moreover, Little owl showed clear and marked dusk chorus behaviour. Following passerines dawn chorus's example, the reversed activity pattern of male little owls was predicted by the theoretical model of daily routines of singing and foraging (Hutchinson 1993). This nightly pattern of singing was also observed in some nocturnal singers (e.g. Marsh warbler *Acrocephalus palustris* and Blyth's reed warbler *Acrocephalus dumetorus*, Toivari & Lindqvist 1962; Thrush nightingale *Luscinia luscinia* Sorjonen 1977; Common nightingale, Thomas 2002b), even if these species are unable to eat during darkness. Lastly, we detected a higher between-individual variance at dusk than at dawn, which may potentially reveal interindividual differences in state of energetic reserves (Staicer *et al.* 1996), or alternatively that males may trade differently singing and foraging activities (Wright & Cotton 1994, Atienza & Illera 1997, Thomas *et al.* 2003).

The reason why little owls sing more spontaneously at dusk than at dawn could be that: 1) foraging may be less efficient at dawn because of lower prey activity, 2) acoustic transmission of signals is better at this period of the day or 3) the social function (inter- and intrasexual) is best served at dawn; all these having been shown

to play some role in the passerines (Kacelnik & Krebs 1983, Slagsvold *et al.* 1994, Staicer *et al.* 1996). However, we believe it is unlikely that foraging is less efficient for little owl at dusk than at dawn. Indeed the little owl is an opportunistic feeder with a wide range of preys (i.e. passerines, small mammal, insects, earthworms, molluscs and crustaceans, Juillard 1984a; 1984b; Blache 2001, Bavoux 2000), which shows different periods of activity. Moreover, at least during chick rearing (May and June), it has been shown that hunting peaks occur at dusk (Juillard 1984a). Lastly, dusk is a peak of singing activity for many passerines (Hutchinson *et al.* 1993), which are consequently likely to be predated by nocturnal raptors such as little owls. On the other hand, the acoustic transmission hypothesis may not be relevant for owls. Dawn in passerines is supposed to be favourable for singing because the environmental conditions are expected to limit sound degradation and echoes (Brown & Handford 2003), though recent studies have questioned this hypothesis (e.g., Dabelsteen & Mathevon 2002). In the case of the little owl, we should expect more activity at dawn than at dusk. We therefore suggest that the social function hypothesis might best explain our results. First, the probability of spontaneous singing was higher at dusk, as was the variance between males in the length of song output. Second, song output tended to decrease at dusk when the thermal conditions were milder. These results suggest that assessment for male rivalry and mate attraction are enhanced in those more constraining situations, under the handicap principle. Other factors may influence the probability of singing, e.g. presence of conspecifics (neighbour, mate) on the length of song output (see Finck 1990), dawn and daytime singing (Liu 2004), or seasonal variation in territorial activity (e.g. Amrhein *et al.* 2004b on nightingales).

Experimental evidence showed that at dawn, robins (*Erithacus rubecula*) with high overnight energy expenditures were less likely to initiate vocal behaviour and less likely to respond to calls or songs of conspecifics than those with low overnight energy expenditure (Godfrey & Bryant 2000). Our playback experiment fully agrees

with this result, as male little owls responded less to playback at dusk than at dawn, and particularly when environmental conditions became more stressful (i.e. cold air temperatures). At last, our two little owls' populations responded similarly to food and temperature constraints that occur at dusk and at dawn, allowing to broaden our conclusions at a population level.

Our results further suggest that although ambient air temperature acts directly on metabolic rate, food represents a more constraining factor at dusk, as owl response ratio increased at dawn even when temperatures were coldest, probably because males had previously fed. When males responded to playback, we observed no differences in PC1 and PC2 neither between periods nor interaction period\*temperature. Cold air temperatures reduced the territorial response but in a lesser extent than for the response ratio. Consequently, the decision to respond or not for a male facing an intrusion may be first limited by a physiologic threshold, especially when assuming some cost of territorial conflict. Therefore, when a male respond, it showed his willing to fight. Although there is no difference in agonistic response between dusk and dawn, male inter-individual variation in territorial responses was important with slighter intra-individual variation. We therefore cannot reject that the degree of agonistic response may reflect male's condition (Maynard-Smith & Harper 2003); in addition it could also suggest that the motivation and the quality-related cues transmitted by the intruder may represent further factors involved in the degree of territory owner responses. As a recent study by Hardouin *et al.* (Article 3) demonstrated that male scops owls *Otus scops* were able to use the frequency height of the hoot to assess male's body condition in territorial contests.

When response ratio was the lowest at dusk, the response ratio at dawn was particularly high. In such situations, we thus suggest that males may compensate. Potentially, males after a cold day may feed more or may re-affirm their territory holding to rivals (Hutchinson 1993).

By comparing the nightly pattern of natural song output and the responses to playback, we found that males differed: some sang more spontaneously at dusk but did not respond more to playback. This may suggest that there are additional costs when an intrusion occurs (Grafen 1990). Indeed, we may suggest that during spontaneous singing activity, males are likely to be surrounded by their neighbourhood and since we demonstrated that this species discriminated between stranger and neighbour (Article 2), it may be less costly due to the absence of new rivals (i.e. without territory). Conversely, when a new rival is present (i.e. here, simulated by playback), the receiver may be urged to transmit a honest information on his willing to fight and/or to protect his territory and/or female, cheating becoming more costly and excessively so for low quality individuals (Grafen 1990; Zahavi & Zahavi 1997). We could also consider that both vocal activities (i.e. spontaneous calling and response to playback) may have different functions (Liu 2004).

In conclusion, this study actually provides an indirect evidence of the cost of singing in an owl species. This finding is particularly interesting as it may explain “economic” territorial strategies developed in owls (Galeotti & Pavan 1993; Article 2; Article 3), such as neighbour-stranger discrimination. Both empirical and experimental approaches have been in that case complementary, providing therefore different response. In this study, the owl model is enabled to balance the different dawn chorus functions proposed until now and to contrast two proximate factors that cannot be usually disentangled in passerine model. Studies on owl communication have been under investigated and proved however to be an interesting model to study selective pressures occurring on vocal behaviour and calls, reinforced by their nocturnal life enhancing a acoustic communication.

## **SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RÉSULTATS DE L'ARTICLE 1**

Les Chevêches d'Athéna montrent *via* le hululement une activité territoriale plus importante au crépuscule qu'à l'aube. Ce premier résultat a donc permis d'adapter les prédictions du chant de l'aube chez les passereaux au « chant du crépuscule » chez les rapaces nocturnes. Bien que cette activité en terme de temps ne diffère pas entre le crépuscule et l'aube, la variabilité interindividuelle est plus importante au crépuscule lorsque les chouettes ne se sont pas encore nourries. De plus, le temps alloué à l'activité de chant au crépuscule semble diminuer lorsque les températures deviennent plus douces. Ceci suggère que les situations, pendant lesquelles les individus des deux sexes vont estimer la qualité des mâles, vont être favorisées dans des conditions plus contraignantes. C'est-à-dire lorsque les différences de qualité entre mâles vont donc être plus évidentes et plus accentuées, sous l'hypothèse du principe du handicap.

A l'inverse, lorsque l'on simule l'intrusion d'un mâle grâce à la repasse, les réponses des sujets sont moins importantes au crépuscule en particulier lorsque les températures extérieures sont basses. Ceci suppose, qu'il existe un coût additionnel lorsque les mâles sont confrontés à un intrus. En effet potentiellement, lorsqu'il y a intrusion d'un mâle inconnu, le sujet doit fournir une information honnête de sa qualité afin de limiter les coûts du conflit.

L'ensemble de ces résultats suggère donc l'existence d'un coût du hululement et/ou de l'activité territoriale chez la Chevêche d'Athéna.

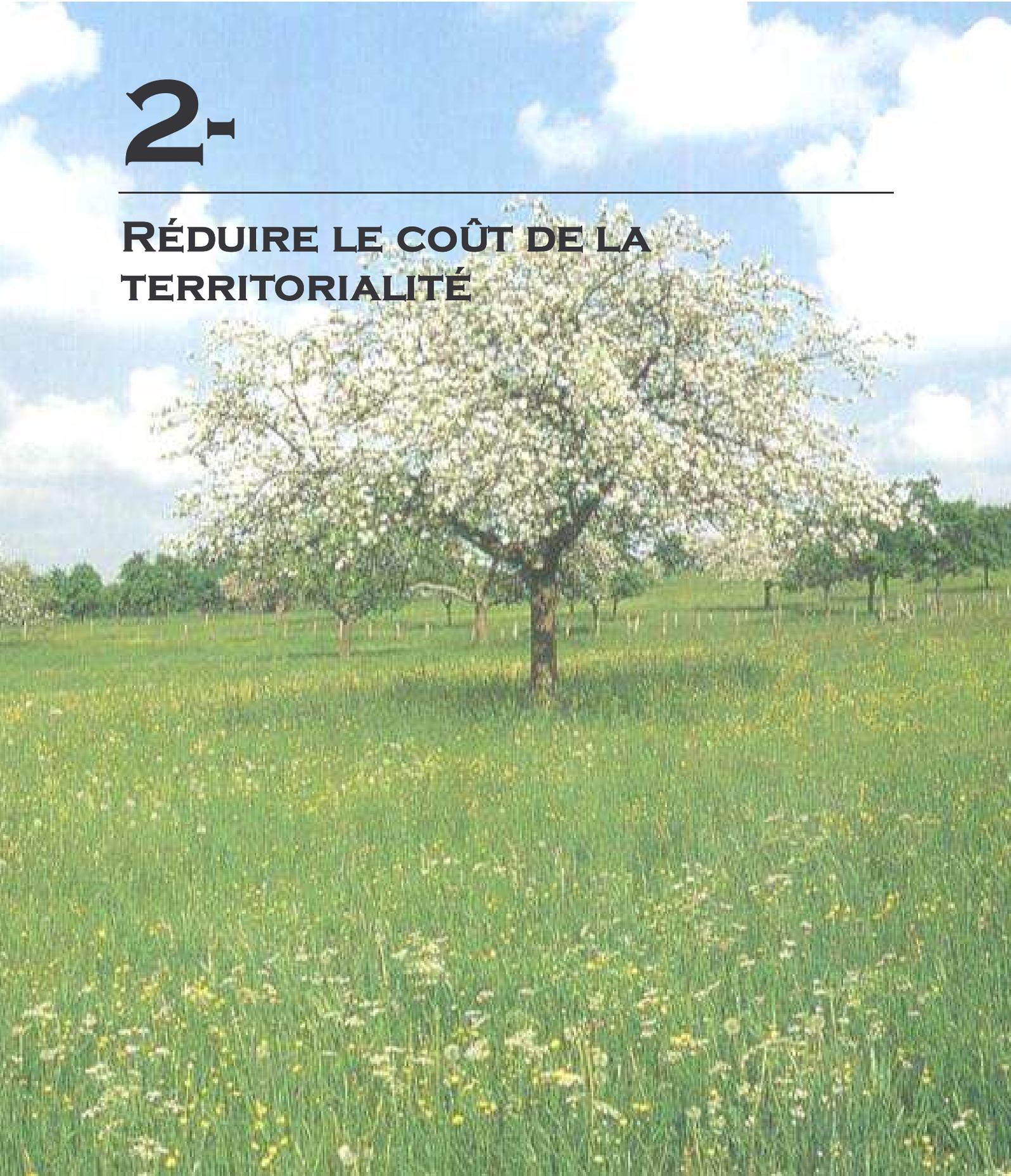
Dans ce cadre, l'existence de coûts suggère que les mâles vont tenter de minimiser les dépenses, soit par la diminution de l'activité vocale liée à la défense du territoire, soit par l'estimation précise de l'identité des opposants et/ou de la qualité des mâles lors des conflits territoriaux.

Les articles 2 & 3 vont donc tenter de fournir des preuves expérimentales de la mise en place de stratégies visant à réduire ce coût de la territorialité.

# 2-

---

## RÉDUIRE LE COÛT DE LA TERRITORIALITÉ



## INTRODUCTION DE L'ARTICLE 2

Précédemment, nous avons mis en évidence que l'activité territoriale ainsi que la production du hululement chez la chouette chevêche étaient potentiellement coûteuses à produire. Ce résultat est particulièrement important car il a permis de mettre en lumière l'honnêteté de la communication chez cette espèce, du moins en relation avec l'expression de la territorialité.

Ainsi, les considérations concernant l'évolution de la communication ont induit le plus fréquemment, la prise en compte des pressions de sélections affectant le comportement de signalement et la structure du signal. Certaines études se sont donc focalisées sur les pressions de sélection affectant les receveurs en tant qu'interprètes des signaux (Guilford & Dawkins 1991 ; Wiley 2005). Les pressions de sélection affectant les receveurs sont (voir introduction) particulièrement claires dans le contexte de la territorialité.

Généralement, les territoires sont des localisations fixes et peuvent être défendus plusieurs années de suite. La position fixe du territoire impose par conséquent des interactions répétées du propriétaire avec les individus voisins (Ydenberg *et al.* 1988). Bien entendu au fil de ces années, la qualité de l'habitat peut changer, le statut reproducteur du partenaire ou bien l'aptitude phénotypique des voisins peuvent évoluer, ainsi la territorialité va imposer sur ces périodes une récolte d'informations qui sera nécessaire pour estimer la valeur de la ressource défendue et adapter en conséquence son niveau de défense. Deux informations vont donc être centrales pour une défense de territoire optimale : la distance/position de l'individu en train de se signaler ainsi que son identité (McGregor 1993).

Alors que les receveurs territoriaux sont le plus souvent entourés par d'autres mâles, les voisins sont de loin les plus communs. Un voisin constitue en effet une menace moins importante qu'un mâle inconnu, à moins que celui-ci dépasse les frontières établies et partagées du territoire. L'habileté pour un propriétaire à identifier un individu et à estimer sa position relative (i.e. est-il ou non dans son propre

territoire ?) permet au propriétaire de réduire la production des réponses lors des interactions avec ses voisins. Cette capacité à discriminer entre un voisin et un non voisin est nécessaire pour réduire le coût des interactions envers le « cher ennemi », i.e. le voisin.

La théorie du cher ennemi fût expérimentalement démontrée chez les passereaux, groupe d'oiseaux qui bénéficie de la territorialité à travers l'accès exclusif aux ressources et qui est connu pour apprendre certains aspects des vocalisations (Lambrechts & Dhont 1995). C'est pourquoi leur capacité à discriminer un individu voisin d'un autre sur la base des caractéristiques individuelles vocales est attendue. La discrimination voisin-étranger fût largement moins étudié chez les non passereaux territoriaux (à l'exception par exemple : Bretagnolle 1996), peut être parce qu'ils n'apprennent pas leurs cris sexuels.

Les rapaces nocturnes ne sont pas connus pour apprendre leurs vocalisations (Appleby & Redpath 1997), cependant auraient-ils développé cette fonction à travers un mécanisme d'apprentissage de certaines caractéristiques individuelles du hullement ? Et de ce fait pourraient-ils profiter de cette capacité pour diminuer les interactions territoriales avec leurs voisins ?

Mais existe-t-il des variations individuelles dans les hullements des rapaces nocturnes ? De nombreuses études ont mis en évidence grâce à des méthodes d'analyses qualitatives (i.e. sur la visualisation des spectrogrammes) ou d'analyses quantitatives (i.e. des méthodes statistiques descriptives tels que les analyses discriminantes) l'existence de différences individuelles entre les hullements de mâles (Tawny Owl *Strix aluco* Galeotti & Pavan 1991, Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* Galeotti *et al.* 1993, Saw-whet Owl *Aegolius acadicus* Otter 1996, Christmas Island Hawk-Owl *Ninox natalis* Hill & Hill 1998, Eagle Owls *Bubo bubo* Lengagne 2001, European Scops owl *Otus scops* Galeotti & Sacchi 2001, African Wood Owl *Strix woodfordii* Delport *et al.* 2002). Résultat potentiellement attendu, car son hullement a souvent été décrit comme étant très variable à l'oreille (Génot 1992). Le

hulument des mâles de Chevêche montre en effet des différences individuelles marquées ; à la fois par des méthodes qualitatives (voir spectrogramme x) et aussi par des méthodes quantitatives (i.e. une analyse discriminante) basées sur trois paramètres fréquentiels et trois paramètres temporels (table 6). Une analyse discriminante montre alors que les mâles peuvent être différenciés (à ~94%) sur la base de ces six paramètres avec un nombre de hullements par mâle suffisant et équilibré (N=25).

**Table 6 : Résultats de l'analyse discriminante basées sur une combinaison quadratique de trois paramètres fréquentiels et temporels. Comparaison des résultats obtenus en fonction des tailles d'échantillons et de leurs poids respectifs dans cette combinaison. Les taux d'erreur donnent les pourcentages de hullements mal classés avec la méthode de resubstitution (i.e. le même pool de données est reclassé à partir de la combinaison quadratique précédemment obtenue) ou une méthode de cross-validation - méthode leave-one-out - (i.e. le même pool de données est reclassé par itérations successives où un échantillon de chacun des mâles est enlevé à chaque fois) ; cette dernière méthode donne une idée de la robustesse de la classification obtenue.**

Nombre de mâles testés	Échantillons par mâle			Échantillon total	Taux d'erreur	
	minimum	moyenne	maximum		resubstitution	Cross validation
N=19	8	26.7	63	508	0.33%	21.27%
N=17	10	10	10	167	0%	60%
N=12	23	34.66	63	416	0.53%	4.02%
N=12	25	25	25	300	1.00%	6.30%

Maintenant, la mise en évidence de variations individuelles ne signifie pas forcément que les mâles de Chevêches vont et/ou seront capables de les utiliser.

Dans cette étude, nous voulons donc tester expérimentalement si les Chevêches d'Athéna sont en mesure de discriminer un mâle « voisin » d'un mâle « non voisin » sur la base de leurs hullements. Nous réaliserons cette étude à partir d'un protocole déjà établi chez les passereaux (Falls & Brooks 1975) : le « 4 stimuli playback paradigm » qui vise à contraster l'effet de deux classes de repasses (hullement voisin contre hullement non voisin) dans deux situations spatiales différentes (position habituelle et inhabituelle). A partir de la théorie du « cher ennemi », notre prédiction principale est que la repasse « voisin » à sa position habituelle provoquera une réponse réduite par rapport à tous les autres niveaux de stimuli.

## NEIGHBOUR-STRANGER DISCRIMINATION IN LITTLE OWL *ATHENE NOCTUA*

*LOÏC A. HARDOUIN, PIERRE TABEL & VINCENT  
BRETAGNOLLE*

Based on theoretical considerations, neighbour-stranger discrimination in territorial contexts is predicted, and has been reported in many passerine birds. It has seldom been investigated in territorial non passerine species. In this study, we experimentally demonstrate neighbour-stranger discrimination that is comparable to results found for passerines, in a year-round territorial nocturnal raptor, the little owl. We used playback of hoots to investigate whether territory owners discriminated neighbours from strangers when playback occurred at the usual location for the neighbour or at an unusual location. Behavioural responses of 21 male little owls showed significantly less response to their neighbour's hoots played back from the usual location. However, the response to playback of a neighbour from an unusual location was similar to that to playback of stranger's hoots from either location. Therefore, little owls can discriminate between hoots of neighbours and strangers. This study provides the first experimental evidence in owls for this level of neighbour-stranger discrimination.

Animal Behaviour *in press*

There is an abundant literature on the adaptive value to birds of discrimination between individuals, especially with regard to parent-offspring (Medvin & Beecher 1986; Jones et al. 1987; Van Elsacker et al. 1988; Aubin & Jouventin 1998) or mate-mate relationships (Beletsky 1982; Marzluff 1987; review in Ratcliffe & Otter 1996). In birds, individual discrimination is mainly achieved through vocal cues (Emlen 1972; Falls 1982; Catchpole & Slater 1995; Bradbury & Vehrencamp 1998) and the necessary individual differences in calls or songs have been documented in many species (e.g. Emlen 1972; Horn & Falls 1996).

Many species of bird are territorial, excluding competitors by a combination of advertisement, threat and attack (Bradbury & Vehrencamp 1998), and benefiting from exclusive access to resources such as food, mates and nest sites (Davies & Houston 1984; Krebs & Davies 1987). However, territoriality can have important individual costs, such as time lost, energetic costs of signalling, patrolling and chasing, risk of predation and of injury; particularly when fighting is the outcome of the encounter (Bradbury & Vehrencamp 1998). Territorial animals may offset some of these costs by minimising responses to neighbours, because neighbours may not necessarily constitute a serious threat to adjacent territory holders, at least when they remain within their territories. This reduced aggressiveness toward neighbours has been referred to as the "dear enemy phenomenon" (Fisher 1954) and has been developed within game theory modelling (Ydenberg et al. 1988; Getty 1989; Temeles 1994). Clearly, an ability to discriminate between neighbours and non-neighbours is necessary for dear enemy reduced responses to neighbours. Such discrimination has been less often studied in territorial contexts than similar abilities in mate and offspring relationships (Stoddard 1996), although its adaptive value has been emphasized repeatedly (e.g. McGregor & Falls 1984; McGregor 1993; McGregor & Dabelsteen 1996). The dear enemy phenomenon has received considerable experimental support in passerines; a group of birds that benefit from territoriality through exclusive access to resources and which are known to learn many aspects of

vocalizations, thus we might expect them to be able to discriminate on the basis of vocal cues (Lambrechts & Dhondt 1995).

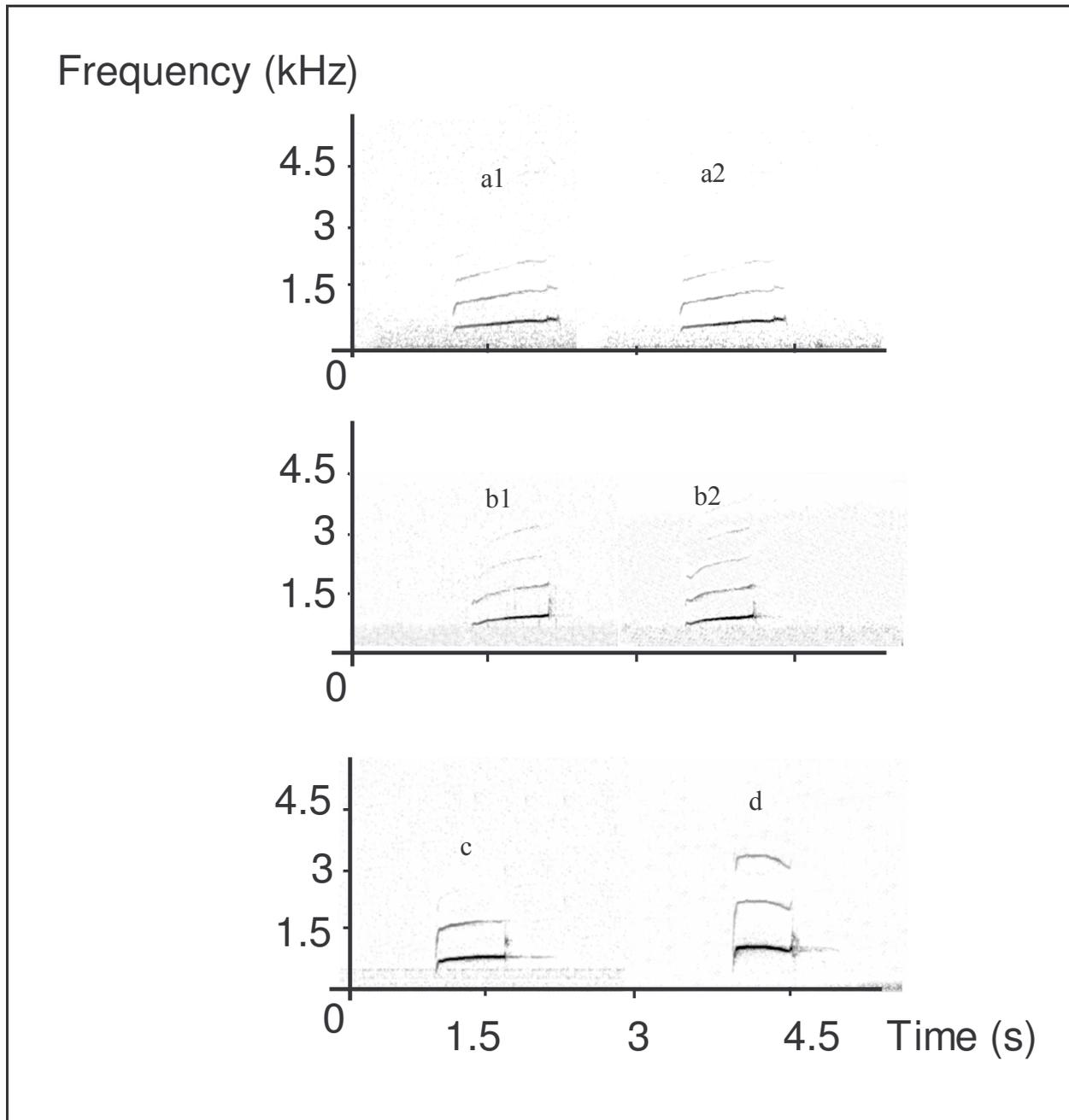
Neighbour-stranger discrimination has been far less studied in territorial non passerines with well-developed acoustic communication (exceptions include e.g. blue grouse *Dendragapus obscurus* Falls & Nicholl 1979; pukeko *Porphyrio p. melanotus* Clapperton 1987 and petrels: Bretagnolle 1996). A study of tawny owls *Strix aluco* (Galeotti & Pavan 1993) has shown that they respond differently to vocal signals (hoots) of neighbours and strangers played back at the boundary with the neighbour (the "usual" location). This result shows that tawny owls can discriminate familiar hoots from unfamiliar hoots. However, it is usually considered that playback paradigm using 4 stimuli (neighbour *versus* stranger at "usual" and "unusual" locations) is necessary to demonstrate neighbour-stranger discrimination (e.g. Falls 1982) – the subset of familiar-unfamiliar discrimination that combines location and individual identity information to elicit the behavioural difference underlying the dear enemy effect.

In this study, we experimentally test whether little owls *Athene noctua* can distinguish between a neighbour and stranger by using the established 4 stimuli playback discrimination paradigm. Therefore there were two categories of hoots (neighbour hoots *versus* stranger hoots), played from two different locations (the "usual" boundary *versus* the "unusual" boundary of the territory, i.e. the opposite side where no bird is usually present). Little owls are small nocturnal raptors that can occur at high local densities; their relatively long life (5-6 years) and high site fidelity to year-round territories (Juillard 1984; Exo 1992; Génot 2001) are factors likely to enhance strong vocal interactions between neighbours, therefore they are likely to benefit from the dear enemy phenomenon.

## METHODS

### STUDY SPECIES AND AREA

The little owl (Family Strigidae) is a territorial, resident, philopatric and monogamous nocturnal raptor (Génot 1992a; Exo 1992; Génot et al. 1997), usually inhabiting open fields (Van Nieuwenhuyse & Bekaert 2001; Perrus et al. 2002). Up to 22 types of vocalisations have been described; varying according to sex, age, and context (Exo & Scherzinger 1989), but two call types predominate: the male hoot and the chewing call (Exo 1984; Exo & Scherzinger 1989; pers. obs.). The male hoot is usually produced in strophes over the entire breeding season although vocal activity peaks in March (Génot 1992b; 2001). Females occasionally utter hoots but these are harsher and louder than male hoots, and emitted singly (Exo & Scherzinger 1989; pers. obs.). Moreover, females alone never spontaneously produce hoots. Both chewing calls and hoots are used by males in territorial contests, and in response to playback. However, in spring, the hoot is predominantly used (>90% of responses to playback in our study), though territorial responses that begin with hoots may sometimes finish with chewing calls. We thus focused on male hoots because they are used by males to defend their territories (Schönn et al. 1991). Hoots differ considerably between male little owls but show small intra-individual variations over time (see spectrogram 4 for a selection of male hoots). We were able to discriminate 300 spectrograms from 12 individual males with a success rate of 94% using discriminant analyses based on four frequency and four temporal parameters (Hardouin & Bretagnolle, in preparation, see Table 6).



**Spectrogram 4:** Comparison of hoot spectrograms from five different male little owls. The two upper hoots (a1 and a2) and the two middle hoots (b1 and b2) come from two different individuals (a and b) that were tape recorded twice the same year (respectively a1/a2 and b1/b2). The two bottom hoots (c and d) come from two different males that were tape recorded at the same location in 2002 and 2004.

Fieldwork was conducted from 2 April to 22 May 2002 and from 27 April to 19 May 2004 in a 350km<sup>2</sup> agricultural plain situated in western France (46°14'N, 00°24'W, WGS84), which is dominated by a system of intensive cereals, colza and spring-sown crops (maize, sunflower and pea). No trees or fragmented forests occur in this farmland, and little owls are restricted to villages, where they can find nest

cavities. The density of little owls in our study area averaged 0.49 pairs/km<sup>2</sup> but locally reach 1.53/km<sup>2</sup> (Bretagnolle et al. 2001).

#### GENERAL EXPERIMENTAL DESIGN

In order to demonstrate experimentally that little owls are able to discriminate between conspecifics, we played back a hoot to a territorial owner. Little owls normally hoot from a regular perching site (around 80% of use, pers. obs.), allowing us to be confident of the placing of the playback loudspeaker. The experimental design included two categories of hoots in two locations (Fig. 8), resulting in a total of four treatments: i) neighbour hoots (i.e. a familiar individual with which the tested male shares a territory boundary) *versus* ii) stranger hoots (an unfamiliar individual with which the tested male has never interacted i.e. it was recorded several kilometres from the subject, often in a different year); and iii) playback at the "usual" location *versus* iv) the "unusual" location (i.e. the opposite side where no bird is usually present: see Falls & Brooks 1975 for a similar procedure). As explained in the Introduction, studies with passerines have found: 1) playback of the neighbour stimulus from the "usual" location elicited less reaction than stranger stimulus from the "usual" location; and 2) neighbour stimulus from "unusual" location would elicit as strong a reaction as stranger stimulus from either location (Ydenberg et al. 1988).

For playback from the "usual" location the loudspeaker was placed at the mid point between the hooting sites of the subject and their neighbour (on average 50m, range 40-60m, between subject and loudspeaker). Since the hooting sites of little owls are spatially regular, we chose as the "unusual" location for the loudspeaker the diametrically opposite location (i.e. at 180° and at the same distance from the subject).

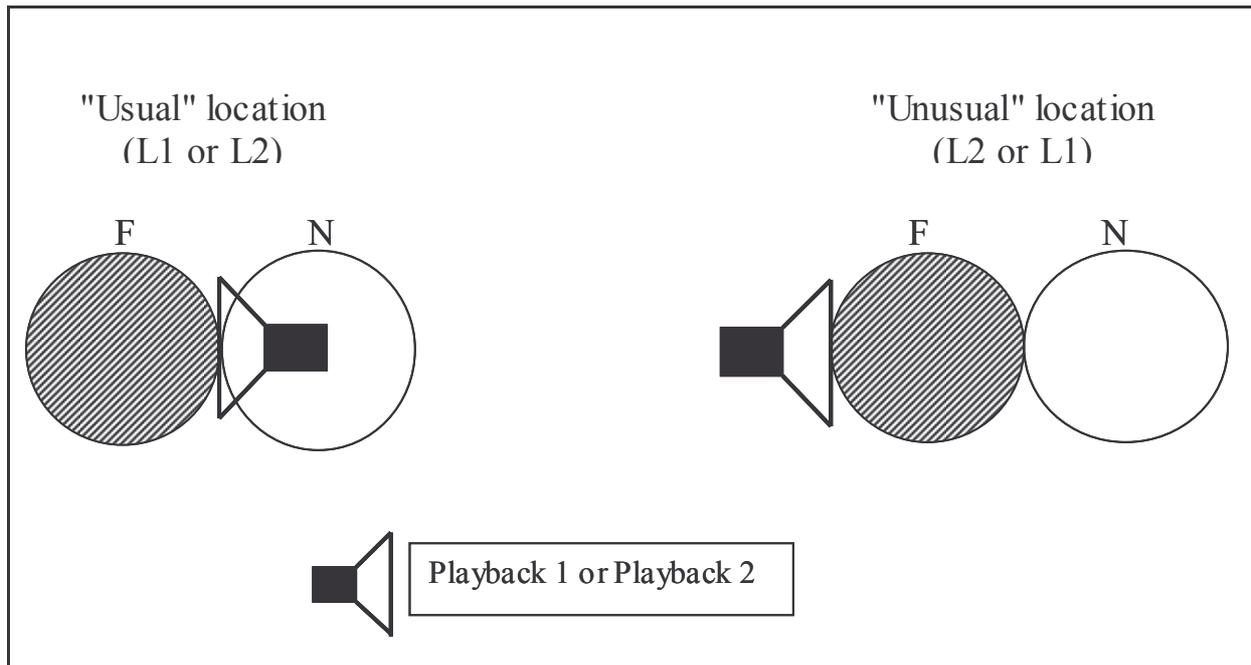


Figure 8: Description of the experimental design used in this study: Animal “F” is the subject (dashed circle), with its neighbour “N” on the right (empty circle). The loudspeaker is alternatively placed on the mid point between the subject and its neighbour N, which is the “usual” location, or on the opposite side (“unusual” location). The location order (Location 1 or 2) is randomly determined. See methods for further details.

#### PLAYBACK METHODOLOGY

Seven (in 2002) and 14 (in 2004) little owls were selected as subjects for the experiment. Each had a neighbour *c.* 100m distant. The 21 subjects and their respective neighbours were tape recorded prior to the experiment. Tape recordings were obtained by eliciting calling behaviour with playback (using hoots from non-neighbours that were not used in the experiment) and recorded with a Sennheiser MKH-815T directional microphone, connected to a Sony TC-D5M tape recorder. The recordings were always made close to owls (10-50m), from 8:00pm to 4:00am in good recording conditions (e.g. on windless nights). There was no consistent pattern in the distance at which playback stimuli were recorded in relation to stimulus category and therefore this was not a source of bias in our results.

In 2004, two subjects were located less than 200m from males used as a subjects in 2002: however inspection of spectrograms indicated that these males were different individuals between years. Stranger hoots were recorded (five in 2002, 14 in 2004) at different sites and in previous years and we carefully selected to have comparable

recording quality. Thus we limited the potential influences of pseudoreplication (Kroodsma 1989) and execution errors (McGregor et al. 1992a). We did not use as subjects neighbours, i.e. this was not a reciprocal design.

Playback tapes were prepared using Cooledit 3.0 trial version software and Audacity freeware in order to reduce background noise and homogenise each recording. Hoots were played back in the field using a Sony WM-EX12 cassette player connected to a Barthe Eduvoice Plus (23 W efficient power, frequency response 50-6000Hz  $\pm$  3dB) loudspeaker that was pointed towards the subject. All playbacks were played at the same volume as estimated by ear, approximating the loudness of a real hoot.

We conducted 42 tests (each test covered the four treatments), where each of the 21 males was tested twice (the term "round" is used to refer to this repeat in the text below) in order to take into account the intra-individual variation of the territorial response.

The two locations (the usual and the unusual locations) and the two hoot types (the neighbour and the stranger) provided four combinations of treatments (U, Un for locations, and N, S for playbacks). Each test consisted of these four successive treatments (Fig. 8): Location 1 (Playback 1 (P1), Silent period 1 (SP1)), Location 1 (Playback 2 (P2), Silent period 2 (SP2)), Location 2 (P1, SP1) and Location 2 (P2, SP2). The location order and the successive playback presentations for each location were randomly chosen in each test. Thus, if Location 1 was the "usual" location, then Location 2 was the "unusual" location, and vice versa. Similarly, if P1 was the stranger hoots, then P2 was the neighbour hoots, and vice versa. Each silent period (SP) was used for recording behaviour of the subjects, and lasted 5 minutes. To move the speaker between the two locations (c. 100 m apart) during an experiment, we used a car - disturbing the subject to a similar degree to the usual road traffic.

All playbacks contained exactly 10 hoots and lasted 38-67 seconds (mean $\pm$ sd=53.1 $\pm$ 7.3s for neighbours and 53.6 $\pm$ 5.3s for strangers), and did not differ

significantly ( $t=-0.13$ ,  $p=0.89$ ,  $t$ -test). Silences between hoots in playbacks were also similar to natural inter-hoot silences (respectively  $\text{mean}\pm\text{sd}= 4.32\pm 0.74$  s *versus*  $\text{mean}\pm\text{sd}=4.02\pm 1.13$ s between hoots, authors unpubl. data,  $t=-0.95$ ,  $p=0.34$ ). Playback began only after the subject was silent for 2 minutes. Also a minimum interval of 2 minutes without calling was required between each treatment (range 2-20 minutes) to allow recovery of the subjects. Therefore, a complete test lasted at least 24 minutes (at least 20 min of silence and four playbacks lasting on average 54 sec each). Playback experiments were conducted from dusk to dawn, as the probability of response did not decrease during the night (unpubl. data). Seven subjects did not respond to 2 or more treatments (5 did not respond to any, 2 others only responded to the last treatment), as we could not be sure that these males were present during playback (they could have been hunting), we excluded these seven tests. We repeated the tests at least two days after on the same individuals and they all responded during this second test where they received the same neighbour and different stranger hoots.

#### RESPONSES MEASURES AND STATISTICAL ANALYSIS

We quantified the vocal response to playback, and also measured the degree of agonistic behaviour during response with the following measures of responses: latency (time elapsed before first vocal response), length of response, call rate (i.e. number of calls uttered per minute) and number of flights. The “many-measures” approach (in our case, four) is potentially flawed as the measures are likely to be correlated (McGregor 1992) and we thus performed a principal component analysis (PCA) on the four responses variables. The first axis accounted for 52.4% of variance (Table 7), with all original variables being correlated with the first principal component (all  $>0.40$ , see Table 7). We thus used the scores of the first principal component of the PCA to perform statistical analyses on the degree of agonistic response.

**Table 7: Results of the principal component analysis performed on the four response parameters of little owl that were studied. Eigenvalues are showed in upper part and the matrix of correlation (correlation between response variables and principal components) in the lower part. See Methods for further details.**

	Component 1	Component 2	Component 3	Component 4
Eigenvalues	1.44	0.97	0.86	0.47
Proportion of variance (%)	52.4	23.7	18.9	5.0
Cumulative proportion (%)	52.4	76.1	95.0	100
Measures of response				
Time latency	0.91	-0.22	0.02	-0.33
Length of response	-0.79	0.38	0.40	-0.25
hooting rate	-0.68	-0.25	-0.66	-0.15
Number of flight	-0.40	-0.83	0.38	0.01

We used logistic regression (with mixed-effects approach) when analysing response ratio (under a binomial distribution), and Generalised Linear Mixed effect Models (GLMM) for PC1. Playback treatment (neighbour versus stranger, in two spatial locations; see methods), playback order (from the first to fourth treatment on each subject), effect of the repeated playback (interaction order\*treatment, i.e. the effect of treatment order in each test –repeated measures-), year, and the effect of the neighbour response (NR) on the subject (interaction treatment\*neighbour response, used only in the GLMM), were the fixed factors of the model. Round (i.e. the two replicated tests performed on each subject) was nested within subjects and treated as random variables in the model. Random variables are distinguished by the fact that we are not interested in their parameter values, but only in the variance they explain (reported in Results and Table 9). These models are particularly useful when the experimental design involves temporal pseudoreplication, i.e. repeated measures taken from the same individual and spatial pseudoreplication (e.g. nested designs) (Crawley 2002). PC1 scores were not normally distributed ( $D=0.208$ ,  $P=0.001$ ,

Kolmogorov-Smirnov test), and therefore we checked visually that the residuals of the model did not show any trends and were not correlated with fitted values.

We started with the global model (i.e. all explanatory variables and their interactions), and compared it with submodels from which we sequentially deleted non significant terms until we ended up with the minimal model. The model selection procedure was performed using the parsimony principle, based on the Akaike's information criterion (AIC): the lower the AIC value, the more parsimonious the model. We considered two models to be significantly different when difference between AIC was greater than 2 (Burnham & Anderson 2002). For testing hypotheses on the fixed effects we used an estimation method set to the maximum likelihood rather than the restricted maximum likelihood to ensure the test compares likelihoods based on the same data (Venables & Ripley 2002).

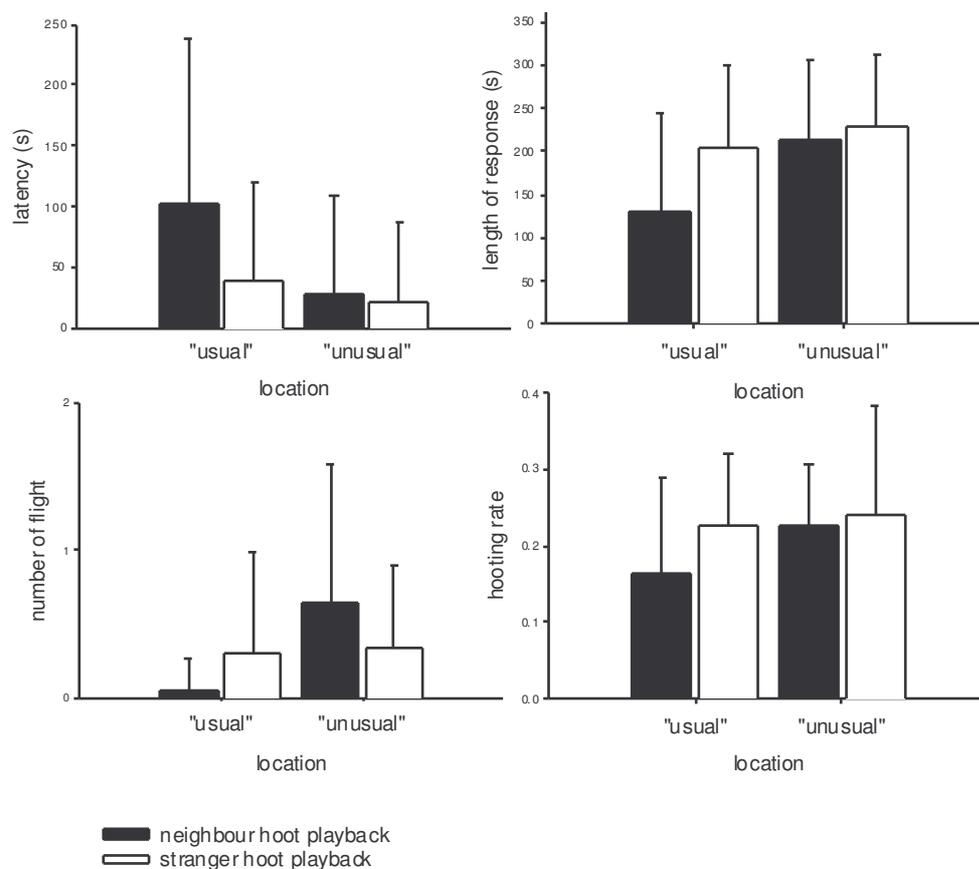
The freeware R 1.7.1 (Ihaka & Gentleman 1996) was used for all statistical analyses.

## RESULTS

### EFFECT OF TREATMENT ON THE RESPONSE RATIO TO PLAYBACK

Overall, response ratio to playback was high: 94.6% and 88.4% of responses were obtained respectively in 2002 and 2004 for all treatments (N=168 treatments –i.e. 4 treatments repeated for 42 tests, performed on 21 different individuals). Treatment was the most important factor in our results. The most parsimonious model had treatment as a single fixed factor (random factors: subjects (Intercept) =0.128, round in subject (Intercept) =0.08, residuals =0.99). Repeated playback (i.e. repeated measures) had no detectable effect (treatment\*order:  $F_{9,108} = 0.09$ ,  $p=0.99$ ), nor did playback order ( $F_{3,117} = 0.18$ ,  $p=0.90$ ) meaning that a playback did not influence response ratio in the following playback. Therefore we did not find evidence of a reaction threshold (found in some passerine species, Falls & D'Agincourt 1981). The

response ratio did not differ significantly between years ( $F_{1,19}= 1.23, p=0.28$ ) and there was no significant interaction between year and treatment ( $F_{3,120}= 0.34, P=0.79$ ). Response ratio was however significantly altered by the playback treatment ( $F_{3,123}= 4.96, P=0.002$ ): little owls responded significantly less to the neighbour in the usual location (73.8% of responses) than to the other three treatments (>95% of responses in all cases).



**Figure 9: Average ( $\pm$  SD) values of the four different response parameters given by male little owls in response to neighbour (black bar) or stranger (white bar) hoot playbacks, according to spatial location (on the X axis): "usual" and "unusual" locations between territories.**

FACTOR	numDF	denDF	F-value	p-value
Treatment	3	122	12.8	<0.0001
Year	1	19	3.6	0.07
Neighbour response	1	122	2.5	0.11

**Tableau 8: ANOVA results of the linear mixed-effects model with columns numerator degrees of freedom (numDF), denominator degrees of freedom (denDF), F-values, and P-values for Wald tests for the terms in the model.**

EFFECT OF TREATMENT ON THE INTENSITY OF  
TERRITORIAL RESPONSE

The four response measures show a consistently lowest response to neighbour hoots from the usual location (Fig. 9) and the same is true for the single measure of response obtained through the Principal Component Analysis (PC1) (Fig. 10). The most parsimonious model had treatment, year and neighbour response as factors (Table 8, Table 9). The intensity of territorial response (PC1) was significantly affected by treatments (Table 8), but was not affected by either the order of playback ( $F_{3,116} = 0.21$ ,  $p=0.88$ ,  $N=168$ ) or the repeated term (treatment\*order effect:  $F_{9,107} = 1.08$ ,  $p=0.37$ ), suggesting there was no effect of repeated playback. A slight difference in territorial response appeared between years (Table 8), but there was no interaction between year and treatment ( $F_{3,119} = 0.95$ ,  $p=0.41$ ). As for the response ratio, male little owls reacted significantly more to stranger hoots from the "usual" location than to the neighbour hoots (Fig. 10, Table 9). They were, moreover, strongly influenced by the location of the neighbour hoots playback (Fig. 10, Table 9). In addition, no significant difference in the response could be detected to either neighbour or stranger hoots coming from the "unusual" location (t-value=-0.47,  $p=0.63$ , Fig. 10). Lastly, in many cases, neighbours responded to the playback, but they did not influence the response of the subject (Table 8) whatever the treatment involved (treatment\*NR:  $F_{3,104} = 1.00$ ,  $p=0.39$ ).

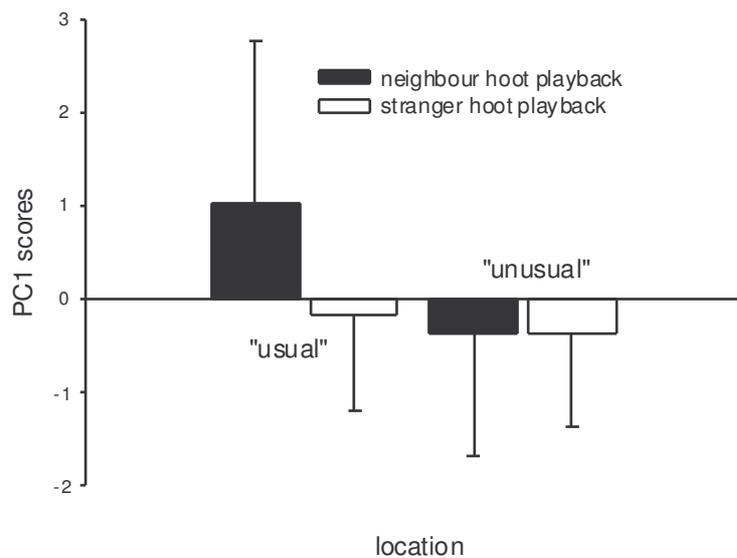


Figure 10: PC1 scores of the Principal Component Analysis made on the four responses parameters according to the hoot playback: neighbour (black bar) or stranger (white bar) in two locations (on the X axis).

Table 9: Results of the linear mixed-effects model fitted by maximum likelihood, with parameter estimate (i.e. fixed effects estimates), approximate standard error, denominator degrees of freedom, ratios between the estimates and their standard errors (t-value), and p-value from a t distribution for the fixed effects table. For random effects, the estimate of the residual standard deviation and the standard deviation of the random effects (Intercept) are provided.

Fixed effects	Estimate	Std.Error	DF	t-value	p-value
treatment U <sup>1</sup> /S <sup>3</sup> vs. U <sup>1</sup> /N <sup>4</sup>	-1.13	0.27	122	-4.05	0.0001
treatment Un <sup>2</sup> /N <sup>4</sup> vs. U <sup>1</sup> /N <sup>4</sup>	-1.45	0.27	122	-5.22	<0.0001
treatment Un <sup>2</sup> /S <sup>3</sup> vs. U <sup>1</sup> /N <sup>4</sup>	-1.58	0.28	122	-5.67	<0.0001
Year 2004 vs. 2002	0.44	0.24	19	1.78	0.09
Neighbour response (0) <sup>5</sup> vs. NR(1) <sup>6</sup>	-0.33	0.21	122	-1.58	0.11
Random effects	Intercept	Residual			
Subjects	0.27				
round in subjects	0.06	1.25			

Note: independent response measures, PC1.

<sup>1</sup>"U": usual location; <sup>2</sup>"Un": unusual location; <sup>3</sup>"S": stranger hoot presentation; <sup>4</sup>"N": neighbour hoot presentation; <sup>5</sup>NR(0): Neighbour did not respond; <sup>6</sup>NR(1): Neighbour responded.

## DISCUSSION

Vocal individuality has been widely documented in birds: it has been reported in at least 136 species (Stoddard 1996). Most territorial signals studied so far have revealed individual discrimination capabilities, which require a sufficiently complex signal within parameter space for individual variations, and a brain that can integrate these variants (Bradbury & Vehrencamp 1998). Individual differences in calls or songs can be coded in temporal aspects, fundamental frequency and harmonic structure (Weary 1989; 1996), and have been related to individual discrimination in passerines (review in Lambrechts & Dhondt 1995) and non passerine birds, particularly seabirds (e.g.. Bretagnolle 1996).

Owl hoots are used by males in territory settlement (defence against competitors or rivals) and mate attraction (Ritchinson et al. 1988; Ganey 1990) whereas other calls are used by males and females for defence against predators (McKell Sproat & Ritchinson 1994). Thus the use of vocalizations in owls appears to be comparable to that reported for most passerines (Catchpole & Slater 1995). Individual differences in owl hoots have been reported (e.g. tawny owl, Galeotti & Pavan 1991; saw-whet owl *Aegolius acadicus*, Otter 1996), but the discrimination ability of these birds has been investigated only once (Galeotti & Pavan 1993). In their study, tawny owls were shown to distinguish between familiar and unfamiliar hoots: both males and females increased their hooting frequency and decreased latency to hoots in response to unfamiliar birds (Galeotti & Pavan 1993). However, our study is, to our knowledge, the first experimental demonstration that owls are able to discriminate a subset of familiar and unfamiliar hoots that is important in territory defence, namely hoots of neighbour *vs.* stranger. Specifically, we found that male response to a neighbour's hoots from that neighbour's usual location was significantly reduced compared to a stranger's hoots from the same location. Also, males responded equally strongly to hoots from both neighbours and strangers from an unusual location. Therefore, little owls have developed the ability to discriminate between the hoots of neighbour and

stranger males, in accordance with the theoretical predictions (Ydenberg et al. 1988) of the dear enemy hypothesis.

In all studies that use the same playback paradigm that we used, the unusual location (sometimes termed the incorrect boundary) for playback has necessarily been arbitrarily determined. Therefore we cannot exclude the possibility that the loudspeaker was actually within the focal bird's territory. However, in the white-throated sparrow *Zonotrichia albicollis* (Falls & Brooks 1975) and the song sparrow *Melospiza melodia* (Stoddard et al. 1991), playback elicited more similar responses from unusual and centre of territory locations than either compared to usual locations (Stoddard 1996). This suggests that variation in the exact position of the unusual location would not produce qualitatively different conclusions.

Thus, neighbour-stranger discrimination is an "economic system" of territory defence that potentially saves physiological costs by minimising the energy expended on aggressive acts and prevents escalated contests between neighbours as well as decreasing time lost and predation risk. The sedentary nature and site fidelity of little owls enhances the potential selective advantage by minimising costs of territoriality in high density local populations with a stable social composition. Discrimination capacity could develop with increasing population density and with experience, as a recent study in chickadees suggests (Phillmore et al. 2003).

The question of the specific mechanisms underlying discrimination is interesting (e.g. Bee & Gerhardt 2001) and in the future, it would be interesting to test whether little owls can discriminate between neighbours by using a neighbour/neighbour playback paradigm (e.g.. Stoddard 1996).

To conclude, our study provides the first indirect evidence of learning capacity in a territorial context for an owl. Neighbour-stranger discrimination is well established in passerines (Lambrechts & Dhondt 1995), which learn their calls and songs, and therefore have the cognitive capacities to learn signal properties allowing individual discrimination. Indeed, it has been suggested that associative learning (instead of, or

in addition to, habituation) can be involved in this level of discrimination (Wiley 2005). One piece of evidence suggests that, unlike the passerines, owls apparently do not learn their hoots (Appleby & Redpath 1997). Hence, the evidence we provide here for neighbour-stranger discrimination in an owl, suggests that at least some non passerines also have the ability to detect, memorize and learn particular acoustic details in hoots, which may be furthered by high individual differences in hoots (Wiley 2005). We suggest that little owls developed this ability in response to the constraints of nocturnal behaviour combined with strong territorial behaviour due to high levels of competition for nest sites, which appear to limit population size in this species (Van Nieuwenhuyse et al. 2001).

## **SYNTHÈSE DES RÉSULTATS DE L'ARTICLE 2**

Les mâles de Chevêches d'Athéna sont donc en mesure de discriminer un mâle voisin d'un non voisin sur la base de ses hululements, les résultats obtenus sont en accord avec les prédictions de la théorie du « cher ennemi ». En particulier, lorsque les hululements du voisin étaient diffusés à sa position habituelle, la réponse territoriale des sujets était moins intense que lorsque les hululements étaient diffusés en position inhabituelle. Les réponses territoriales sont alors aussi fortes que lors de la diffusion des hululements d'un mâle non voisin (quelque soit la position qu'il occupe). La diminution des réponses envers son voisin réduit potentiellement les coûts induits par la territorialité, seulement si celui-ci demeure dans son territoire.

En conséquence, cette étude suggère que les rapaces nocturnes sont en mesure de détecter et de mémoriser certaines caractéristiques du hululement.

Cette capacité jusqu'alors inconnue chez les rapaces nocturnes, permet donc, du moins chez les Chevêches, l'identification des opposants durant les conflits territoriaux. Cette compétence est vraisemblablement associée à une détection des paramètres fréquentiels et/ou temporels du hululement, ce qui suggère l'utilisation de ces composants et de leurs variations lors des conflits territoriaux dans le but de jauger la capacité compétitive des mâles.

Pour le vérifier, il convient cependant de relier les variations des composants du hululement à un trait phénotypique des mâles et également de tester si les mâles sont en mesure de les détecter.

L'article 3 propose d'analyser cet aspect du hululement et de tester la capacité de détection des variations du hululement chez le Hibou petit-duc

### INTRODUCTION DE L'ARTICLE 3

Dans un contexte territorial, il est en effet prédit que les variations d'un signal territorial peuvent refléter la capacité compétitive. On s'interroge sur les relations qui existent entre les caractéristiques du signal et la capacité compétitive des mâles ; ce qui revient à se demander si la structure fine de la vocalisation contient une information sur la capacité compétitive des mâles de rapaces nocturnes plutôt que la manière dont elle est utilisée ? Chez les oscines, Todt & Naguib (2000) démontrèrent que le timing relatif des signaux vocaux donné en réponse par deux participants dans un échange vocal et l'utilisation de patrons spécifiques de chants en réponse à l'opposant pouvait avoir une très grande importance dans la communication. Cependant la relation entre divers styles de chants ou le type d'interactions vocales et les conséquences soit de la qualité du mâle ou de son aptitude phénotypique sont peu claires et demeurent inexplorées.

La structure spectrale fine des hululements et la manière dont les caractéristiques acoustiques peuvent être formées par sélection à travers la compétition mâle-mâle est le thème central de cet article.

Pour répondre à l'hypothèse selon laquelle la sélection, à travers la capacité compétitive des mâles, peut être la source de l'évolution des caractéristiques du hululement, qui pourrait être elles-mêmes reliées à un facteur qualitatif : Quatre conditions devaient être remplies (Ten Cate *et al.* 2002) :

- 1) L'existence de variations inter individuelles dans le hululement
- 2) Cette variation doit être corrélée avec un ou plusieurs aspects de la capacité compétitive tels que la masse, la taille, la condition corporelle etc.. (i.e. variations qualité dépendantes)
- 3) Seuls les individus ayant la capacité compétitive la plus forte pourront produire les variants du signal.

- 4) Les receveurs du signal, dans ce cas les mâles, doivent percevoir la variation/l'asymétrie et adapter leur réponse en fonction de l'asymétrie perçue.

Dans l'introduction, nous avons brièvement introduits les variations qualité-dépendantes des paramètres acoustiques, regroupés sous le terme **indicateur**, ceux-ci ont en effet été identifiés chez de nombreux taxons, tels que les reptiles, les oiseaux ou les mammifères. Dans une étude récente sur les tortues (*Testudo hermanni* and *marginata*), le taux de chant, la modulation de fréquence et la durée du cri étaient reliés à la condition et à la taille des mâles, de plus cet indicateur est actuellement utilisé par les femelles durant le choix du partenaire (Sacchi *et al.* 2003, Galeotti *et al.* 2005). Chez les mammifères terrestres, les résonances du tractus vocal (appelées les formants) sont des indicateurs valables de la taille corporelle des cris de nombreuses espèces (chez les Macaques rhésus *Macaca mulatta* : Fitch 1997, les chiens *Canis familiaris* : Riede & Fitch 1999, Cerf élaphe *Cervus elaphus* : Reby & McComb 2003), démonstration d'une conséquence directe des contraintes physiques inhérentes à la production vocale.

Chez les oiseaux, l'élongation trachéale, une adaptation anatomique similaire qui confère un tractus vocal plus long et des fréquences de formants plus basses, a été identifiée chez près de 60 espèces, il est également interprétée comme un mécanisme sexuellement sélectionné d'exagération de la taille apparente (Fitch 1999). Ceci suggère de fortes pressions de sélections qui s'exercent sur les indicateurs de taille dans la communication acoustique. Cependant, est-ce que les oiseaux utilisent les formants comme indicateurs de la taille des émetteurs de la même espèce ? La réponse n'est pas encore connue. Divers types de relations entre le phénotype des émetteurs et la structure temporelle et fréquentielle fine des cris sexuels ont été observées chez certaines espèces. Ainsi chez le pétrel bleu *Halobaena caerulea* la vitesse à laquelle le cri est produit est positivement corrélé avec la masse corporelle (Genevois & Bretagnolle 1994). De même chez la huppe fasciée *Upupa epops* le

nombre de strophes du cri sexuel du mâle est positivement corrélé avec sa condition corporelle (Martin-Vivaldi *et al.* 1998, 1999). Chez les mâles de pétrel des neiges *Pagodroma nivea* encore, la fréquence fondamentale des cris est négativement corrélée avec sa masse corporelle (Barbraud *et al.* 2000). Enfin, chez la tourterelle turque *Streptopelia decaocto* le nombre de modulations de fréquences des strophes du roucoulement est positivement corrélé avec sa masse corporelle (Ten Cate *et al.* 2002). La diversité de ces corrélations suggère que les cris sexuels chez certains non passereaux sont bien des **indicateurs**, révélant durant les conflits territoriaux ou encore durant le choix du partenaire, la qualité des mâles. Cependant, à ma connaissance seule l'étude portant sur la tourterelle turque a actuellement démontré que la modulation de fréquences était perçue par les mâles durant les conflits territoriaux.

Dans cette étude, nous avons donc tenté de relier certains attributs phénotypiques des mâles à la structure temporelle et/ou fréquentielle du hullement du Hibou petit-duc. En utilisant des hullements resynthésés, nous avons testé si les mâles étaient en mesure d'utiliser cette information durant les conflits territoriaux. Les hypothèses émises sont les suivantes : 1) les mâles vont adapter leurs réponses territoriales en fonction des différentes classes de repasses, simulant des mâles de qualités variables ; 2) les mâles peuvent modifier leurs paramètres acoustiques (i.e. fréquentiels et/ou temporels) en lien avec les différentes repasses simulant des mâles de qualité variables.

## **MALE SCOPS OWLS OTUS SCOPS RESPOND TO CONDITION-RELATED FREQUENCY VARIATION IN INTRUDERS' HOOTS**

LOÏC A. HARDOUIN, DAVID REBY, CHRISTIAN BAVOUX,  
GUY BURNELEAU AND VINCENT BRETAGNOLLE

During territorial contests, male scops owls give calls composed of a downward frequency shift followed by a stable plateau. We found that the hoot frequency contour was negatively correlated with the body condition of the vocalizer. We shifted the frequency contour of natural hoots in order to create re-synthesized calls corresponding to individuals of varying body condition, and used these stimuli in playback experiments simulating intrusion into the territory of established breeders. Males responded less intensely when played hoots simulating intruders in better condition, showing that they perceived the condition-related variation in the frequency contour. Moreover, most males responded differentially by giving hoots in which the frequency of the plateau segment was relatively lower in response to playbacks simulating better condition males. Finally, the extent to which males differentially decreased the frequency of their plateau was correlated with their apparent body condition. To our knowledge this study constitutes the first evidence that birds (1) assess the quality of their opponents using the frequency contour of their calls, (2) alter the frequency contour of their response according to the condition advertised in the rival calls, and (3) the extent of this frequency alteration is dependent on the quality of the caller.

In revision in *The American Naturalist*

## INTRODUCTION

In passerines songbirds, it is well established that the diversity of the song repertoire has the potential to provide information on male quality during inter- and intrasexual interactions (Catchpole & Slater 1995; Searcy & Yasukawa 1996), and relatively few studies have revealed equivalent roles for individual acoustic components of the songs (with exception of Vallet *et al.* 1998; Drăgănoiu *et al.* 2002; Leitão & Riebel 2003). In contrast, the vocal repertoire of non-passerine birds is typically characterised by the absence of complex songs (Catchpole & Slater 1995), and male sexual calls tend to be limited to a small number of highly stereotyped call types (Bretagnolle 1996; Miller 1996). The more stereotypical nature of vocal signals means that quality-related information is more likely to be coded in the variation of the acoustic components that compose the acoustic structure of the calls (e.g. the fundamental frequency, the vocal tract resonances, the amplitude etc...), reflecting anatomical or physiological constraints associated to the production of these specific components (as shown in mammals; e.g. Reby & McComb 2003). However this area remains under-investigated, and while a several correlations between attributes and acoustic parameters have been identified (Genevois & Bretagnolle 1994; Beani & Dessì-Fulgheri 1995; Leonard & Horn 1995; Martin-Vivaldi *et al.* 1998; 2000; Barbraud *et al.* 2000), only a handful of studies have demonstrated that the particular acoustic parameters identified are actually used by listeners in either female choice or male-male competition contexts (as evidenced in a recent review by Ten Cate *et al.* 2002). One such example is found in collared doves *Streptopelia decaocto* where the proportion of frequency-modulated elements (*vs.* non frequency-modulated elements) in the coos is positively correlated with body weight and where males respond significantly more strongly to playbacks that contain modulated elements coos (Slabbekoorn & Ten Cate 1997; 1998).

Nocturnal raptors have extraordinarily acute auditory senses (Mikkola 1983) and are likely to rely predominantly on acoustic communication for mutual assessment. In all

species, males are territorial (König *et al.* 1999) and give calls (“hoots”) in the context of mate attraction and territory acquisition and maintenance (little owl *Athene noctua*: Schön *et al.* 1991; Japanese brown masked owls *Ninox scutulata japonica*: Oba 1996; tawny owls *Strix aluco*: Galeotti 1998). Studies investigating whether hoots provide information on caller quality in tawny owls *Strix aluco* have shown that the inter-hoot interval indicated male Resource Holding Potential (RHP) while the duration of the hoot and the frequency range of its first note appeared to reflect territory quality and parental ability (Galeotti 1998). Another study on the same species has shown that the highest frequency of hoots was negatively correlated with parasitic loads (Redpath *et al.* 2000). However, neither study investigated whether male owls effectively perceived these quality-related cues during territorial contests.

In this study, we provide a detailed description of the acoustic structure of hoots given by male scops owls *Otus scops* in the context of territorial contests. Hoots are short, high-pitched and highly stereotyped calls given in long series by both intruders and territorial males (Koenig 1973; Galeotti *et al.* 1997a). We investigate whether the temporal structure and/or the frequency structure of owl hoots convey information on the phenotypical attributes of the callers. We then use playback of re-synthesized hoots in order to assess whether males perceive this information during territorial contests. We hypothesized that, when played hoots representative of males of varying quality, territorial males should adapt their territorial response to the apparent quality of the male conveyed in the playback. We also predicted that when males hoot in response to the playback, they should vary the acoustic parameters of their responses in relation to the apparent quality advertised by the caller in the playback.

## RELATIONSHIPS BETWEEN ACOUSTIC PARAMETERS AND PHYSICAL ATTRIBUTES

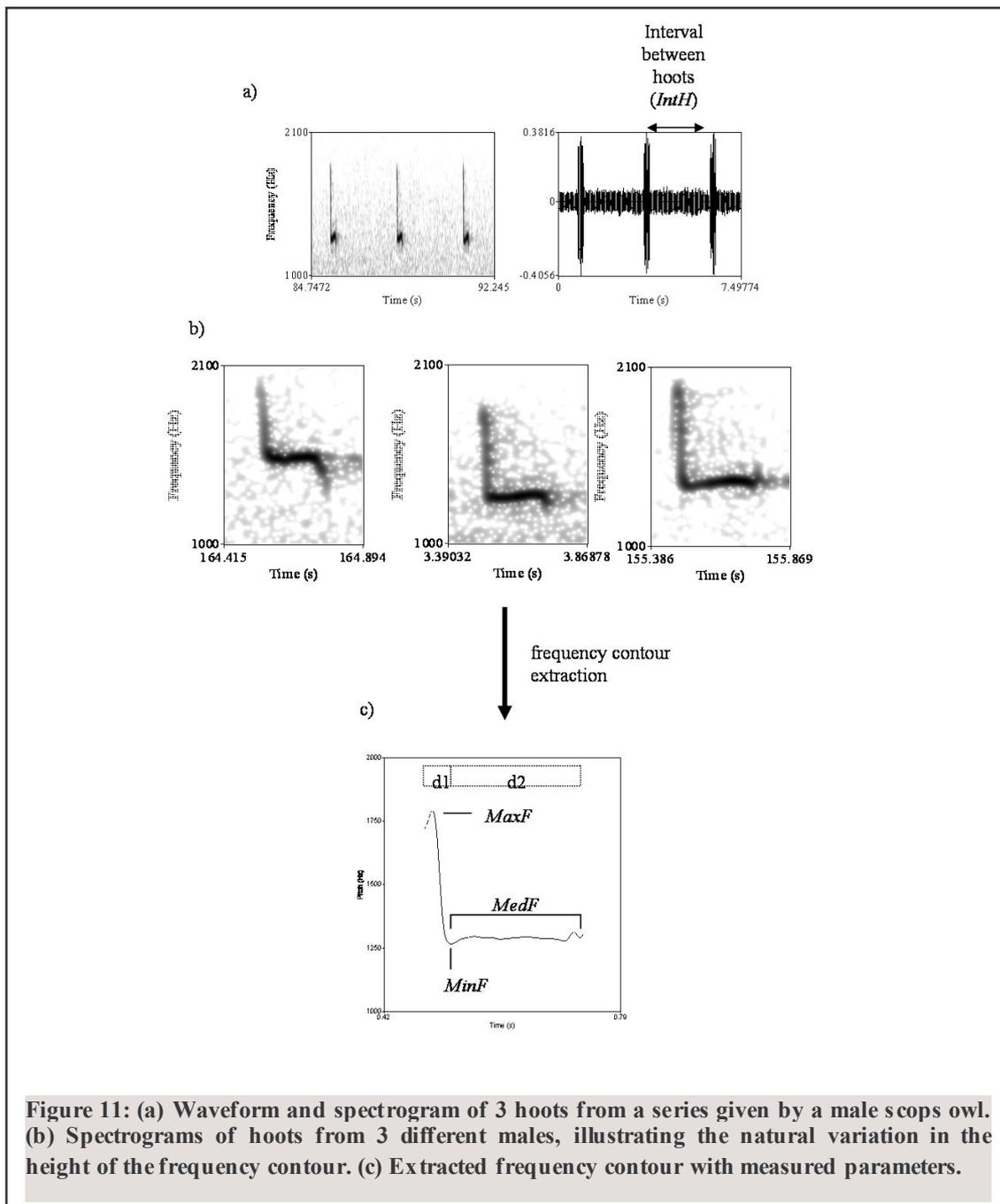
### STUDY AREA AND ANIMALS

Our study was conducted on the Isle of Oléron (area: 175km<sup>2</sup>; 45°57'N – 01°18'W, Western France) as part of a long-term study of scops owls started in 1981 by C.B. & G.B. under a license delivered by the CRBPO, *Muséum National d'Histoire Naturelle* (Bavoux *et al.* 1991; Bavoux 1999). The island's habitat is very heterogeneous with three principal habitats: marshes (24.6%: mainly old salt-water marshes), wooded zones (21.1%: mainly pine forests), and residential areas (18.3%). The population density, estimated using a standardized playback protocol on 185 plots, ranges between 128 to 252 singer males between 2000 and 2005 (where local density can reach 5 males / km<sup>2</sup>). The study species is present on the island from April to September. Hatching occurs from June to July and fledging around 24 days after hatching. The territorial activity starts as soon as males arrive on the breeding sites, decreases during the rearing period (between July and August males sing less spontaneously but remain quite reactive to playbacks) and occasionally resumes when chicks are dispersing until migration in October.

Seventeen breeding pairs were caught in nest box traps in June and July of 2003 & 2004, at the same stage of the reproductive period (approximately 10 days after hatching). Males were identified from the absence of a brood patch (systematically present in breeding females, Bavoux *et al.* 1993), weighed with a 0.1g precision, and their wing lengths were measured with a 1 mm precision. They were ringed, equipped with a VHF transmitter (Biotrack<sup>TM</sup>PIP, 2.1% of bird body weight) and released on average 20mn after catching. Male body weight ranged between 69.9 and 86.1g, (mean±SD = 77.1 ± 4.1; N = 17). We used the residuals of the regression of body weight on wing length as an index of body condition (Jakob *et al.* 1996). This index is referred to as "condition" in the rest of the paper.

## SOUND RECORDING AND ANALYSIS

We recorded 31 series of 5 to 50 hoots from 19 males (total: 897 hoots) between 2003 and 2004, including the 17 males for which we had biometrical data. These 17 males were recorded at night, and identified using a Yaesu FT817 receptor and a Yagi flexible antenna to ensure that we did not incorrectly identify males' recordings. We elicited hooting by broadcasting a series of territorial hoots from an unfamiliar male recorded in 2002, 75 km away from the study site. Calls were recorded on CrO2 tapes using a Sennheiser MKH 815 T shotgun microphone and a Sony TCD 5M recorder, digitized (22kHz sampling rate, 16 bits amplitude resolution) using a Maestro 3 CC SoundBlaster compatible card onto a Dell Inspiron 8100 PC, and edited and bandpass filtered (Hann Band: min = 1000Hz, max = 2200Hz) using PRAAT 4.3.04 (Paul Boersma & David Weenink, University of Amsterdam, The Netherlands). For each hoot series, we measured the interval between consecutive hoots (*intH*) directly on the waveform using the cursors in PRAAT (figure 11a). The frequency contour of calls from each individual was extracted using the "to pitch cc" command with the following settings: time step: 0.01, silence threshold: 0.10, Minimum F = 1000Hz, maximum F = 2000Hz. The output files were exported to an Excel spreadsheet. Hoots are disyllabic calls composed of a downward frequency shift followed by a stable plateau (figure 11b; 11c). The following parameters were extracted from the frequency contour: the maximum frequency of the contour *maxF* (achieved at the onset of the downward shift), the minimum frequency of the contour *minF* (achieved at the beginning or at the end of the plateau), the median frequency of the plateau *medF*, the duration of the downward shift *d1* and the duration of the plateau *d2* (figure 11c) and are reported in table 1. In order to assess the relationship between the biometric measures associated to the quality of the males and the variables characterizing the temporal and frequency structure of their vocalizations, we used between 11 and 50 hoots (mean $\pm$ sd = 36.5  $\pm$  11.9 hoots) for each of the 17 males for which we had biometrical data, recorded as close as possible to the capture date (range 0-12 days). We ran simple and multiple linear regressions (Weighted Least



**Figure 11: (a) Waveform and spectrogram of 3 hoots from a series given by a male scops owl. (b) Spectrograms of hoots from 3 different males, illustrating the natural variation in the height of the frequency contour. (c) Extracted frequency contour with measured parameters.**

Square) using acoustic characteristics ( $minF$ ,  $medF$ ,  $maxF$ ,  $d1$ ,  $d2$  &  $intH$ ) as predictor variables and the caller body condition as the outcome variable. All statistical analyses were conducted using R 2.2.0 (Ihaka & Gentleman 1996).

#### PHYSICAL CORRELATES OF ACOUSTIC PARAMETERS

There were highly significant individual differences in the acoustic structure of hoots between males (MANOVA:  $F_{18,878} = 52.3$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 897$ , see table 10 for univariate ANOVAs).

Table 10: For each of the six acoustic parameters: inter-individual differences (ANOVA) and relationship with the index of condition (residuals of the regression of body weight on wing length) in multiple and simple regressions.

	mean±SD	ANOVA			Multiple regression (N=17)			Simple regression (N=17)			
		$F_{18,878}$	$P$		$t$	$P$		Adj. $R^2$	$t$	$P$	
Frequency parameters (Hz)											
<i>maxF</i>	1730.4±93.9	60.4	<0.001	***	-2.28	0.04	*	0.68	-5.9	<0.001	***
<i>medF</i>	1358±93.3	250.6	<0.000	***	-2.01	0.07		0.3	-2.8	0.01	*
<i>minF</i>	1311.7±76.2	138.6	<0.001	***	-2.08	0.06		0.39	-3.3	0.004	**
temporal parameters											
<i>d1</i> (ms)	41.1±11.7	2.9	<0.001	***	0.63	0.53		0.03	-1.23	0.23	
<i>d2</i> (ms)	197.6±27.6	2.9	<0.000	***	0.77	0.45		-0.03	-0.6	0.52	
<i>intH</i> (s)	2.46±0.23	25.8	<0.001	***	-1.14	0.27		-0.02	-0.8	0.43	

The multiple regression showed that the model based on a linear combination of the acoustic parameters was a good predictor of the body condition ( $F_{6,10}=6.57$ ,  $Adj.R^2=0.67$ ,  $P=0.004$ ). Body condition was negatively correlated with each of the frequency parameters, *maxF* being the best predictor of male body condition (multiple regressions, table 10). Using simple regressions, we found that, when considered separately, all the frequency contour parameters (*minF*, *maxF* and *medF*), but none the duration parameters (*d1*, *d2* & *intH*) were significant predictors of the condition of the caller (simple regressions, table 10). These results show that the frequency parameters reflect body condition, with males in better condition giving vocalizations with an overall lower frequency contour.

## PLAYBACK EXPERIMENTS

### RE-SYNTHESIS OF PLAYBACK STIMULI

In order to investigate whether territorial males perceive (and use) condition-related variation in the height of the frequency contour, we re-synthesized hoot sequences in which the frequency contour was shifted by  $\pm 20\%$  or  $\pm 5\%$  (Figure 12). We re-synthesized naturally occurring sequences from 10 different males. Each sequence contained 20 hoots, and had an average duration of  $54 \pm 5$  s (ranges between 45 - 61s; all these sequences originated from our 2003/2004 database, see details of recording and digitizing procedures in section "Sound recordings and analysis". Using PRAAT, we extracted the frequency contour ("PitchTier") and the intensity envelope ("IntensityTier") of each hoots, and then multiplied its frequency contour by a factor *k*. Since we used maximum frequency (*maxF*), the best predictor of body condition, as a reference for our re-synthesis, *k* was calculated as the ratio of the intended maximum frequency over the maximum frequency of the exemplar. Intended maximum frequency values were 1500Hz (-20%), 1620Hz (-5%), 1780Hz (+5%) and 1900Hz (+20%). These values represent the range of natural variation of the frequency contour in our population, and mimic individuals with very good condition (-20%), slightly higher than average condition (-5%), lower than average

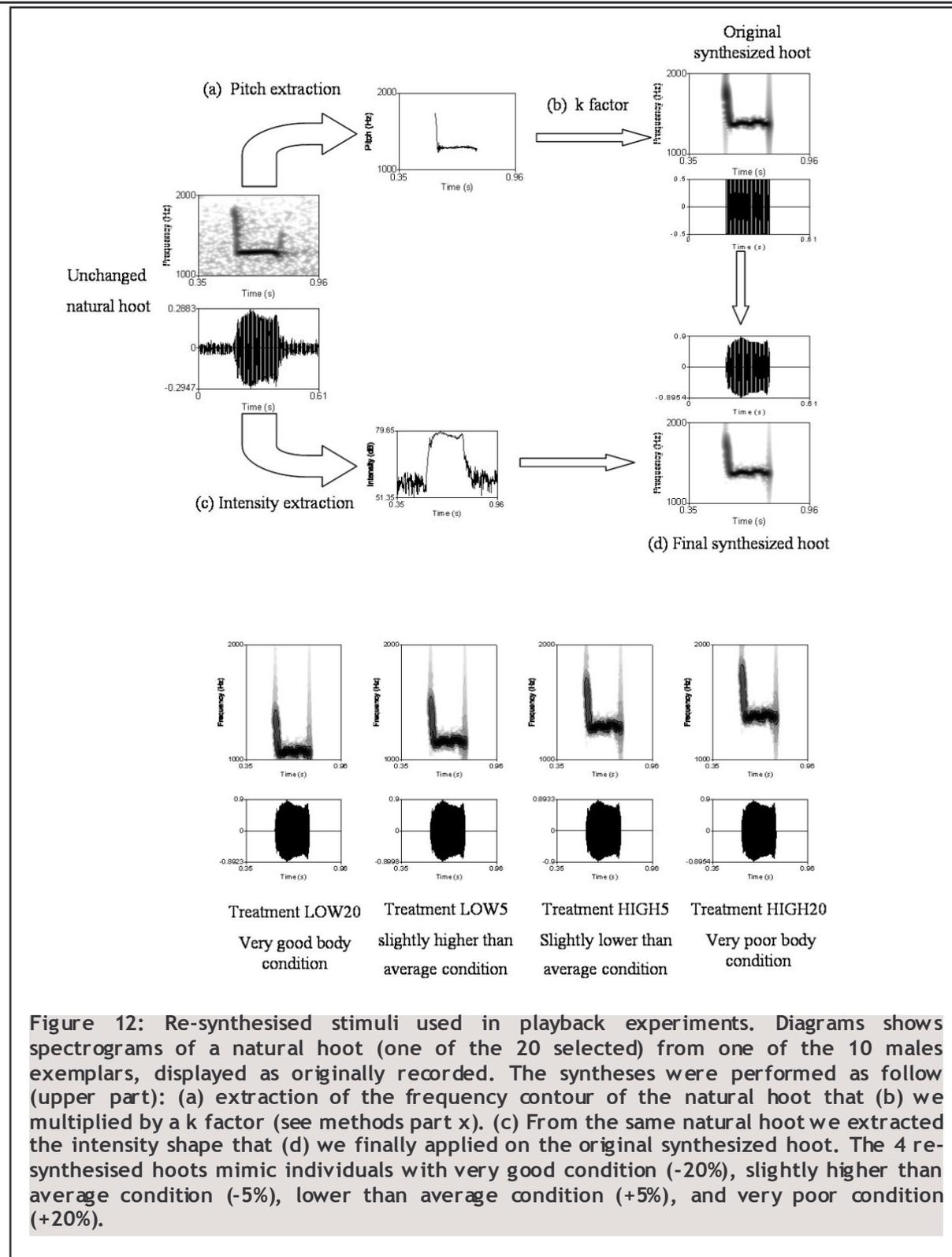


Figure 12: Re-synthesised stimuli used in playback experiments. Diagrams shows spectrograms of a natural hoot (one of the 20 selected) from one of the 10 males exemplars, displayed as originally recorded. The syntheses were performed as follow (upper part): (a) extraction of the frequency contour of the natural hoot that (b) we multiplied by a k factor (see methods part x). (c) From the same natural hoot we extracted the intensity shape that (d) we finally applied on the original synthesized hoot. The 4 re-synthesised hoots mimic individuals with very good condition (-20%), slightly higher than average condition (-5%), lower than average condition (+5%), and very poor condition (+20%).

condition (+5%), and very poor condition (+20%) (Figure 12, listen CD track 7 for an exemplar of +20% and track 8 for an exemplar of -20%). A sine wave signal was re-synthesized on the bases of the rescaled frequency contour (“To sound (sine)” command), and the original intensity envelope was

reapplied to the signal, creating a rescaled, natural sounding, stimulus. This resulted in four variants for each exemplar in which only the frequency contour had changed (the intensity, the duration and the inter-hoots spacing remained unchanged).

#### PLAYBACK PROTOCOL

The playbacks consisted of two independent trials (20% and 5% trials), in which pairs of body condition variants from the same exemplar were contrasted (very good condition: -20% and very poor condition: +20% variants contrasted in the 20% trial, and higher than average condition: -5% and lower than average condition: +5% variants contrasted in the 5% trial). The 20% trial was carried out on 30 individuals between the 25<sup>th</sup> of May and the 1<sup>st</sup> of June 2005 and the 5% trial was carried out on 17 individuals between the 2<sup>nd</sup> and 4<sup>th</sup> of June 2005. Playbacks of natural calls were used to locate males between one and two days prior to the actual playback experiment. All playbacks were given during the night. Within each trial, the two variants of the same exemplar were played 8 minutes apart to the same territorial male, from the same location within its territory. The order of presentation of the exemplars was systematically balanced to control for pseudo-replication (as a result the same exemplar was not played more than 3 times in the 20% trial nor more than twice in the 5% trial). Similarly, the order of presentation of the size variants was systematically balanced to avoid possible order effects. Stimuli were played using an Anchor Audio Liberty LIB-6000HC loudspeaker with a response frequency of 60Hz – 15kHz±3dB, positioned at approximately 20 m (10 – 30) from the expected location of the male, thereby simulating a close range intrusion in its territory.

#### RESPONSE ANALYSES

Males typically responded to the playback stimuli by calling back and occasionally by flying towards the source. We did not record any female response to the playbacks. While females sometimes hoot in duet with males, female calls easily identifiable as they are more dissyllabic, higher pitched, and lack the synchrony and repeatability that characterizes male calls (Koenig 1973, Galeotti *et al.* 1997a). We

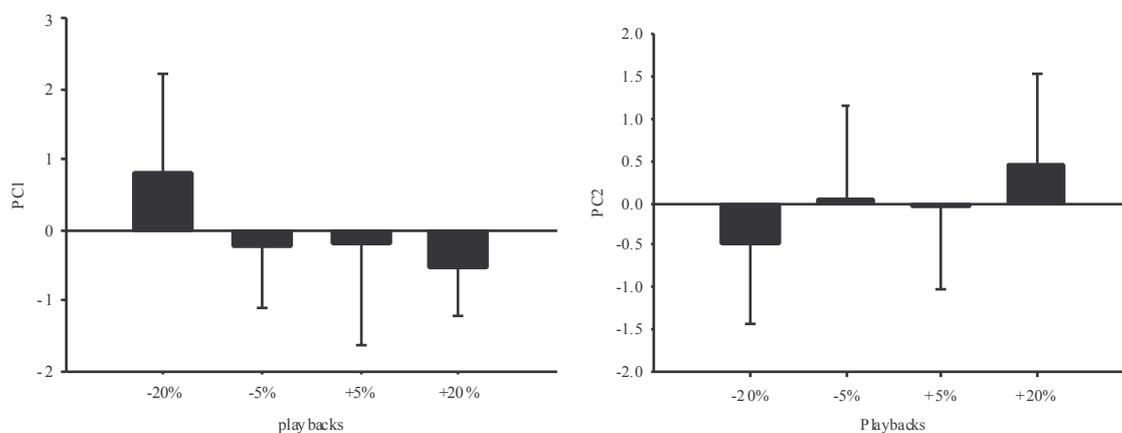
recorded the response of the subjects for five minutes after each playback, and measured the response latency and the duration of the vocal response, as well as the number of flights towards the speaker and the closest distance at which males approached the speaker (approximated using a 4-category scale; <10m, 10-30m, 30-50m, > 50m). In order to quantify the behavioral response using uncorrelated variables we performed a Principal Component Analysis based on the correlation matrix (McGregor 1992). The Subsequent statistical analyses were performed on the scores of the first two principal components (PC1, PC2; see below, section 3d).

Up to five minutes of response hoots were recorded using a Sennheiser MKH 418 P48 shotgun microphone and a Marantz PMD 670 solid-state recorder on 512 Mo Compact flash cards (file format: WAV, 22kHz, 16 bits). The acoustic parameters (see figure 11) of the first ten hoots of each response were quantified following the same procedure as described above (see section "Sound recordings and analysis"). As the scores of all our response variables were normally distributed we analyzed the variance of our response variables (*PC1*, *PC2*, *minF*, *maxF*, *medF*, *d1*, *d2* & *intH*) using paired t-tests. Two males who responded to both 20% playbacks, but for which only one response was recorded, were excluded from the acoustic analyses of the response hoots. Finally, we used the multiple regression equation obtained in part "Physical correlates of acoustic parameters" to estimate the body condition of the subjects, using the frequency and temporal parameters of the hoots they gave in response to the playbacks (averaged over the two playback treatments).

#### BEHAVIOURAL RESPONSE RESULTS

The rate of vocal response to the playbacks was very high with 96% of males calling back. Two males failed to respond to a -20% treatment and one to a +5% treatment. The principal component analysis performed on the four response variables generated four uncorrelated components of which the first two accounted respectively for 38.7 and 28.7% of the variance. The variables quantifying vocal behavior (latency and length of response) were loaded on the first principal

component (latency:  $r = 0.83$ ; length of response:  $r = -0.79$ ) while the variables characterizing the behavioral response (i.e. closest distance and flights) were correlated with the second principal component (flights:  $r = 0.79$ , closest distance:  $r = -0.70$ ). In the 20% trial, there was a strong difference for both components 1 and 2 between the -20% and +20% treatments ( $PC1$ :  $t = -5.2$ ,  $P < 0.001$ ;  $PC2$ :  $t = 3.9$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 29$ ). Individuals gave stronger responses characterized by shorter latency and longer duration, closer distance to the speaker and more approaches when played back hoots with high frequency contour (indicating a signaler of poor condition). There were no significant differences for both components between the +5% and -5% treatments ( $PC1$ :  $t = 0.12$ ,  $P = 0.89$ ;  $PC2$ :  $t = -0.3$ ,  $P = 0.70$ ,  $df = 16$ , figure 13). In both trials, the variation in vocal ( $PC1$ ) or behavioral responses ( $PC2$ ) between the paired treatments was not correlated with the estimated body condition of the subject. This suggests that the territorial response of the males is not affected by their own body condition, but mainly by the apparent condition of the intruder.

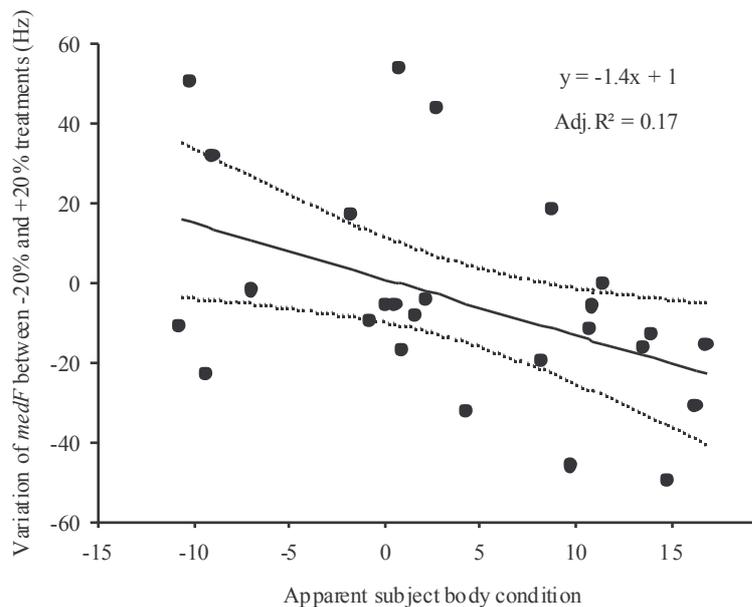


**Figure 13: PC1 and PC2 scores (y axis, mean±sd) of the Principal component analysis computed on the four response measures for each trial (x axis). Note that positive values of PC1 represent lower vocal responses while positive values of PC2 represent stronger behavioural responses.**

#### ALTERATION OF RESPONSE HOOT ACOUSTIC CHARACTERISTICS

In both trials, the paired t-tests showed that there were no significant differences between the treatments for any of the acoustic parameters (-20% vs. +20% treatments,  $N = 26$ ,  $d1$ :  $t = -0.59$ ,  $d2$ :  $t = 0.4$ ,  $intH$ :  $t = 0.1$ ,  $minF$ :  $t = 0.23$ ,  $medF$ :  $t = 0.8$ ,  $maxF$ :  $t = -0.7$ ,

all  $P > 0.39$ ,  $df = 25$ ; -5% vs. +5% treatments,  $N=16$ ,  $d1$ :  $t = 0.7$ ,  $d2$ :  $t = -0.5$ ,  $intH$ :  $t = -0.01$ ,  $minF$ :  $t = 0.1$ ,  $medF$ :  $t = 0.1$ ,  $maxF$ :  $t = 0.2$ , all  $P > 0.46$ ,  $df = 15$ ). However, further examination of the data showed that most males gave calls with lower  $medF$  frequency in response to treatment -20% than in response to +20%, suggesting that males lowered the plateau frequency in their calls in response to hoots with lower frequency contours (indicative of males in better condition). This effect, which was tested by means of a binomial test (binary variable: increase = 0, decrease = 1, number of decreases: 20,  $N = 26$ ,  $P = 0.009$ ), was not observed for any of the other acoustic parameters. Finally, when we plotted the variation of  $medF$  (the difference in  $medF$  between hoots given in response to treatment -20% and hoots given in response to treatment +20%) against the estimated body condition of the subjects, we found that there was a significant negative correlation ( $F_{1,25} = 6.33$ ,  $p = 0.01$ ,  $Adj.R^2 = 0.17$ , figure 14).



**Figure 14:** Scatterplot and trendline illustrating the correlation between  $\Delta medF$  corresponding to the differences in  $medF$  in response hoots between treatment -20% and +20% against the estimated condition of the subjects, as predicted from the frequency contour of their response hoots, averaged over the two experiments. The solid line represents the predicted regression and the dotted lines represent the confident interval (5% and 95%) of the regression. Note that negative values of  $\Delta medF$  indicate that the subject gave a lower  $medF$  in response to the -20% treatment (mimicking an intruder in very good condition) than to the +20% treatment (mimicking an intruder in very poor condition).

## DISCUSSION

In the first part of this study we show that the height of the frequency contour of male scops owl hoots conveys information on body condition and therefore potentially reflects the RHP of the caller. Negative correlations between fundamental frequency contour and body size have been documented in a wide range of anuran

(Arak 1983; Wagner 1992), reptile (Sacchi *et al.* 2003; Galeotti *et al.* 2005) and bird (Ten Cate *et al.* 2002) species, and are likely to be a consequence of an acoustic allometry between the size of the vocal apparatus and the frequency of the sound signal (see Fitch & Hauser 2002 for a review). Here, we have identified an overall correlation between hoot frequency and body condition (rather than size). Since body weight and condition exert particularly limiting constraints in small birds (Hutchinson *et al.* 1993; Thomas *et al.* 2003b), and would be expected to affect the outcome of physical contests, indicators of body condition are likely to have evolved in their sexual communication signals. Although the current lack of understanding of the mechanisms of voice production in owls limits our ability to discuss the bases of this relationship, one possibility is that it may result from physiological constraints that operate during sound production. For example, lower pitch hoots may be more costly to produce and/or reflect superior muscular or respiratory abilities. An alternative explanation for the relationship between pitch and condition may lie in the fact that males in better condition are also characterized by higher testosterone levels, which in turn affect the frequency of their vocalizations. Indeed, while male condition and testosterone levels have been shown to positively correlate (Chastel *et al.* 2005), higher testosterone levels are typically associated with more intense sexual displays (Galeotti *et al.* 1997b; Chastel *et al.* 2005). Moreover, experimental studies have demonstrated that injections of testosterone lower the frequency of male calls in birds (Partridges: Beani *et al.* 1995; Finches: Cynx *et al.* 2005).

When we played back re-synthesized hoots in which the frequency contour had been rescaled to mimic males of varying condition, we found that territorial males tended to respond less intensely to hoots reflecting individuals in better condition. Interestingly, whereas there were no differences in the intensity of vocal and behavioral response between the two 5% variants, the intensity of response was intermediate to that observed in the +20% or -20% variants, indicating that the intensity of the territorial responses is positively correlated to the frequency of the

rival hoots (and therefore negatively correlated to the apparent condition; figure 2). These playback experiments unambiguously demonstrate that territorial males perceive the height of the frequency contour in their opponents' hoots. Moreover, the way males adapt their territorial behavior in response to this strongly suggests that they use the height of the frequency contour as an indicator of their opponents' body condition. If, as we can reasonably assume, body condition is a good predictor of fighting ability, then individuals in better condition are likely to pose a more serious threat, which may explain the more cautious territorial response given by established territorial males to playback of hoots mimicking fitter intruders.

A comparable function of the call frequency has been identified in common toads *Bufo bufo*, where the fundamental frequency is negatively correlated with body size and used by males to assess the size of competitors during contests over females (Davies & Halliday 1978). Subsequent studies in a range of anuran species (Arak 1983; Wagner 1992) have confirmed that the fundamental frequency was indicative of caller size. However, while in certain species (e.g. green frogs *Rana clamitans*, Bee *et al.* 1999) males alter their behavior in response to these cues in assessment situations, males from other species do not appear to use this information (bullfrogs *Rana catesbeiana*, Bee 2002). To our knowledge, our study provides the first experimental evidence that birds use the height of the frequency contour to assess the condition of their rivals.

When we analyzed the pitch contour in the hoots that were given in response to the playbacks, we found that, although there were no overall differences between the -20% and +20% treatments, a significant proportion of territorial males lowered the median frequency of the plateau (but not their *minF* and *maxF*) in response to stimuli mimicking the better condition individuals. This shows that male owls can modify the frequency of the plateau part of their hoots by a small amount ( $21 \pm 16$  Hz) relative to the observed inter-individual differences existing between poor *vs.* good condition males (inter-individual variation of *medF*: range 1192-1605 Hz). We suggest that this

differential frequency alteration may reflect an attempt by the territorial males to increase their apparent condition when they are played hoots indicative of better condition individuals. Similar small-scale modulation of “static” frequency components in sexual signals has been observed in anurans (dominant frequency; Bee 2000) and deer (formants), and interpreted as a means used by males to exaggerate apparent RHP during vocal contests. In red deer, harem holders extend their vocal tract further, decreasing vocal tract resonances (formants) in their roars, and increasing their apparent size, when they respond to playbacks indicating larger opponents (Reby *et al.* 2005).

Finally, it appears that the extent to which individuals differentially vary their plateau can be predicted from the estimated body condition of the callers (as measured from the average of their responses to the extreme size variants). More specifically, males in better condition perform a differential decrease of the frequency of their plateau, whereas males in lower condition tend not to decrease (or even increase) the frequency of their plateau. A possible interpretation of this relationship is that physiological constraints may prevent less fit males from decreasing the frequency of their plateau beyond that of the playback when they are played the better condition variant. In contrast, males in better condition may benefit by doing so if they manage to match or surpass the apparent size conveyed by the playback. Signaler-dependent frequency alteration has also been identified in green frogs (Bee 2000) where small males decrease their dominant frequency in response to playbacks corresponding to the largest male.

In conclusion, this study shows that the acoustic coding of sender-specific attributes in non-passerine bird vocalizations can be complex, involving components with both static and dynamic dimensions. It reinforces the view that the fine-scale structure of sexual signals is not arbitrary but reflects inter-individual differences in quality that may result from selection through male-male competition (Ten Cate *et al.* 2002).

### **SYNTHÈSE DES RÉSULTATS DE L'ARTICLE 3**

Dans cette étude, nous avons montré que la fréquence du hullement était négativement corrélée avec la condition corporelle des mâles. Les mâles en meilleure condition produisent ainsi des hullements qui comprennent des fréquences plus basses. La question a été de savoir si cette caractéristique était utilisée lors des conflits territoriaux. Afin de le vérifier, nous avons alors descendu ou augmenté la fréquence du hullement naturel en créant des hullements resynthétisés qui correspondent à des mâles de condition corporelle variable. Ils ont ensuite été utilisés dans une expérience de repasse simulant une intrusion à des mâles dont le territoire était établi. Les résultats ont montré que les mâles répondaient moins intensément lorsque l'on diffusait la repasse qui simule l'intrusion d'un mâle en meilleure condition corporelle. Ceci indique que les mâles perçoivent la fréquence du hullement et l'utilisent pour adapter leurs réponses territoriales en fonction de la capacité compétitive perçue. De plus, lorsque les mâles répondent à la repasse simulant des mâles de meilleure condition, ceux-ci tendent à diminuer la fréquence de leur plateau, ce qui est potentiellement un moyen d'accroître leur RHP. Enfin, l'amplitude de la diminution de la fréquence du plateau est corrélée avec la condition corporelle prédite des mâles. Ce dernier résultat indique que cette altération de fréquence est potentiellement condition-dépendante.

Cette étude montre donc l'utilisation de la fréquence du hullement comme un indicateur de la condition corporelle, trait qui reflète potentiellement la capacité compétitive des mâles. Il est donc désormais attendu, que les mâles possédant des hullements de plus basses fréquences gagnent plus de conflits territoriaux. Dans toute communication et sous le principe du handicap, l'utilisation de signaux doit fournir à son émetteur un bénéfice en terme d'aptitude phénotypique.

À partir de ce constat, la question que nous allons traiter dans l'article suivant est de savoir si les mâles qui possèdent des hullements de plus basses fréquences bénéficient de ce signal en terme de succès reproducteur. En effet, si l'utilisation de la

fréquence du hullement comme indicateur de la capacité compétitive des mâles a évolué via la sélection intrasexuelle, il est attendu que les mâles produisant des hullements avec des fréquences plus basses acquièrent leur territoire plus tôt. De ce fait ils pourraient également acquérir des territoires de meilleure qualité, ce qui potentiellement peut leur fournir un avantage dans l'acquisition d'une femelle et l'élevage des jeunes.



# 3-

## BÉNÉFICE DE L'ÉMETTEUR



## INTRODUCTION DE L'ARTICLE 4

Le chant des passereaux a été très utilisé pour tester les prédictions issues de la théorie de la sélection sexuelle (e.g. Forrest & Raspel 1994 ; Searcy & Yasukawa 1996). Il est désormais admis que le chant des passereaux a évolué *via* la sélection sexuelle car il sert à la fois dans la compétition entre mâles (e.g. McGregor *et al.* 1981), et dans le choix du partenaire (e.g. Searcy & Yasukawa 1996). Il révèle alors chez certains mâles un avantage reproductif par rapport aux autres, soit par la possession d'une meilleure capacité compétitive dans la compétition entre mâle pour l'acquisition du territoire, soit parce qu'ils sont plus choisis par les femelles ; ces deux types de sélection n'étant pas mutuellement exclusives. Ainsi, les chants ont le plus souvent un rôle double et peuvent avoir évolués *via* la sélection inter- et intrasexuelle (Searcy & Yasukawa 1990 ; Berglung *et al.* 1996 ; Leitão & Riebel 2003).

Les signaux à double fonction ont probablement évolué tout d'abord dans le contexte de la compétition entre mâle en tant qu'indicateur de leur capacité compétitive des mâles et deviennent seulement ensuite sujet au choix de la femelle. En effet, l'acquisition d'un territoire est un pré requis obligatoire pour un mâle afin que celui-ci se reproduise, ce critère joue vraisemblablement le rôle de filtre primaire (Ten Cate *et al.* 2002). Chez les mâles de passereaux, la qualité du territoire est l'attribut principal qui peut influencer la femelle dans son choix de partenaire (Yasukawa 1981). Par exemple chez les mâles de mésange charbonnière *Parus major*, ceux qui possèdent de plus grands répertoires produisent de plus gros poussins, facteur à mettre probablement en lien avec la qualité du territoire (McGregor *et al.* 1981).

Ainsi, l'occupation d'un territoire par un mâle en mesure de produire un signal reflétant sa condition phénotypique actuelle (ou d'autres qualités ; Zahavi 1987 ; Grafen 1990) et pouvant être perçu et utilisé par les receveurs, devrait être confronté à moins d'intrusions et de conflits (Maynard-Smith & Harper 2003). La conséquence qui en résulte est que le temps et l'énergie ainsi épargnés peuvent bénéficier à l'émetteur en terme de reproduction (et/ou de survie). Le principe du handicap offre,

en fait, dans le contexte de la compétition entre mâle un cadre de travail idéal si le signal en cause est honnête. La tricherie étant rare et coûteuse à produire dans la population, il peut permettre d'expliquer l'évolution de ce signal.

L'article précédent s'est focalisé sur l'utilisation de signaux honnêtes chez le Hibou petit-duc dans le cadre de la territorialité et de l'utilisation de la fréquence du hululement comme indicateur de la condition corporelle des mâles. Les mâles de Hiboux petit-duc adaptent en effet leur réponse vocale et comportementale en fonction du contour de fréquence perçue. La fréquence elle-même révélatrice de la condition corporelle des mâles devient un trait qui reflète potentiellement la capacité compétitive de ces derniers. Les plus basses fréquences, en particulier, révèlent des mâles de meilleure condition, ceux-ci vont potentiellement moins souffrir des interactions territoriales. On s'attend en effet à ce qu'ils gagnent plus de conflits et subissent moins d'intrusions. Le temps et l'énergie qui seraient usuellement utilisés pour la défense du territoire pourront donc être détournés vers d'autres activités qui pourront profiter aux mâles en terme de reproduction. Si tel est le cas, il est attendu que les composants du succès reproducteur soient corrélés avec les caractéristiques du signal, elles-mêmes révélatrices de la capacité compétitive des mâles.

Ainsi, nous nous attendons à ce que les mâles qui présentent des hululements modulant des fréquences basses acquièrent leur territoire plus précocement que les autres, ce qui pourrait se traduire par une reproduction plus précoce. Une des conséquences potentielles de l'acquisition précoce d'un territoire est que, ces mêmes mâles peuvent élever plus de jeunes qui seront en meilleure condition lors de l'émancipation. Nous allons également tester si les femelles en meilleure condition vont également choisir les mâles les plus compétitifs.

Enfin, de manière plus générale, l'étude des bénéfices pour l'émetteur dans le cadre des interactions territoriales est particulièrement intéressante car elle permet d'étudier de manière plus approfondie le rôle de la sélection intrasexuelle sur la structure fine du hululement.

## **DO HOOTS GIVE MALES A BETTER REPRODUCTIVE OUTPUT?**

**LOÏC A. HARDOUIN, CHRISTIAN BAVOUX, GUY BURNELEAU & VINCENT BRETAGNOLLE**

Manuscript



## INTRODUCTION

Sexual selection theory has proved extremely successful in explaining male ornaments, such as elaborate vocal and visual display (Andersson 1994; Kokko *et al.* 2003). In particular, bird song has been used commonly to test predictions issued from sexual selection theory (Forrest & Raspet 1994). Song is indeed assumed to have evolved through sexual selection because it serves roles in both competition between mates and mate choice: females choose their male mates on the basis of their song, and songs are involved in male-male interactions, giving some males a reproductive advantage over others (Searcy 1992; Catchpole & Slater 1995; Searcy & Yasukawa 1996). Song characteristic may thus have evolved through inter- and intra sexual selection, and song can therefore represents a trait of dual utility (Searcy & Yasukawa 1990; Berglung *et al.* 1996; Leitão & Riebel 2003).

Sexual selection studies in bird song are heavily biased towards inter-sexual selection (Catchpole 1982; Anderson 1994), and few studies have focused on the role of male competitive abilities through territorial signals, and its direct impact on reproduction (Ten Cate *et al.* 2002). Signals that serves a dual function are likely to have evolved first in the context of male-male competition as a indicator of male's competitive abilities and only later to have become subject to female choice (Ten Cate *et al.* 2002). In male song birds, the principal attribute likely to affect female fitness is the territory quality (Yasukawa 1981; Searcy & Yasukawa 1990). For instance, male great tits with larger repertoires produce heavier fledglings, closely related to the territory quality (McGregor *et al.* 1981). Furthermore, a territory owner which can produce a signal reflecting its current phenotypic condition (or others qualities; Zahavi 1975; 1987; Grafen 1990), and for which such trait can be recognised by receivers, should suffer less intrusions and conflicts (Maynard-Smith & Harper 2003). Therefore, the time and energy usually devoted for such agonistic and territorial activities could subsequently be used for others activity, with potentially a direct impact on reproduction and fitness. As in the context of intersexual selection, such

signal is only likely to evolve if it cannot be cheated and when its features are likely to evolve via male-male competition. The handicap theory in particular provides a good framework to explain signal evolution in the context of male contest (Maynard-Smith & Harper 2003; Ten Cate *et al.* 2002).

Studying such aspect of territorial signalling therefore implies to identify that: 1/ the male's calls uttered in territorial contest contains individual variation; 2/ this variation is related to male's competitive ability; 3/ only males with better competitive ability can produce higher variant, 4/ receivers adapt their response according to the degree of asymmetry with the contestant and finally, 5/ sender benefit from this interaction in terms of fitness (Ten Cate *et al.* 2002; Bradbury & Vehrencamp 1995).

Here, we studied a non-passerine bird which vocal repertoire is typically characterised by the absence of complex songs (Catchpole & Slater 1995; Kroodsma 1996), and male sexual calls tend to be limited to a small number of highly stereotyped calls (Bretagnolle 1996; Kroodsma 1996b; Miller 1996). The more stereotyped nature of non passerine vocal signals suggests that quality-related information is more likely to be coded in the variation of the acoustic components that compose the acoustic structure of the calls (e.g. the fundamental frequency, the vocal tract resonances, the amplitude) because they would reflect anatomical or physiological constraints associated to the production of these specific components (as shown in mammals; e.g. Reby & McComb 2003). Correlations between male attributes and acoustic parameters of their calls have been already identified (Genevois & Bretagnolle 1994; Beani & Dessì-Fulgheri 1995; Leonard & Horn 1995; Martin-Vivaldi *et al.* 1998; 2000; Barbraud *et al.* 2000), but only few studies actually demonstrated that the acoustic trait is perceived as such in the context of female choice (e.g. Secondi *et al.* 2002; Martin-Vivaldi *et al.* 1999) or male-male competition (as evidenced in a recent review by Ten Cate *et al.* 2002). Moreover, whether such

acoustic traits advantaged males during territorial conflicts and whether it leads to higher reproductive success remain to be investigated.

Male nocturnal raptors are territorial (König *et al.* 1999) and give calls (“hoots”) in the context of mate attraction and territory acquisition and maintenance (little owl *Athene noctua*: Schönner *et al.* 1991; Japanese brown masked owls *Ninox scutulata japonica*: Oba 1996; tawny owls *Strix aluco*: Galeotti 1998).

Scops owls hoot are short, high-pitched and highly stereotyped calls given in long series by both intruders and territorial males (Koenig 1973; Galeotti *et al.* 1997). A recent study (Article 3) showed that the frequency contour of male scops owl hoots conveys information on his body condition, and therefore potentially reflects the RHP of the caller, with low frequency hoot reflecting good male body condition. Using playback experiment of re-synthesised hoots simulating males of varying body conditions, it was shown that territorial males perceived the height of the frequency contour in their opponents' hoots (Article 3). Moreover, the way males adapted their territorial behaviour in response to playback calls strongly suggested that they used the height of the frequency contour as an index of their opponents' body condition. Since the height of hoot frequency contour reflects male-condition and is used during contest by receivers, it may be expected that senders benefit from the transmission of honest information about their body condition via hoots in terms of fitness. In particular, we predict that if hoots frequencies have evolved through male-male competition, males with low frequency hoot (i.e. in better condition) should benefit from acquiring more quickly their territory after spring migration, and therefore mate earlier. Such males would be expected to breed earlier in the season, have a larger clutch size, chicks with higher growth rate, and overall a better reproductive output. In this study, we therefore examined those predictions, i.e. analyse the relationships between the height of the hoot frequency and traits related to reproductive success. We also tested whether females in better body condition pair with male with low frequency hoot.

## METHODS

### STUDY AREA AND SPECIES

Our study was conducted on the Isle of Oléron (45°57'N – 01°18'W, Western France) as part of a long-term study of scops owls started in 1981 by C.B. & G.B. (Bavoux *et al.* 1991; Bavoux 1999). The island's habitat is highly heterogeneous, with woods (*Quercus pubescens* and *Quercus robur*) surrounded by fallow fields, vineyards, marshes, cereal crops and villages. The scops owl population density, estimated using a standardized playback protocol, ranges between 0.73 and 1.44 singer male/km<sup>2</sup> (but local density can reach up to 5 males/km<sup>2</sup>). Owls are present on the island from April to September. Hatching occurs from June to July and fledging around 24 days after hatching. The territorial activity starts as soon as males arrive on the breeding sites, and ceases during the rearing period (from July to August) and occasionally resumes when chicks are dispersing until migration in October. In this species, the female does all the incubation and brooding (where brooding normally occurs until 10 days after hatching; Bavoux *et al.* 1993) and male provide all the food during this period.

### DATA COLLECTION

All nest boxes are inspected early in the season to check for signs of occupancy. Occupied nest boxes (*c.* 20 each year) are checked at the end of the laying period (*i.e.* mid June). Eggs are counted, measured and weighted; the number of egg is on average Mean  $\pm$  SD = 4.6  $\pm$  1.4. Occupied nest boxes are visited every three days until hatching. Hatching date is determined for each chick at a 2 days accuracy (mean  $\pm$  SD = 4.2  $\pm$  1.3 hatchlings per brood). Nestlings are colour marked on the top of the head with a felt-tip pen, and banded when 10-15 days of age.

Sixty chicks were weighed at a 0.1g precision and their wing lengths were measured at 1mm precision every two days until they fledging (mean  $\pm$  SD = 3.4  $\pm$  1.2 fledglings per brood; and mean  $\pm$  SD = 11.8  $\pm$  1.6 measures per chick). Each pair

produced only one clutch per year. Observations involved different pairs each year, except for two males that bred in two consecutive years but for which we considered the two years as independent samples. Also, one male in 2004 was polygamous with two breeding females in the same nest box; as it was not possible to disentangle the relative contribution of each female, we pooled the data of reproductive success and calculated an average of female's body conditions.

Twenty breeding males for which we had hoot recordings and all but one of their mate (N=19) were caught in nest box traps in June and July from 2002 to 2004 (2002: N = 3/3; 2003: N = 5/5; 2004: N = 12/11 males/females). Males were caught at the same stage of the reproductive period (approximately 10 days after hatching) and females on average  $28 \pm 5$  days after laying date. They were sexed from the presence/absence of a brood patch (Bavoux *et al.* 1993), weighed with a 0.1g precision, and their wing lengths were measured with a 1 mm precision (males: weight=  $77.2 \pm 4.1$ g, wing length =  $158 \pm 4$ mm; females: weight=  $106.2 \pm 12.7$ g, wing length =  $161 \pm 4$  mm). All captured males and females were ringed; in 2003 and 2004, males were also tagged with a VHF transmitter (Biotrack<sup>TM</sup>PIP, 2.1% of bird body weight) for radio-tracking purpose.

An index of body condition for females was calculated using the residuals of the regression of body weight on wing length and the relative date of capture according to the laying date as covariate (Adj.  $R^2 = 0.44$ ,  $F_{2,25} = 10.1$ ,  $P < 0.001$ , based on the total of captured female from 2002 to 2004 -N=28-; Jakob *et al.* 1996).

### SOUND RECORDING AND ANALYSIS

The 20 males were tape recorded at night. In 2003 and 2004 (but not 2002), male identification was ensured by using the radio-tag, with a Yaesu FT817 receptor and a Yagi flexible antenna. In 2002, males were then recorded during capture around the nest box. When several males were singing simultaneously around the nest boxes, a problem of false identification could occur. We then assess the correct attribution of the recordings after the capture of the male which is the only one to stop singing. We

elicited hooting by broadcasting a series of territorial hoots from an unfamiliar male recorded in 2002, 75 km away from the study site. Calls were recorded on CrO2 tapes using a Sennheiser MKH 815 T shotgun microphone and a Sony TCD 5M recorder, digitized using a Maestro 3 CC soundblaster compatible card onto a Dell Inspiron 8100 PC, and edited and bandpass filtered (Hann Band: min = 1000Hz, max = 2200Hz) using PRAAT 4.3.04 (Paul Boersma & David Weenink, University of Amsterdam, The Netherlands). The frequency contour of calls from each individual was extracted using the "to pitch cc" command with the following settings: time step: 0.01, silence threshold: 0.10, Minimum F = 1000Hz, maximum F = 2000Hz. Hoots are disyllabic calls composed of a downward frequency shift followed by a stable plateau (figure 11). The following parameters were extracted from the frequency contour: the maximum frequency of the contour *maxF* (achieved at the onset of the downward shift; mean  $\pm$  SD = 1734.7  $\pm$  107.9 Hz), the minimum frequency of the contour *minF* (achieved at the beginning or at the end of the plateau; mean  $\pm$  SD = 1299.6  $\pm$  4 Hz), the median frequency of the plateau *medF* (mean  $\pm$  SD = 1348.6  $\pm$  83.7 Hz; see figure 11c- Article 3).

The relationships between the morphometric measures and the variables characterizing the temporal and frequency structure of the male vocalizations have been already investigated on 17 males. A multiple regression then showed that 67% ( $R^2$ Adj.) of the variance was mainly explained by hoot frequency components (Article 3).

Here, we used between 8 and 50 hoots (mean  $\pm$  sd = 33.5  $\pm$  14.7 hoots) for each of the 20 males, recorded as close as possible to the capture date (range 0-12 days). Principal component analysis was used to investigate the covariance between frequency contour parameters and to reduce the number of dependent variables.

## DATA ANALYSES

Effect on female body condition, relative laying date, relative clutch size, relative number of hatchlings and fledglings were analysed using generalized linear models with Gaussian error, as these independent variables were all normally distributed.

Fledging output is a function of clutch size, hatching success, and survival from hatching to fledging, so the latter two components were analysed separately. The number of hatching was correlated to clutch size ( $\text{Adj.R}^2 = 0.66$ ;  $F_{1, 18} = 38.05$ ,  $P < 0.001$ ) and therefore clutch size was entered as covariate in all analyses (see Table 12). Similarly, the number of fledging was correlated to the number of hatching ( $\text{Adj.R}^2 = 0.50$ ;  $F_{1, 18} = 20.26$ ,  $P < 0.001$ ) and therefore the number of hatchings was entered as covariate in all analyses.

From the biometric data reported along the chick growth, we calculated using a Gompertz model the growth curves of each chick with SAS (SAS institute). Three growth parameters were extracted: the inflexion of the sigmoid (I), the asymptote of the curve (A) and the growth rate (GR). Through the first axis ( $\text{PC1}_{\text{gr}}$ ) of a Principal component analysis, we summarized these components. Effect on growth rate was analysed using generalized linear mixed effect models with brood as random effect. All statistical analyses were conducted using R 2.2.0 (Ihaka & Gentleman 1996).

## RESULTS

### COVARIANCE OF HOOT FREQUENCY CONTOUR

#### PARAMETERS

All measured components of the frequency contour were positively correlated (Table 11). The first component derived from PCA of the correlation matrix explained 67.3% of the total variance, and only this component had an eigenvalue greater than 1 ( $\text{PC1}=1.42$ ).  $\text{PC1}$  was highly correlated with all frequency components of the hoot (Table 11).

**Table 11: Correlation between hoot frequency parameters and PC1 resulting from the three parameters. \*Value below the diagonal of the matrix is the pairwise Pearson correlation coefficients.**

	maxF	minF	medF	PC1	
maxF	1.000			-0.470	*
minF	0.240	* 1.000		-0.940	*
medF	0.260	* 0.890	* 1.000	-0.950	*

### HOOOT FREQUENCY, REPRODUCTIVE SUCCESS AND FEMALE BODY CONDITION

There is no relationship between PC1 and female body condition (Table 12), meaning that females in better condition do not necessarily mate with males with the lowest frequency contour. Moreover, the reproductive parameters do not vary significantly with female body condition (see Table 12).

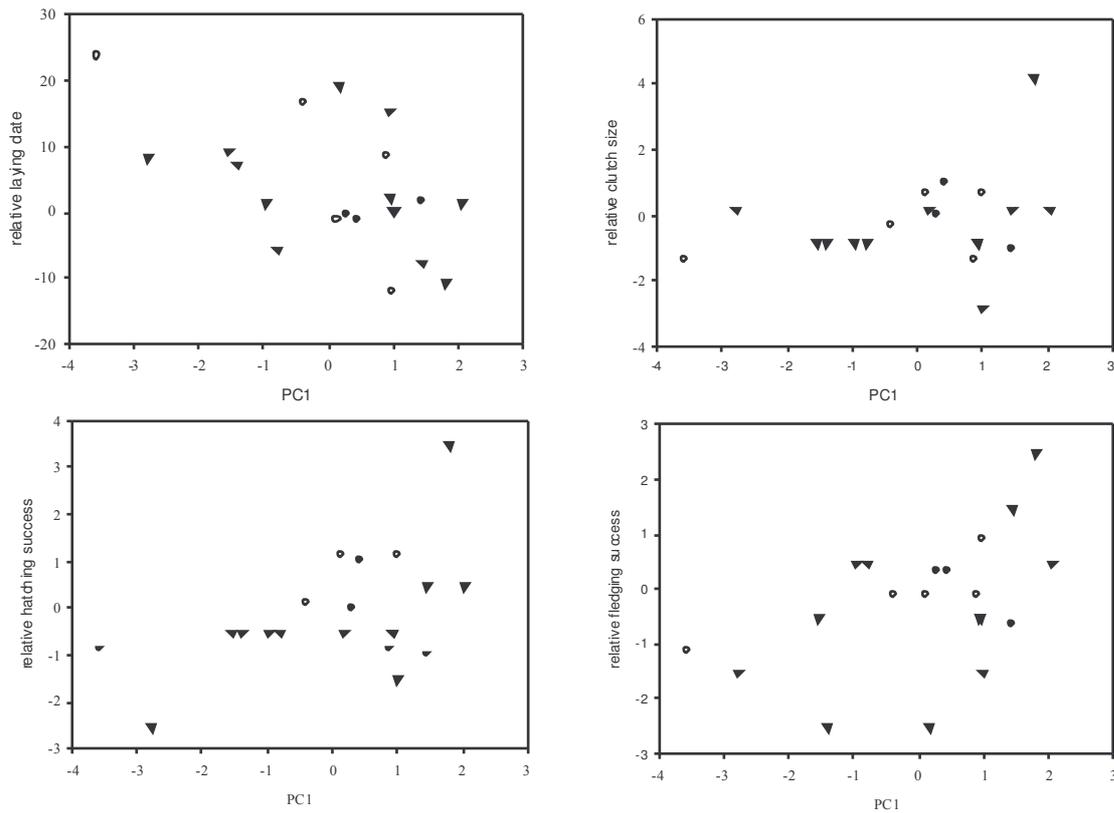
Male with lower frequency contour breed significantly earlier in the season and produced more hatchlings (Figure 15; Table 12). Model with PC1 and the relative number of fledging does not remain significant with adding of hatchlings as covariate (Figure 15; Table 12).

Moreover the laying date is negatively related with fledging output; pairs which breed earlier produced significantly more fledglings (Table 12).

Table 12: Results of the linear model with parameter estimate, approximate standard error, denominator degrees of freedom, ratios between the estimates and their standard errors (t-value), and p-value from a t distribution for the fixed effects table.<sup>a</sup> Significant differences at a tablewide alpha = 0.05 using Bonferroni correction.

Model	PC1			Female body condition			Laying date		
	Estimate ±SD	t	P	Estimate ±SD	t	P	Estimate ±SD	t	P
Female body condition	-0.44 ± 1.53	-0.28	0.77	----	----	----	----	----	----
Laying date	-3.5 ± 1.29	-2.70	0.01 <sup>a</sup>	-0.33 ± 0.22	-1.46	0.16	----	----	----
Clutch size	0.25 ± 0.20	1.23	0.23	-0.32 ± 1.69	-0.19	0.85	-3.12 ± 1.52	-2.05	0.05
Hatching success	0.23 ± 0.10	2.32	0.03 <sup>a</sup>	-1.91 ± 3.34	-0.57	0.57	-4.31 ± 2.86	-1.50	0.15
Fledging success	0.12 ± 0.15	0.79	0.43	3.19 ± 2.66	1.2	0.24	-5.03 ± 2.03	-2.47	0.02 <sup>a</sup>

N=20, except for Female body condition N=19. Analyses were by generalized linear model with Gaussian error. Hatching success model has clutch size as covariate and fledging success has hatching success as covariate.



**Figure 15: Scatter plot representing the relationship between relative laying date, clutch size, hatching, fledging success with PC1 for the three year 2002 (Black circle), 2003, (white circle) and 2004 (black triangle). Note that positive values of PC1 correspond to males with the lowest hoot frequency.**

#### HOOOT FREQUENCY AND GROWTH RATE

The first component (PC1<sub>gr</sub>) derived from the principal component analysis based on the three parameters (I, A and GR) explained 63% of the total variance and has an eigenvalue greater than 1 (PC1<sub>gr</sub> = 1.38). GR is negatively correlated with the first axis (-0.3), I and A are highly correlated with PC1<sub>gr</sub> (both >0.9).

It appears that males with lower hoot frequency produced heavier fledglings ( $F_{1,42} = 4.64$ ,  $P = 0.03$ , Estimate  $\pm$  SD =  $0.22 \pm 0.10$ ,  $t$ -value = 2.16,  $P = 0.03$ ; Figure 16).

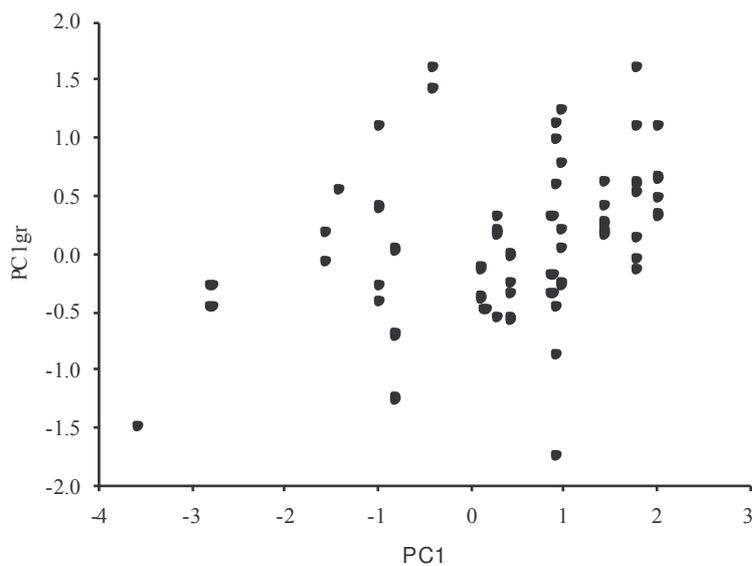


Figure 16: Scatter plot representing the relationship between first axis of the principal component based on the three components of chick growth (PC1gr) and PC1. Note that positive values of PC1 correspond to males with the lowest hoot frequency and positive values of PC1gr correspond to chick with higher mass at fledging.

## DISCUSSION

It is expected that the advantages that sexual signals confer to males for all the reproduction components would lead to a higher reproductive success of individuals, which would explain the evolution of these signals (Moller 2004). Our study focused on honest territorial signalling and the impact of the use of hoot frequency contour as an index of opponent's body condition during territorial contest, on reproductive success. Since males with lower hoot frequency won more territorial contest than the others, they would therefore less suffer from intrusions and injuries. It was predicted that the time and energy spared could be allocated for other activities with a direct benefit on reproductive success (Article 3).

We then demonstrated that males with an overall lower frequency hoot bred earlier and produced more fledglings. It suggests that males with lower frequency hoot acquire their territory quicker than the others, as a potential consequence of their competitive ability.

We also found that males with lower hoot frequency reared heavier chicks. Female chicks fledged with a higher mass than males ( $10.3 \pm 6.7\%$  heavier; Blanco *et al.* 2002). This relationship may then be explained by the production of offspring with more

females than males, following the hypothesis that female may adjust the sex ratio of their broods in response to the phenotype of their mate (Dreiss *et al.* 2005), or by a better survival of females in the more competitive male's brood. Indeed, Blanco *et al.* (2002) observed a strong male biased sex ratio among initial eggs and a decreasing survival of chicks with increasing hatching order in scops owls, whether chick survival or sex ratio varied with male's or female's body condition has not been investigated. Nevertheless our study suggested that chick survival (i.e. from hatching to fledging) is better for male with low frequency hoot likely to be related to an increasing of chick survival with increasing hatching order which potentially further female chick survival.

Male scops owls defend multi purpose territory (Cramp 1985; Galeotti *et al.* 1997) and among the advantages that males can acquire by owning their territory earlier also include the acquisition of high quality territory in terms of nest site and resource availability (Martin-Vivaldi 1999). Therefore, advantages in terms of intra-sexual competition for resources may be at the origin of the relationship we observed (Galeotti 1998; Wolfenbarger 1999; Przybylo *et al.* 2001; Lampe & Espmark 2003); as relationship between male quality and territory quality are likely to be closer in migrating species (Lambrechts & Dhondt 1988).

Therefore, males with low frequency hoot obtained direct benefit through intrasexual selection in the form of high reproductive rates of their mates. Higher reproductive rates of females could be due to females being high quality individuals in prime condition or females investing differentially in attractive mates (de Lope & Moller 1993). However, neither hoot frequency nor reproductive success was correlated with female's body condition. Age or experience may be also important components of female quality and could explain variation in reproductive success (Komdeur *et al.* 2005). Nevertheless, whether female experience or female differential investment occurs, unambiguously males uttered low frequency hoot gain benefits in terms of female reproductive rates.

When the differential success of males is mediated by female choice based on male sexual selection, it is expected that females obtain direct or indirect fitness benefits through their mating preferences (Andersson 1994, Moller 1994). As it was demonstrated in passerine species, repertoire size or some song parameter such as amount of song produced and strophe length were correlated with the number of fledgling produced by males (Lambrechts & Dhont 1986; McGregor *et al.* 1991; Eens *et al.* 1991), however in many cases the relative contribution of direct and indirect benefit was hardly to assess (except; e.g. Forstmeier *et al.* 2002). In the context of male contest, some processes through which female choice may drive signal evolution, such as selection for good genes, are not relevant, or less so (Ten Cate *et al.* 2002).

Whether females also perceived and used male hoot frequency (or others cues) in mate choice remains to investigate. It could bring interesting result; in particular, if females would select males using their hoot frequency component (or others cues), it is expected for biparental care species that preferred males could obtain additional mates or extra pair copulation (Burley 1988). In regard with the rare but existing polygamy in male scops owl, it may be interesting to see whether extra-pair copulation also occurs in this species and for which males (e.g. Hasselquist *et al.* 1996).

In many studies of sexual selection in birds, the effect of age as a major determinant of success and some relationships between male characteristics and breeding success have been emphasized (e.g. Komdeur *et al.* 2005). Moreover, age is also known to affect song characteristic in passerines (e.g. willow warbler *Phylloscopus trochilus*: Gil *et al.* 2001). In scops owls, we cannot assess the age of male using morphological cues and few male remains in nest boxes in successive years, making difficult the monitoring of the same male over years. Two males were successively caught in 2003 and 2004 and equipped with VHF transmitter, allowing us to accurately record their hoot. Both males slightly increased their body condition and decreased their hoot frequency contour of a small amount (~35Hz), suggesting first that hoot frequency

may be mediated by age effect and second that it potentially also mediates breeding success. However, we cannot conclude that age has an effect on hoot features and breeding success, and therefore appeal for further investigations.

In the passerines species model example, sexual selection pressures lead to the development of highly variable song structure as male quality cues (e.g. song content, song rate, length or amplitude; Gil & Gahr 2002). Moreover, passerine species can exhibit multiple traits such as visual traits or displays, likely to provide different information about male quality (Gil & Gahr 2002). In owls, intra-sexual selection may then lead to the development of honest signalling through an index of male quality (Maynard-Smith & Harper 2003) contained in the fine-scale structure of sexual calls. As in nocturnal species, it seems crucial for males to provide accurate information about his quality through long distance sexual calls.

Studies investigating whether hoots provide information on caller quality in tawny owls *Strix aluco* have shown that the inter-hoot interval indicated male Resource Holding Potential (RHP) while the duration and frequency range of the hoot were related to reproductive output and territory stability (Galeotti 1998), however, whether these features are perceived and used by males in territorial contest or by females in mate choice remains unknown in this species.

In conclusion, whereas previous study demonstrated that male scops owls adapted their behaviour according to the hoot frequency contour of opponents (Article 3); this study provided the first evidence in owls that male with lower hoot frequency benefited from territorial interactions by owning territory earlier and producing more chicks with higher growth rate. It provides circumstantial evidence that the fine acoustic structure of sexual calls may be shaped through intra sexual selection in nocturnal raptors.

## **SYNTHÈSE DES RÉSULTATS DE L'ARTICLE 4**

Dans cet article, nous avons démontré que les mâles modulant des fréquences de hululement plus basses acquièrent leur territoire plus tôt. Une conséquence attendue quand on sait que ces mâles gagnent potentiellement plus de conflits territoriaux et plus rapidement. Les avantages possibles à la délimitation précoce d'un territoire incluent l'acquisition de territoire de meilleure qualité en terme de site de nidification et de ressources. Ceci peut expliquer que les mâles possédant des fréquences plus basses produisent aussi plus de jeunes, avec également une croissance plus importante que la moyenne. Ainsi les mâles avec des hululements de plus basses fréquences obtiennent un bénéfice direct, à travers la sélection intrasexuelle, sous la forme d'un meilleur succès reproducteur de leur partenaire. Cette étude confirme le bénéfice acquit par les émetteurs dans un contexte de communication et de la valeur adaptative des indicateurs de la condition corporelle chez le Hibou petit-duc.

Dans le cas des passereaux, la sélection sexuelle a conduit à la diversification et la variabilité des structures qui composent le chant, qui sont des signes de qualité des mâles. Chez les hiboux, la sélection intrasexuelle a pu amener aux développements de signaux honnêtes à travers un indicateur de la qualité des mâles qui est contenu dans la structure fine des cris sexuels. Ceci est vraisemblablement renforcé chez les espèces nocturnes, pour lesquelles il semble crucial de fournir une information précise et facilement perçue de sa qualité, à l'aide de signaux portant à de longue distance. Cette étude fournit une preuve éventuelle du rôle prépondérant de la sélection intrasexuelle sur la structure fine des hululements chez les rapaces nocturnes.



## -DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES -



---

[COMMUNICATION ACOUSTIQUE ET TERRITORIALITÉ CHEZ LES RAPACES  
NOCTURNES

Les objectifs de cette thèse étaient de comprendre certains aspects de la communication acoustique des rapaces nocturnes en rapport avec l'expression de la territorialité.

Plus particulièrement, cette recherche portait sur l'étude de la fonction territoriale du hullement ainsi que l'étude des stratégies développées dans ce cadre, chez deux rapaces nocturnes, la Chevêche d'Athéna et le Hibou petit-duc.

Le hullement transmet donc l'information qu'une aire est occupée et que son propriétaire est présent, à l'instar de tous les autres signaux territoriaux. Mais il y a en fait bien plus d'informations dans le signal territorial que le simple fait de se déclarer occupant et d'annoncer les limites de son territoire.

En effet, les mâles en possession d'un territoire, contrôlent une zone de valeur (en terme de ressources disponibles, de sites de nidification ou les deux) que d'autres peuvent vouloir exploiter voire s'approprier. Le hullement doit donc avertir l'intrus, en sus de la présence d'un occupant dans une aire délimitée, qu'une attaque est possible : si celui-ci suggère par son comportement, son intention d'exploiter ou de posséder cette zone. Le hullement est donc un signal de menace à longue portée et il ne sera effectif que si il est suivi d'une escalade dans le conflit. Ces menaces peuvent se traduire par des signaux spécifiques, une approche, des comportements d'attaque ou encore des attaques directes. L'occupant d'un territoire ne sera pas seulement un émetteur, mais également un receveur des signaux territoriaux des congénères.

Qui est, et que veut faire le mâle qui est en train de se signaler ? Le fait-il depuis son territoire ? Ou bien est-il en approche avec la volonté de s'approprier un territoire déjà occupé ?

La territorialité va induire des résolutions de conflits à travers des combinaisons de signaux ou de comportements agressifs. L'issue de ces conflits sera potentiellement influencée à la fois par l'identité de l'opposant et sa capacité compétitive qui déterminera l'asymétrie entre opposants mais aussi par des compromis en terme de

coûts (i.e. de production du signal, de l'activité territoriale, en terme de blessures et de prédation) et de bénéfices (i.e. survie et aptitude phénotypique).

## **LE HULULEMENT : UNE SOURCE D'INFORMATION SUR L'IDENTITÉ DE L'ÉMETTEUR**

La plupart des signaux territoriaux étudiés jusqu'à maintenant avaient révélé des possibilités de discrimination. Le signal utilisé doit dans ce cas être suffisamment complexe afin de coder des informations individuelles (Bradbury & Vehrencamp 1998). Celles-ci ont en effet permis de mettre en évidence la discrimination individuelle chez les passereaux (revue dans Lambrechts & Dhondt 1995) et chez les non passereaux (Bretagnolle 1996). L'article 2 a permis de mettre en évidence que les chouettes pouvaient être en mesure de discriminer les hululements d'un mâle voisin d'un mâle non voisin sur la base des caractéristiques individuelles du hululement, ce qui joue vraisemblablement un rôle important dans la défense du territoire. Cette étude a donc fourni la première indication d'une capacité d'apprentissage des caractéristiques individuelles du hululement dans un contexte territorial chez une chouette. Cette capacité est bien connue chez les passereaux (Lambrechts & Dhondt 1995), qui apprennent leur chant et qui ont par conséquent les capacités cognitives nécessaires à l'apprentissage des propriétés d'un signal qui code une information sur l'individualité, et autorise de ce fait la discrimination individuelle. En effet, il est suggéré que l'apprentissage associatif, qui peut se faire à la place de ou en association avec l'habitation (Hauser 1996) peut intervenir à ce niveau de discrimination (Wiley 2005).

### **UNE STRATÉGIE D'ÉCONOMIE ?**

La discrimination voisin-étranger est un système économique qui permet de réduire les coûts induits par la territorialité.

Alors que l'activité territoriale et/ou la production du hululement est coûteuse (article 1), la discrimination voisin-étranger permet donc dans un premier temps de

minimiser le temps alloué à la défense du territoire, réduisant potentiellement les coûts physiologiques induits.

Ensuite, il est également apparu que lorsqu'un mâle était confronté à un intrus (i.e. un mâle non voisin), un coût additionnel ou « stratégique » (Guilford & Dawkins 1991) transparaissait (Article 1). La détermination de l'identité de l'opposant permettrait par conséquent, la réduction de ce type de coût, un mâle voisin induisant une menace moins forte (car déjà en possession de son territoire) comparativement à un mâle sans territoire. La réduction de ces coûts intervient certainement par une diminution des actes agressifs et la prévention d'escalade des conflits territoriaux. Le caractère territorial fort des mâles de Chevêches renforce l'avantage adaptatif d'une telle stratégie.

### **QUELS SONT LES MÉCANISMES IMPLIQUÉS ?**

Cette démonstration expérimentale amène cependant à se questionner sur les mécanismes spécifiques (i.e. cognitifs) sous-jacents à la capacité discriminatoire. Tout d'abord, nous sommes en accord complet avec Barnard (1991) qui souligne que : démontrer la reconnaissance individuelle dans n'importe quel contexte (i.e. territorial, relations entre parents et progénitures ou entre partenaires sexuels) est actuellement impossible car ce terme souligne la nature inhérente interne au processus de reconnaissance. D'où le recours terminologique au terme de discrimination qui n'implique pas la nature interne de ce processus.

Cependant, peut-on décrire plus en détail le mécanisme de la discrimination ? À ce sujet, Bee & Gerhardt (2001) soulignent qu'un individu territorial peut être habitué à une propriété individuelle distincte du signal et également à la position d'émission de ce signal. Le protocole utilisé (dans l'article 2) ne permet pas d'identifier quels sont les facteurs qui provoquent la réponse différentielle que nous observons. Est-ce l'identité de l'individu ou sa position ?

Il est important, pour comprendre cet aspect, de différencier le niveau de familiarité qui existe entre les individus mais aussi l'identité de l'individu. Or les deux stimuli

qui ont été utilisés, voisin *versus* étranger, n'ont pas le même niveau de familiarité (un mâle étranger est par essence moins familier qu'un mâle voisin). Et nous ne savons pas si les Chevêches sont en mesure d'individualiser les mâles entre eux.

Il serait donc intéressant de faire un test afin de découvrir si les Chevêches peuvent discriminer les voisins entre eux, en utilisant un protocole basé sur des repasses d'un même niveau de familiarité (i.e. que des voisins) et où les positions sont mis en balance (le « neighbour/neighbour paradigm » ; Stoddard 1996).

### EFFET DES VOISINS SUR LE COMPORTEMENT VOCAL

Le voisinage peut donc exercer des pressions de sélection fortes, sur l'utilisation des signaux vocaux et leur perception chez les mâles de Chevêches. Comme chez les passereaux (les dialectes : McGregor & Thompson 1988 ou la discrimination individuelle : Stoddard 1996), les mâles développant ce type de stratégies peuvent réduire le coût des interactions avec les voisins et par conséquent utiliser l'énergie épargnée dans d'autres activités qui peuvent agir favorablement pour la survie ou la reproduction. Mais est-ce que tous les mâles sont égaux face à cette discrimination et est-ce que cette capacité est dépendante de l'âge ou alors du contexte environnemental (la densité de compétiteurs par exemple) ? En ce sens, les mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) ont une capacité de discrimination qui augmente avec la densité de la population ainsi qu'avec l'expérience (Phillmore *et al.* 2003). Cette étude montre en effet que, la capacité de mémorisation du nombre de vocalisations individuelles est plus faible chez les mésanges qui sont élevées en isolement par rapport à celles qui le sont en milieu naturel. Ils ont ainsi conclu que la discrimination entre plusieurs vocalisations d'individus, chaque tâche demandant un processus de mémorisation, est aidé par l'expérience du contact avec les vocalisations des congénères. Ce point demanderait à être approfondi chez la Chevêche.

En effet, on sait désormais que l'activité territoriale des Chevêches est densité-dépendante. Les mâles, en plus faible densité, répondent moins à la repasse que les mâles en plus forte densité dont le niveau de compétition est potentiellement plus

élevé (voir Annexe II - Résultats complémentaires -). Lorsqu'on simule une densité plus forte (en utilisant plusieurs repasses simultanément et à des positions différentes) chez des mâles en faible densité, ces derniers augmentent leurs réponses territoriales pour répondre à cette hausse de la compétition, cependant lorsqu'on effectue la même chose chez les mâles en plus forte densité, la réponse territoriale reste la même (voir Annexe II - Résultats complémentaires -). Vu que la densité agit sur la défense du territoire, on se demande si elle peut également agir sur la capacité discriminatoire, comme c'est le cas pour les mésanges à tête noires ?

L'hypothèse émise est la suivante : la capacité de discrimination des variations individuelles du hullement devrait être réduite chez les mâles qui sont en faible densité. Une des façons possibles de tester cette aptitude serait d'utiliser une procédure d'habituation - déshabituaiton (*voir* Hauser 1996, Mendl *et al.* 2002) sur des mâles dans des situations de densités différentes. Ce type de procédure permet d'établir la manière dont un système sensoriel (ici les chouettes dans des situations de densités différentes) catégorise des stimuli (ici les hullements). En réponse à l'exposition répétée d'un stimulus, on s'attend à une habituation qui se traduit par une diminution ou un arrêt de réponse (qui ne peut être expliqué par une fatigue musculaire). Cette 1<sup>ère</sup> phase est suivie d'une 2<sup>ème</sup> phase de déshabituaiton qui consiste en la présentation d'un nouveau stimulus (Hauser 1996). Dans le cas des Chevêches, la phase d'habituation consisterait à diffuser les hullements d'un mâle inconnu et la phase de déshabituaiton à diffuser les hullements d'un autre mâle inconnu. Cette procédure serait alors répétée plusieurs fois sur des mâles différents et dans des situations de densités différentes. On s'attend à ce que les mâles en plus faible densité montrent des capacités de discrimination plus faibles, à la condition sine qua non qu'il existe une variabilité de ces capacités entre mâles.

Enfin, comment peut-on expliquer l'existence de variations individuelles dans le hullement ? Ces variations sont-elles le fruit du hasard ? Ou bien sont-elles aussi le fruit de l'existence d'indicateurs de la qualité des mâles et/ou de leurs capacités

compétitives ? En effet, il est possible que la présence de variations dans le hululement, liées à un trait phénotypique des mâles, puisse également intervenir dans ce contexte précis de la discrimination.

## **LE HULULEMENT : UNE SOURCE D'INFORMATION SUR LES CAPACITÉS COMPÉTITIVES DE L'ÉMETTEUR**

Au-delà de cette capacité de discrimination, nous avons souligné pour les mâles territoriaux l'importance de jauger la capacité compétitive des intrus.

Nous avons ainsi mis en évidence que durant les conflits territoriaux, les mâles de Hiboux petit-duc utilisent la fréquence du hululement comme indicateur de la condition corporelle des mâles. Celle-ci est négativement reliée à leur condition corporelle ; de fréquences basses indiquant les mâles en bonne condition corporelle-  
reflet potentiel du RHP. De plus, la façon dont les mâles répondent, varie en fonction des stimuli diffusés. Quand ils sont confrontés à des hululements comprenant des fréquences basses, i.e. qui simulent des mâles en très bonne condition corporelle, les réponses territoriales sont plus faibles. Alors que dans le cas des réponses données à des hululements de plus hautes fréquences, qui simulent des mâles en plus faible condition corporelle, la situation se trouve inversée.

### **L'OCCUPANT GAGNE-T-IL TOUJOURS ?**

Dans le cas des conflits agonistiques (hors territoire), ce résultat est attendu, lorsque le degré d'asymétrie entre deux opposants est important, l'individu le plus faible perd le conflit et évite le plus souvent l'escalade (Maynard-Smith 1982). Cependant dans un contexte territorial, une asymétrie existe entre l'occupant et l'intrus. Il est donc le plus souvent admis que les occupants gagnent usuellement le conflit, et ce quelque soit l'intrus auquel il est confronté (Bradbury & Vehrencamp 1998 ; voir introduction). Si cette assomption générale est vraie pour le petit-duc, les mâles auraient dû répondre aussi fortement voir plus aux hululements de basses fréquences (Article 3). Comment alors expliquer le résultat que nous obtenons ?

L'hypothèse que nous proposons est la suivante : tout d'abord, il est important de resituer le contexte de l'expérimentation, elle a en effet été effectuée fin mai - début juin, période qui correspond au début de l'incubation des femelles. Ainsi pour les mâles qui avaient déjà une femelle (et pour certaines en train d'incuber), la compétition pour l'appariement devenait, de ce fait, potentiellement nulle ou plus faible pour ces mâles. Les mâles qui possèdent des fréquences de hululement plus basses se reproduisent en effet plus tôt que les autres et potentiellement ces mêmes mâles acquièrent leur territoire plus tôt que les autres (Article 4). On peut envisager une conséquence potentielle : les mâles possédant des fréquences de hululement plus hautes ne seraient pas encore en possession de leur territoire à cette période. Ils pourraient donc poser du moins à ce stade de la période de reproduction une menace plus forte pour les mâles d'ores et déjà en possession de leur territoire.

Si cette hypothèse est vérifiée, la défense du territoire et les stratégies qui en découlent devraient varier au fil de la saison de reproduction. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait répéter le même protocole expérimental (décrit dans l'article 3) au fil de la saison de reproduction dans laquelle on s'attend à trois phases distinctives dans l'acquisition des territoires : une première phase où aucun mâle n'a acquis de territoire, une deuxième phase où une partie des mâles en bonne condition corporelle ont acquis leurs territoires et enfin une troisième (i.e. celle pendant laquelle nous avons réalisé notre expérimentation) où tous les mâles en bonne condition ont acquis leurs territoires et où seuls les mâles en moins bonne condition prospectent encore pour l'acquisition d'un territoire.

Afin que notre hypothèse soit vérifiée, nous devrions observer une interaction forte de la variation de la réponse territoriale avec la fréquence des hululements et de la saison : démarrant d'une réponse territoriale plus importante envers les hululements de plus basses fréquences voire égale quelque soit la fréquence jusqu'à l'obtention d'une réponse territoriale plus forte envers les hululements de plus hautes fréquences (i.e. ce que nous avons observé). Il est en effet attendu que les mâles en

meilleure condition, i.e. qui produisent des hululements avec une fréquence plus basse, posent une menace plus importante pour les mâles qui possèdent déjà leur territoire lors des deux premières phases.

Enfin, il semble que la territorialité du Hibou petit-duc reste encore à discuter, en effet quelle est la taille du territoire qu'il occupe ? Ce territoire est-il défendu pour les ressources et le site de nidification ; ou uniquement pour le site de nidification ? Une étude sur une autre espèce de Hibou petit-duc, le Hibou petit-duc de Lanyu *Otus elegans botelensis* (Severinghaus 2000) a montré une certaine tolérance des « floaters » sur les territoires (ou domaines vitaux : dans cette étude malheureusement l'auteur ne semble pas différencier domaines vitaux et territoires, ce qui pourrait expliquer les résultats qu'elle obtient) et des zones de recouvrement assez importante entre domaines vitaux. Cette étude suggère cependant que la défense territoriale est variable et complexe au sein de cette espèce du genre *Otus*. A la fois, l'expérimentation que nous avons effectué (Article 3) ainsi que l'étude sur les domaines vitaux (voir Annexe II - Résultats complémentaires -) nous amène à penser que la territorialité peut être variable et pas si exclusive que l'on aurait pu le penser. Maintenant qu'elle part occupe la délimitation du territoire dans le domaine vital ? Il s'agit d'une question centrale dans ce cas à laquelle il nous faut répondre en premier lieu. Par exemple en équipant des mâles, très tôt dans la saison de reproduction, d'émetteurs et en contrastant les zones de défense du territoire (i.e. quand il chante) et de nourrissage. Personnellement, je m'attendrais plutôt à obtenir des résultats révélant des territoires extrêmement réduits autour des sites de nidification.

### ÊTRE TOUJOURS HONNÊTE ?

Nos résultats concernant l'altération de fréquence durant les conflits territoriaux chez le Hibou petit-duc étaient inattendus et soulèvent la question de l'honnêteté du signalement territorial (Article 3). Même si l'altération de fréquence a déjà été documentée principalement chez les amphibiens, aucune étude chez les oiseaux n'avait montré une diminution de la fréquence lors des conflits territoriaux à partir

d'un protocole de repasse simulant des mâles de différentes qualités. Une étude très récente (Price *et al.* 2006) a montré que chez les Cassiques de Montezuma *Psarocolius montezuma*, un oiseau chanteur, on observait la diminution de la fréquence fondamentale d'un des composants du chant durant les conflits territoriaux (alors que les autres n'étaient pas altérés). Ce composant du chant est d'ailleurs lui-même contraint par la taille corporelle. Ce résultat confirme d'une part que l'altération de fréquence est possible chez les oiseaux et d'autre part que si certains paramètres du chant paraissent statiques d'autres peuvent au contraire être dynamiques. Dans notre cas, les mâles de petit-duc diminuent la fréquence du plateau de leurs hululements lorsqu'ils sont confrontés à un mâle en meilleure condition, tandis que les autres éléments du hululement ne varient pas. Cependant, cette observation bien qu'elle soit intéressante ne nous donne pas d'informations précises sur sa fonction durant les conflits territoriaux.

La question que l'on peut désormais se poser concerne à la fois le rôle immédiat et l'avantage perçu à l'issue du conflit de l'altération de fréquence mais aussi de son rôle à plus long terme et de sa valeur adaptative. Wagner (1992) proposa à ce sujet trois hypothèses différentes qui pourraient expliquer le rôle de l'altération de fréquence chez les amphibiens. La première est l'hypothèse du « signal de la taille » (« signal of size hypothesis ») qui propose que les mâles vont diminuer la fréquence de leurs cris afin de fournir un signal honnête de leur tailles à leurs opposants. Des cris, donnés en réponse à un opposant, de plus basses fréquences, seraient alors de meilleurs prédicteurs de la taille des mâles que les cris spontanés (i.e. cris produits spontanément sans qu'il y ait conflit avec un autre opposant). Pour que cette hypothèse soit vérifiée deux conditions doivent être remplies : 1) La prédictibilité de la taille basée sur la fréquence devrait augmenter durant les interactions agonistiques et 2) Les mâles devraient coder l'information « taille » dans la magnitude de l'altération de fréquence. La prédiction qui en découle serait l'observation d'une relation entre la taille des mâles et le changement de fréquence. La deuxième

hypothèse est celle du « signal de la capacité compétitive indépendant de la taille » (« signal of size-independent fighting ability hypothesis ») qui statue que les mâles utilisent la magnitude de l'altération de fréquence afin d'indiquer leur véritable capacité compétitive, qui peut être soit déterminée par l'expérience, la motivation ou la condition physiologique (et pas par la taille). En assumant que les mâles qui ont une plus grande capacité compétitive sont plus enclins à l'escalade (i.e. jusqu'au combat physique), cette hypothèse prédit que l'altération de fréquence devrait être reliée à la propension au combat ou à la probabilité qu'un mâle attaquera un opposant, encore une fois indépendamment de la taille. De plus, dans le cas où la capacité compétitive est reliée à la condition corporelle, celle-ci devrait être corrélée à l'amplitude de l'altération de fréquence. Enfin, la troisième est l'hypothèse du « signal malhonnête de la taille » (« dishonest signal of size hypothesis » ; voir Bee 2000) où l'altération de fréquence serait un moyen d'exagérer les signaux prédisant la taille des mâles, une forme de bluff. Une des prédictions est que l'évaluation de la taille des mâles devrait être largement basée sur l'altération de fréquence des cris donnés en réponse à un opposant plutôt que sur les cris spontanés. Si l'altération de fréquence est un moyen de fournir une fausse information de la taille, les plus petits mâles devraient altérer leurs fréquences d'une plus forte amplitude par rapport aux mâles plus gros. Dans ce cas, si de plus basses fréquences fonctionnent comme une forme de bluff de la taille, les mâles devraient descendre de manière plus importante leur fréquence lorsqu'ils sont confrontés à des opposants plus grands ou de taille similaire, ces derniers posant une menace plus grande.

Dans le cas des Hiboux petit-duc et dans le cadre de nos résultats, l'hypothèse du « signal taille-indépendant de la capacité compétitive » semble à privilégier. En effet, nous avons trouvé que l'altération de fréquence était corrélée avec la condition corporelle prédite des mâles. Les mâles en meilleure condition diminuaient leurs fréquences d'une plus forte amplitude alors que les mâles en plus mauvaise condition tendaient plutôt à augmenter leurs fréquences. Cependant, le fait que nous

avons basé ce calcul sur une condition corporelle prédite, basée sur les paramètres acoustiques du hululement, tempère ce résultat. En effet, la capture des mâles et le calcul direct de leurs conditions corporelles auraient été préférables. Il ouvre cependant des pistes pour de nouvelles investigations et en particulier pour tester la fonction de l'altération de fréquence, afin de confirmer les différentes hypothèses exposées précédemment.

Il serait, en ce sens, intéressant d'effectuer une expérimentation en trois étapes : 1) enregistrement des hululements spontanés des mâles à tester, puis de tester la réponse des mâles à des hululements synthétisés où seule la fréquence varie. Ce test pourrait se dérouler en deux repasses successives où chacune d'entre elles varie en fréquence. Bien entendu, cette expérimentation nécessite la capture des mâles (afin de les mesurer), ce qui ajoute un degré de difficulté non négligeable. La méthode la plus objective serait de capturer les mâles, quelques jours avant l'expérimentation et de les équiper d'émetteurs VHF afin de pouvoir les identifier de manière certaine durant l'expérience. Les résultats de cette expérience permettraient de confirmer à la fois nos résultats, de vérifier l'hypothèse de Wagner (1992) et par conséquent d'attribuer une fonction plus précise à cette altération de fréquence.

Enfin, la valeur adaptative de cette stratégie serait une étape supplémentaire de sa compréhension. En particulier, on peut se demander si l'altération de fréquence procure un avantage aux mâles *via* par exemple un gain en terme de reproduction ? Cette question demeure intéressante bien que compliquée à investir, du moins en ce qui concerne le Hibou petit-duc.

## **AVOIR UN TERRITOIRE, POURQUOI ? ÉLEVER DES JEUNES ?!**

Il est attendu que les avantages d'un signal sexuel conféré à un mâle à différents niveaux de la reproduction conduisent à un meilleur succès reproducteur, ce qui expliquerait l'évolution de ces signaux (Anderson 1994). Dans l'Article 3 nous avons montré que des hululements de plus basses fréquences reflétaient la condition

corporelle des mâles et que cet indicateur leur fournissait un avantage lors des conflits territoriaux. Potentiellement si les mâles avec des hullements de plus basses fréquences gagnent plus de conflits territoriaux, ces derniers devraient souffrir moins des intrusions et le temps ainsi épargné pourrait être alloué à d'autres activités, avec un bénéfice direct sur le succès reproducteur. Le résultat des corrélations entre la fréquence du hullement et les composants de la reproduction du Hibou petit-duc montre que les mâles possédant un hullement avec une basse fréquence avaient un meilleur succès reproducteur, et produisaient plus de jeunes ainsi que des jeunes plus gros. Les mâles qui possèdent des hullements avec de plus basses fréquences sont donc susceptibles de produire plus de descendants. Cette étude renforce la prépondérance de la sélection intrasexuelle sur le hullement.

Maintenant, plusieurs questions restent en suspens : Est-ce que les mâles avec des hullements de basses fréquences acquièrent également des territoires de meilleure qualité ? Comment les femelles vont sélectionner les mâles : sur la base de leur hullement ou sur la qualité de leur territoire ? Quelles sont les bénéfices que les femelles vont obtenir : Des bénéfices directs ou indirects ? Quel est l'effort parental produit par ces mêmes mâles ? Et enfin peut-on dissocier la qualité du territoire de la qualité des parents ? (Voir Annexe II - Résultats complémentaires -).

## **EVOLUTION DE LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE ET DES STRATÉGIES TERRITORIALES CHEZ LES RAPACES NOCTURNES**

Charles Darwin (1871) n'a pas seulement été à l'origine de la théorie de la sélection sexuelle, mais il a également suggéré qu'elle pouvait jouer un rôle important dans l'évolution de la production de sons élaborés par les mâles durant les parades nuptiales. Il avait déjà reconnu que la compétition entre mâles pour les femelles pouvait intervenir dans deux contextes différents. Dans le premier cas, les mâles devraient se battre avec d'autres, le vainqueur bénéficiant soit d'une femelle disponible ou d'un territoire de reproduction qui est un pré requis essentiel dans

l'acquisition plus tardive d'une femelle. Parce que les mâles dans ce cas sont en compétition entre eux dans un premier temps, il y aura une forte sélection favorisant des traits qui augmentent le succès de la compétition mâle-mâle. Dans le deuxième cas, les mâles vont plutôt tenter d'influencer le choix des femelles plus directement en produisant des signaux élaborés ou extrêmement remarquables.

Cependant, les interactions vocales entre mâles furent longtemps interprétées en dépit de la théorie de la sélection sexuelle (Catchpole 1982) et seulement en lien avec leur fonction territoriale proximale. De telles approches ont conduit à l'époque au maintien d'une dichotomie entre la fonction territoriale et sexuelle des chants (Catchpole 1982). Tout d'abord, leurs fonctions proximales ne sont pas mutuellement exclusives, et l'on sait désormais que la plupart des chants et des cris sexuels ont une double fonction (i.e. sexuelle et territoriale ; e.g. Leitão & Riebel 2003). Ensuite, leurs fonctions sont ultimement reliées à la sélection sexuelle, dont l'acquisition d'un territoire est un stade primaire et l'attraction de la femelle pour se reproduire, afin d'avoir une descendance, est le stade essentiel et final.

#### **UNE PROPOSITION SUR L'ÉVOLUTION DES SIGNAUX ACOUSTIQUES SEXUELS CHEZ LES RAPACES NOCTURNES ET LES NON PASSEREAUX : EST-CE QUE TOUT DÉPEND DU TYPE DE SÉLECTION SEXUELLE ?**

Nottebohm (1972) a été le premier à suggérer que la sélection sexuelle était une pression importante dans la forme des chants d'oiseaux les plus élaborés. Depuis, il est admis que la sélection sexuelle a joué un rôle crucial dans l'évolution de la structure des chants. Cependant, laquelle des deux types de sélection : inter ou intrasexuelle - agit le plus sur l'évolution des vocalisations ? Agissent-elles de manière différentielle ? Pour toutes les espèces ?

Chez les passereaux, nous avons vu qu'une grande diversité de répertoire de types de chant existe entre espèces, où la sélection inter- et intrasexuelle peut agir de manière différentielle sur la structure des chants (Catchpole 1980 ; 1982). Lorsque la fonction principale du chant est la défense du territoire, le chant est alors plus court, simple et stéréotypé ; alors que lorsque sa fonction principale est l'attraction de la

femelle, le chant est souvent plus long complexe et variable. Par exemple, chez la mésange charbonnière *Parus major* la fonction primaire du chant est la défense du territoire, bien qu'une fonction double ne peut évidemment pas être exclue (Krebs 1977), cette espèce présente des petits répertoires avec des types de chants répétés. McGregor *et al.* (1991) démontra également que les mâles avec de plus grands répertoires ont un meilleur succès reproducteur et occupent des territoires de meilleure qualité. Cependant, de plus grands répertoires n'attirent pas en premier lieu les femelles. Si on contraste la diversité des répertoires de la mésange charbonnière avec celui des Phragmites des joncs, *Acrocephalus schoenobaenus*, espèce qui possède de très larges répertoires où les types de chants sont peu répétés et donc très variables ; la principale pression de sélection impliquée est la sélection intersexuelle. Une étude comparative basée sur 165 espèces de passereaux (Read & Weary 1992) a utilisé différentes méthodes afin de chercher des associations à différents niveaux taxonomiques. Les résultats ont montré que les espèces polygynes possédaient des répertoires de syllabes (pas les répertoires de types de chants) plus importants, alors que les répertoires de type de chants sont plus importants chez les espèces fournissant des soins parentaux. De plus, les répertoires de syllabes ainsi que de types de chant sont plus grands chez les espèces migratrices.

On voit bien ici, qu'au-delà du système de production et des capacités cognitives (qu'ils aient évolué en amont, en aval de la sélection sexuelle ou co-évolué), les systèmes d'appariement (Trivers 1972) ainsi que la sélection sexuelle agissent sur l'évolution de la structure des signaux (Hauser 1996). La sélection intra sexuelle en particulier tend visiblement à simplifier la structure des signaux territoriaux (Catchpole & Slater 1995) et à limiter la taille des répertoires (Doutrelant *et al.* 2000). Un signal stéréotypé donnant potentiellement des informations directes sur les capacités compétitives des mâles lors des conflits (Maynard-Smith & Harper 2003). De la même façon, les hululements des rapaces nocturnes présentent des structures très stéréotypées où la sélection intrasexuelle semble être le premier filtre (voir

Article 3 et 4). L'ensemble des rapaces nocturnes sont territoriaux et présentent tous des signaux très stéréotypés, ce qui suggérerait que la sélection intrasexuelle agit fortement sur les signaux sexuels de ce groupe taxonomique. Cependant, il existe dans ce groupe des gradients de complexité : des hululements du Hibou petit duc qui présentent une structure spectrale extrêmement simple, aux hululements des Chouettes hulotte qui présentent plusieurs éléments ou encore ceux de la Chevêche d'Athéna qui présentent une structure spectrale plus complexe avec des fréquences harmoniques. Si l'on observe aussi des structures spectrales diversifiées dans ce groupe, on peut se demander alors si ils ont subi des pressions de sélection différentes qui auraient conduits à cette diversité ?- comme cela a t'il été observé chez les passereaux.

Enfin et plus largement, on retrouve également chez les non passereaux (incluant la famille des strigidés) une grande diversité des répertoires de cris qui peuvent être également composés de nombreuses notes et/ou présenter des structures spectrales variées. Prenons l'exemple de l'Oedicnème criard *Burhinus oedicnemus* qui possède des cris composés de trilles et d'éléments extrêmement variés et ne présente pas une territorialité forte, le cri sexuel semble surtout avoir une fonction dans l'attraction du partenaire.

Une analyse comparative des cris sexuels entre non passereaux en fonction de leurs systèmes d'appariements, du fait qu'ils soient migrateurs ou sédentaires, du type de sélection sexuelle principale supposée et aussi de l'intervention éventuelle d'autres signaux dans le cadre sexuel (e.g. visuel); pourrait peut être nous aider à comprendre l'évolution de la structure de leurs signaux territoriaux et sexuels.

### **ET L'ÉVOLUTION DES STRATÉGIES VOCALES TERRITORIALES ?**

La territorialité est un système d'espacement qui est maintenu par des séries de comportements qui sont propres à chaque espèce, le bénéfice obtenu étant en général un meilleur succès reproducteur ou une meilleure survie (e.g. McGregor *et al.* 1981). L'aspect d'économie est particulièrement important dans ce système territorial

(Brown 1964), pendant que les différences de RHP entre opposants affectent les stratégies territoriales (e.g. Hammerstein 1981). Les Chevêches en particulier ont développé un système territorial économique basé sur la discrimination des mâles voisins et étrangers. La chevêche défend son territoire durant toute l'année et les interactions avec les autres mâles établis sont potentiellement très nombreuses, elle profite donc de la diminution du coût des interactions avec ces derniers (Article 1 et 2), ce qui potentiellement lui profite en terme de survie (réduit les risques de prédation, puise moins dans les réserves énergétiques) et en terme de reproduction. Une autre stratégie chez les Hiboux petit-duc vise à estimer le degré d'asymétrie entre opposant dans le RHP, un mâle pouvant ainsi juger si il est en mesure d'escalader un conflit ou non et éviter des risques de blessures (Article 3). Ce système procure aux mâles un avantage en terme de reproduction (et peut être de survie) et a ainsi potentiellement montré sa valeur adaptative (Article 4).

Maintenant, est-ce que le Hibou petit-duc discrimine les mâles voisins, est-ce que la Chevêche juge du degré d'asymétrie en utilisant un indicateur contenu dans le hululement ? Ces stratégies ne sont pas mutuellement exclusives et aussi bien les Chevêches que les petit-duc ont pu les développer, comme d'autres espèces de rapaces nocturnes d'ailleurs. Il est d'ailleurs probable que d'autres stratégies ont pu être développées dans ce contexte territorial. Il est possible que la densité de compétiteurs joue un rôle très important dans l'évolution des stratégies territoriales, à l'instar des dialectes, par exemple développés par les passereaux. L'ensemble de ces paramètres s'ajoute à la caractéristique particulière des chouettes et des hiboux : la vie nocturne, qui est, à mon sens, le facteur clé qui a amené aux développements de telles stratégies (telles que l'altération de fréquences).

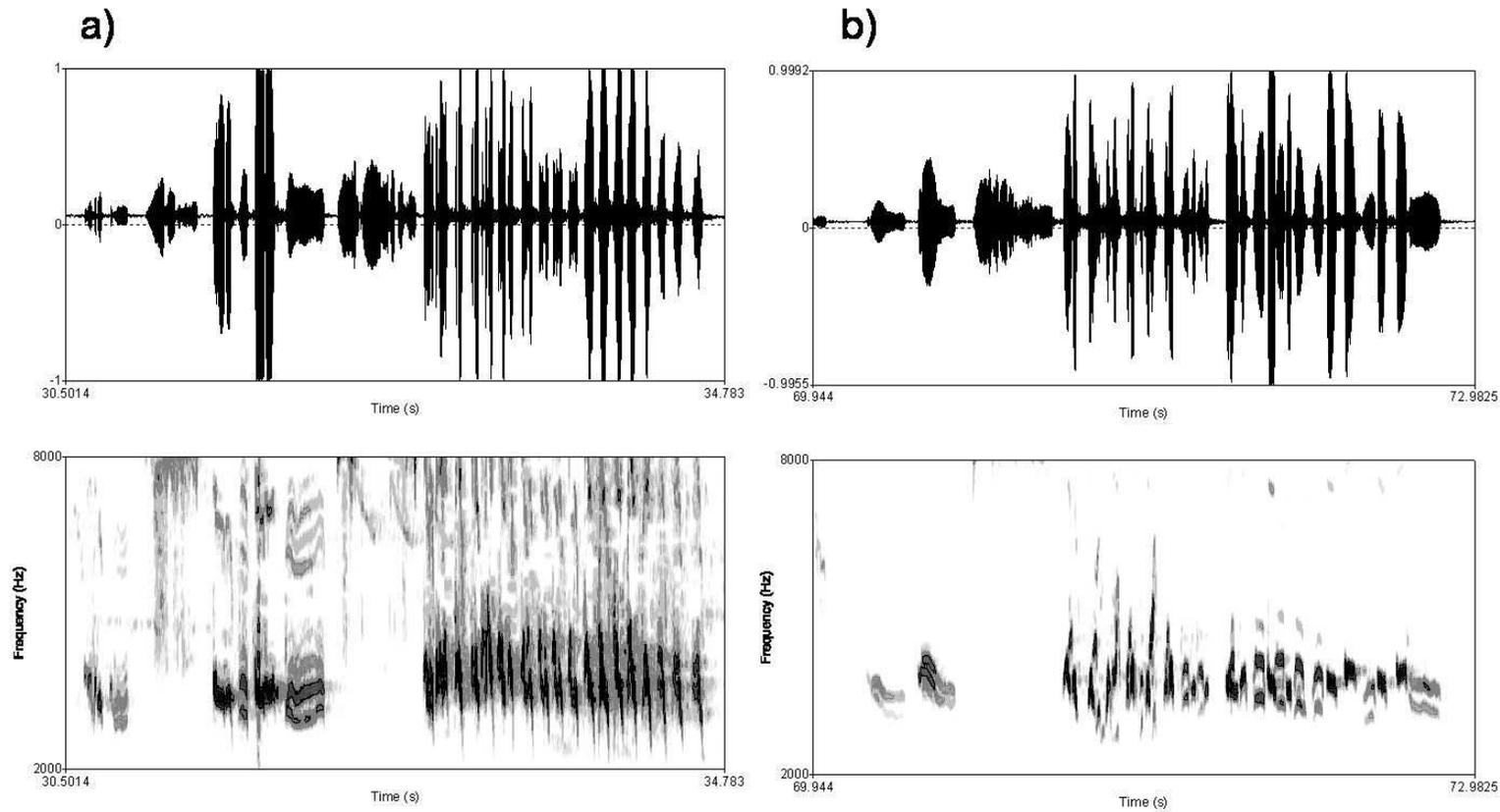
En conclusion, alors que les non passereaux ont longtemps été considérés comme une « sous classe » des passereaux leurs stratégies de communication sont tout aussi intéressantes.

Dans cette thèse, nous avons montré que les rapaces nocturnes grâce à une vocalisation stéréotypée : le hululement peut transmettre des informations sur l'identité et sur la capacité compétitive des mâles. Nous avons montré que les stratégies territoriales qu'ils ont développé semblent plus complexes que prévues. Dans le contexte particulier de la territorialité, les rapaces nocturnes ont, en effet, à faire face à des compromis, en terme de coûts et de bénéfices, qui les ont amené à développer des stratégies telles que la discrimination voisin-étranger et l'adaptation de la réponse territoriale en fonction de la qualité des intrus.

Ceci ouvre de larges perspectives, surtout à la vue des nouvelles avancées à la fois dans la technologie permettant l'analyse et la synthèse des sons et dans la compréhension des stratégies de communication. Alors que l'ensemble de cette thèse se base principalement sur la communication entre deux actants (i.e. un émetteur et un receveur) qui est une vision finalement simplifiée de la réalité, la communication intervient, de manière plus réaliste, dans un réseau complexe composé de plusieurs émetteurs et plusieurs receveurs (McGregor 2005). On sait désormais que les réseaux de communication jouent un rôle important dans les relations sociales et que des stratégies spécifiques ont été développées telles que l'indiscrétion ou l'exploitation des signaux.

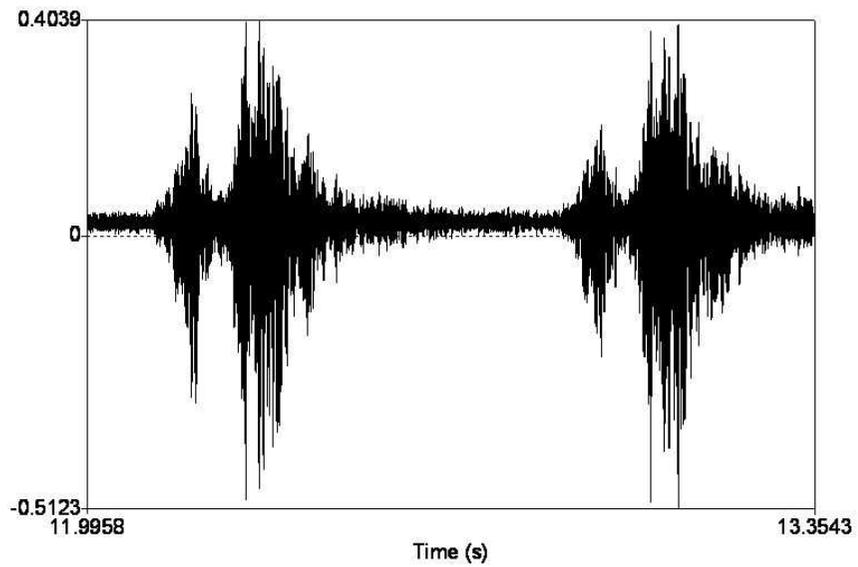


# **ANNEXE I - FIGURES, CARTES & SPECTROGRAMMES**



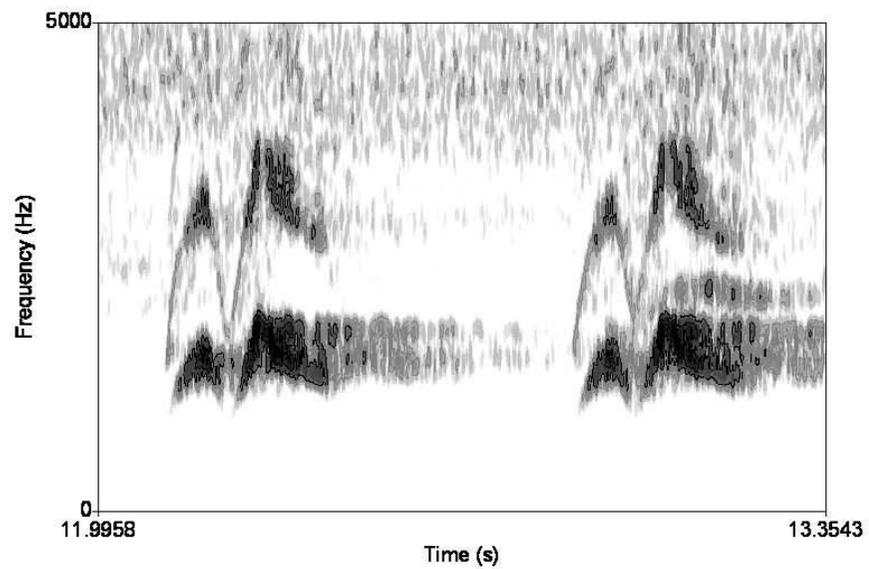
**Le Rouge gorge** *Erithacus rubecula*

Spectrogramme 5: exemples de deux types de chant produits par un mâle de rouge gorge (illustré par la piste 1 du CD). Pour une explication du spectrogramme voir la partie « méthodes ».



**Le Pita aliazul** *Pitta moluccensis*

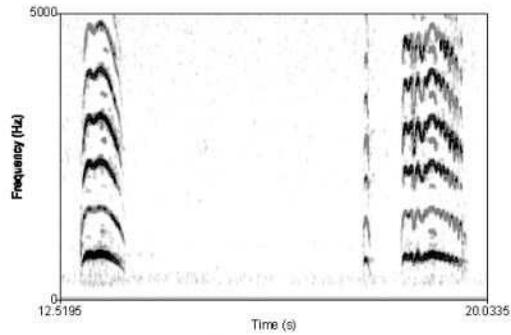
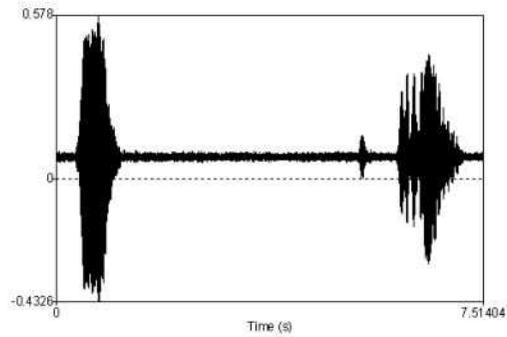
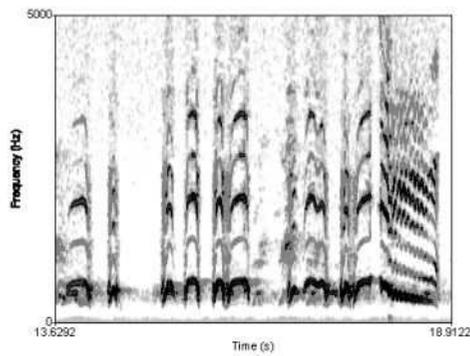
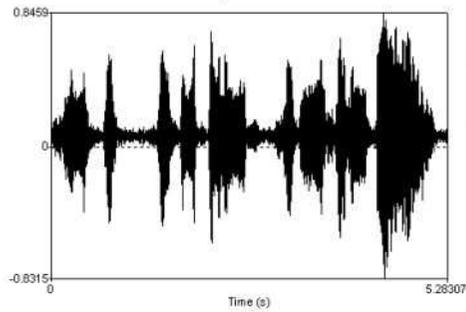
Spectrogramme 6: exemple de cris sexuels d'un suboscine -le Pita aliazul- (illustré par la piste 2 du CD). Pour une explication du spectrogramme voir la partie « méthodes ».





a)

La Chouette rayée *Strix varia*



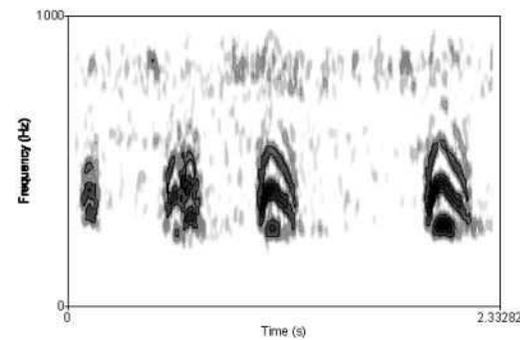
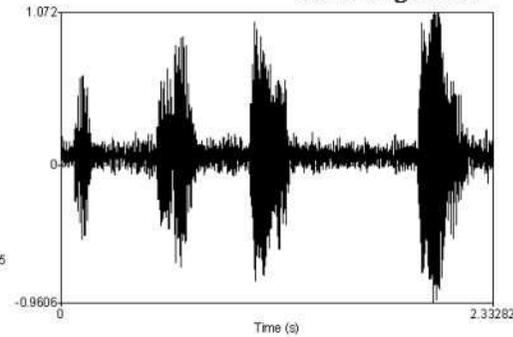
b)

La Chouette hulotte *Strix aluco*



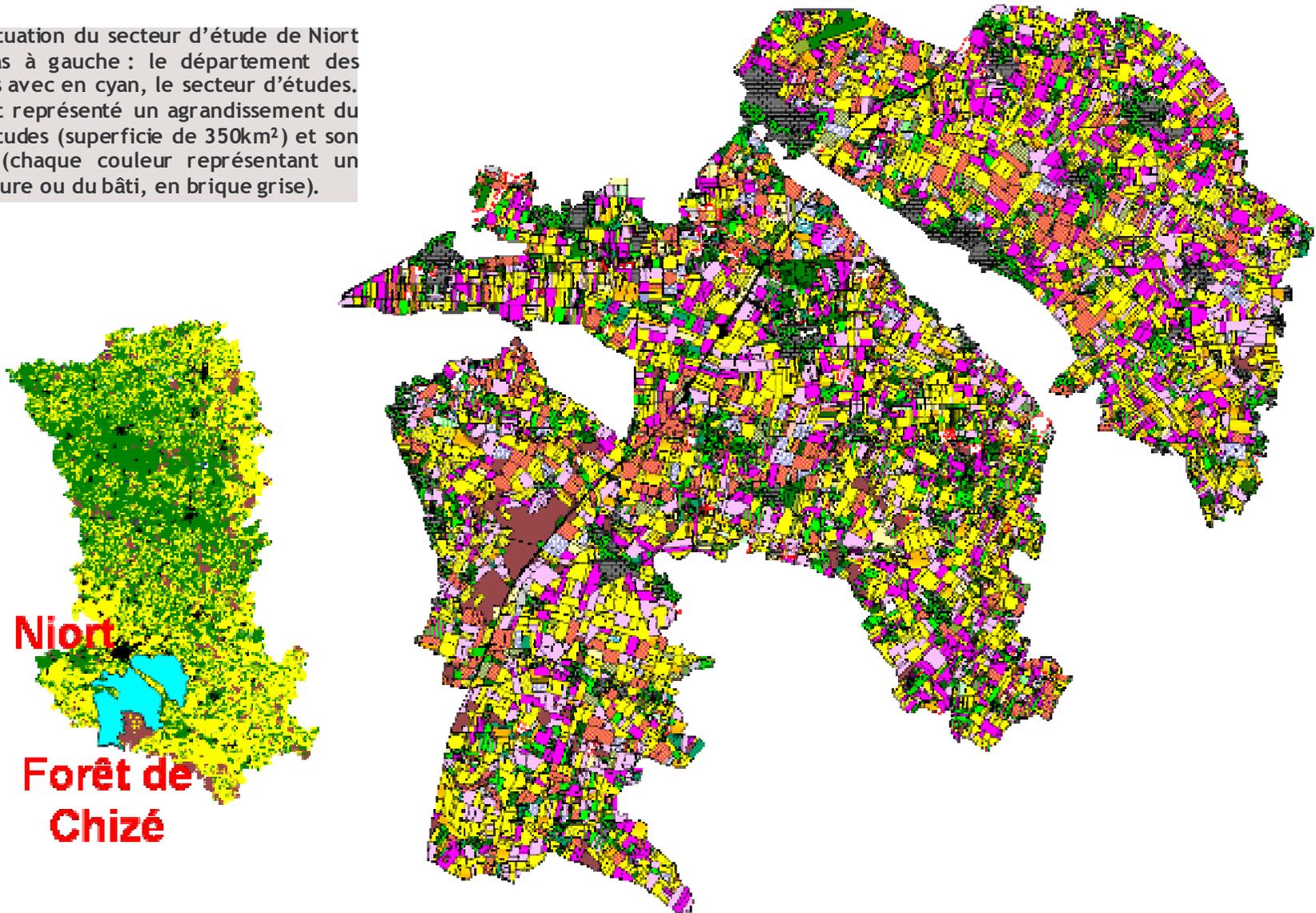
c)

Le Hibou grand-duc américain  
*Bubo virginianus*

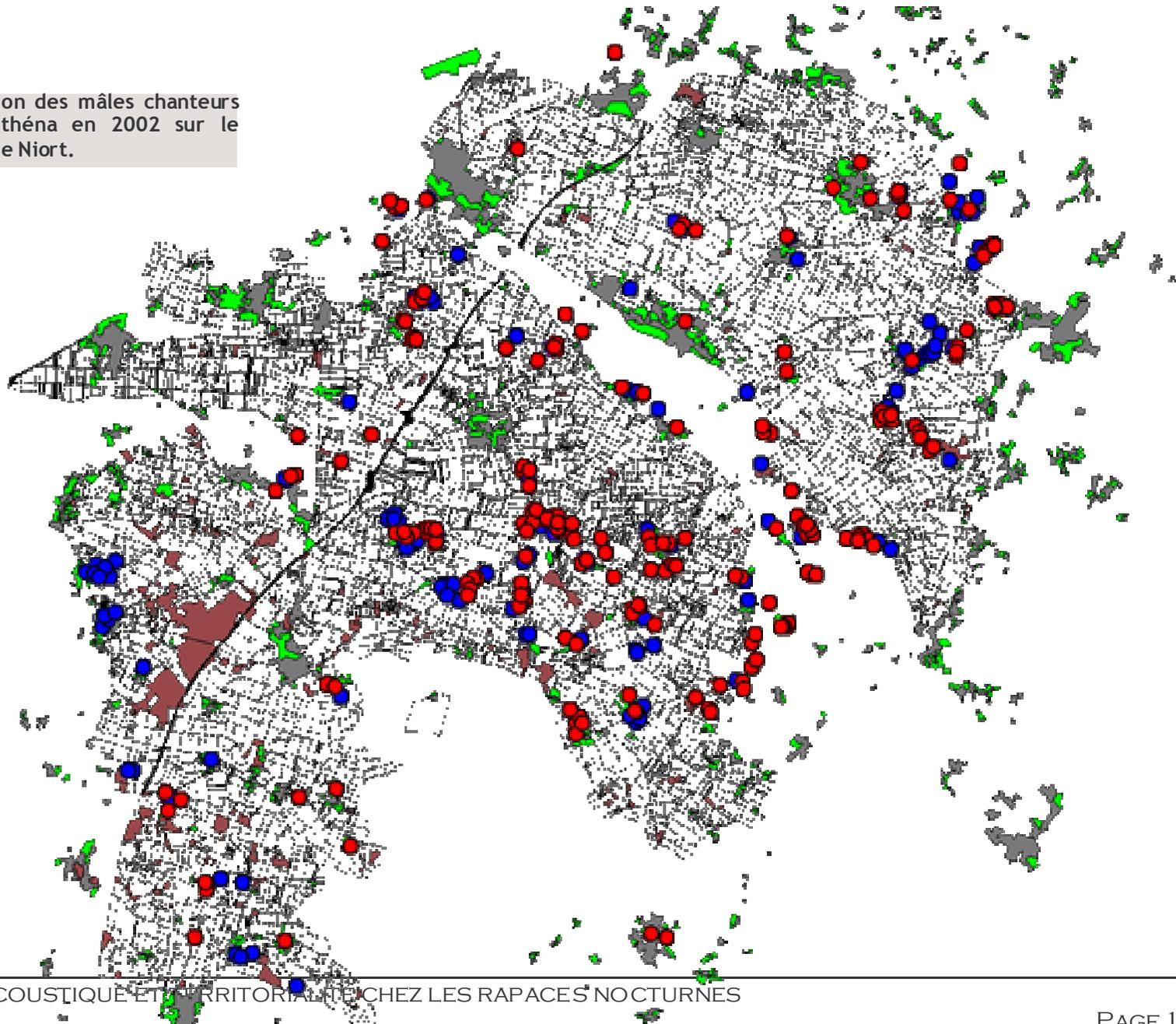


Spectrogramme 7: exemples de trois hululements de trois rapaces nocturnes qui illustrent à la fois l'aspect stéréotypé des vocalisations des non passereaux et également la fréquence fondamentale basse des hululements (illustré par la piste 3 du CD)

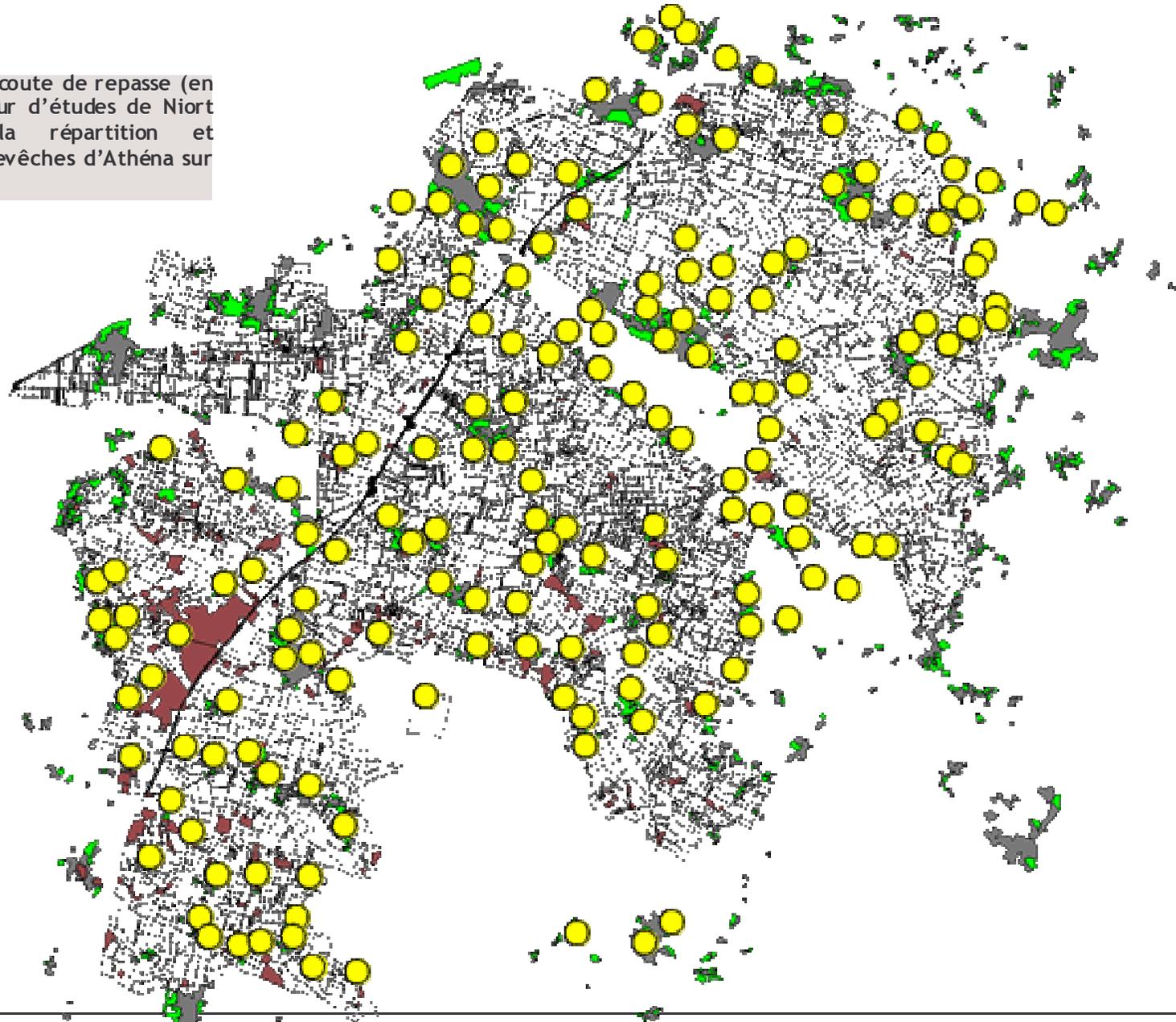
Carte 1 : Situation du secteur d'étude de Niort avec en bas à gauche : le département des Deux-sèvres avec en cyan, le secteur d'études. A droite est représenté un agrandissement du secteur d'études (superficie de 350km<sup>2</sup>) et son parcellaire (chaque couleur représentant un type de culture ou du bâti, en brique grise).



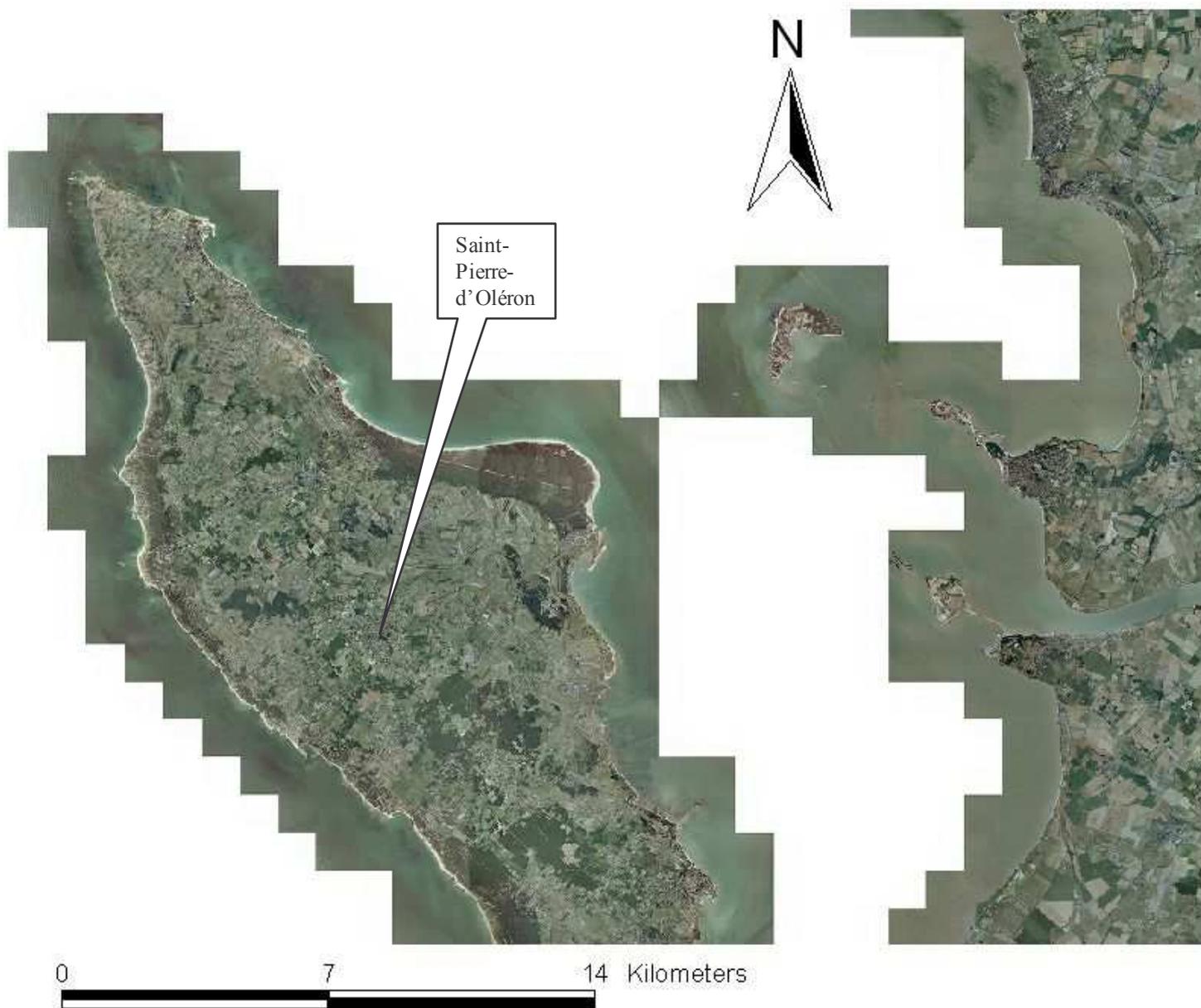
Carte 2 : Répartition des mâles chanteurs de Chevêche d'Athéna en 2002 sur le secteur d'études de Niort.



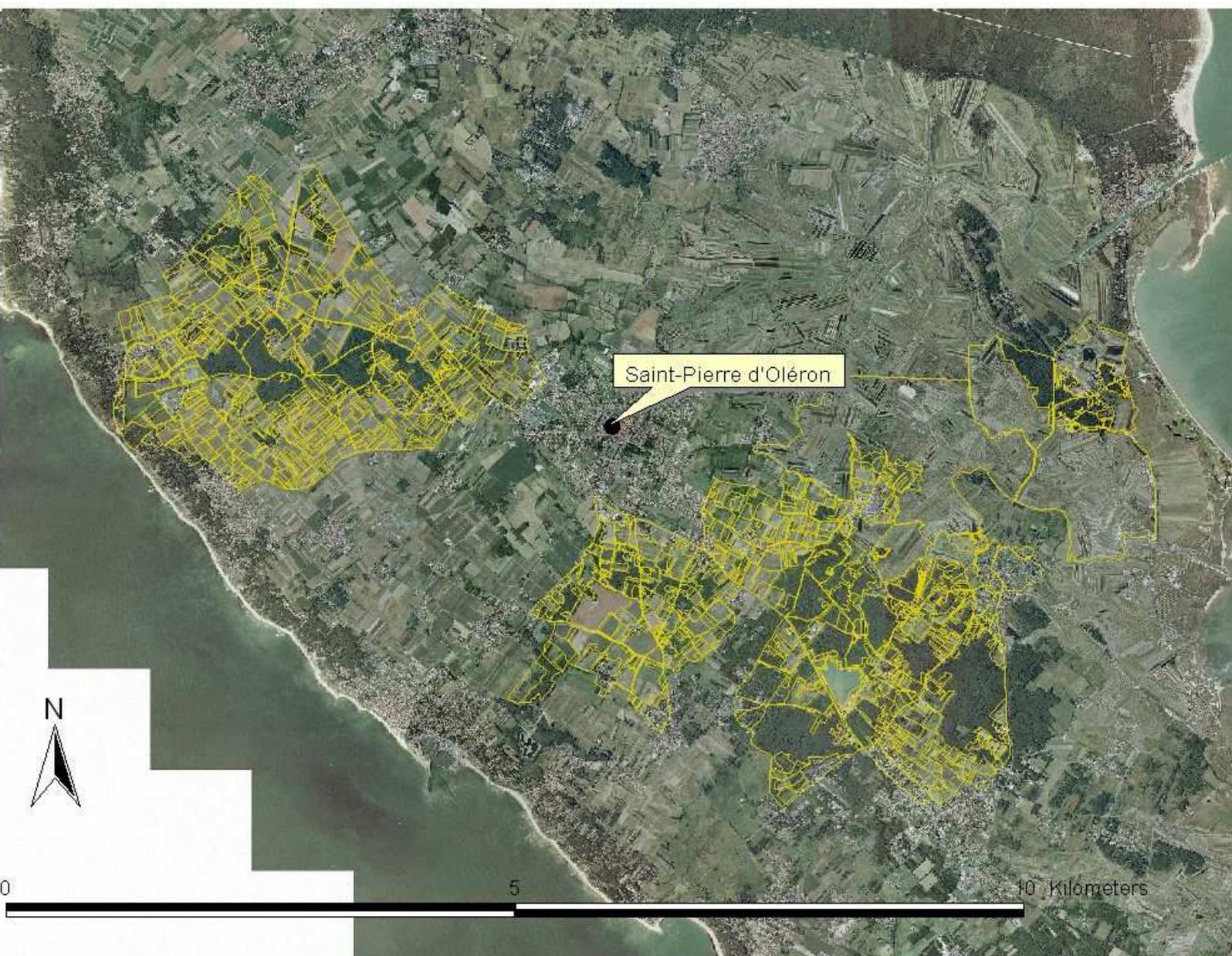
Carte 3 : Points d'écoute de repasse (en jaune) sur le secteur d'études de Niort afin d'évaluer la répartition et l'abondance des Chevêches d'Athéna sur le secteur d'études.



Carte 4: Photo satellite de l'île d'Oléron (BD ORTHO) située dans l'ouest de la France.

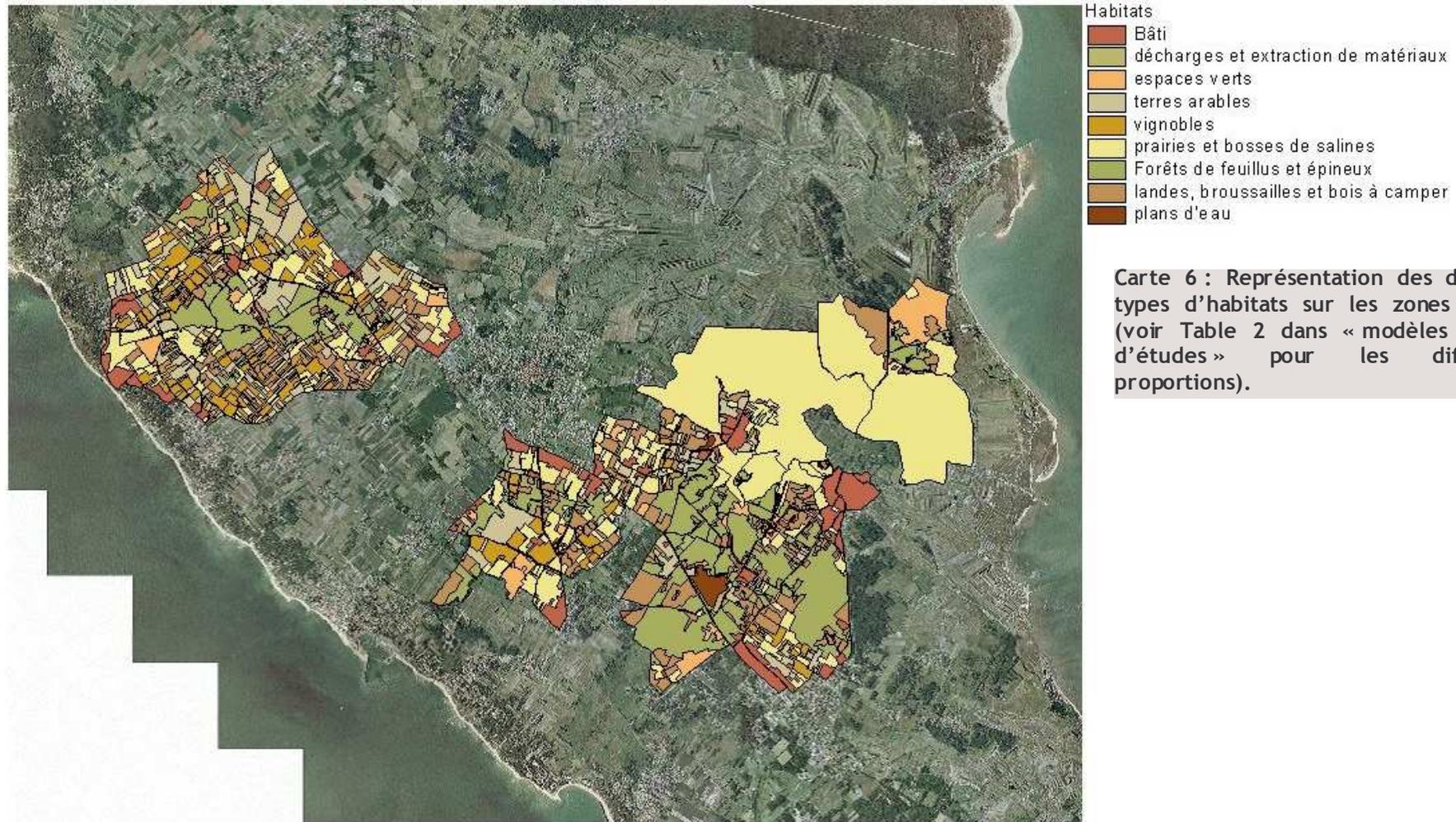


Carte 5 : Photo satellite (BD ORTHO) du centre de l'île d'Oléron. Les zones en jaunes représentent les zones témoins de l'étude sur les Hiboux petit-duc.





## Vue générale de l'île d'Oléron -type d'habitats-



### Habitats

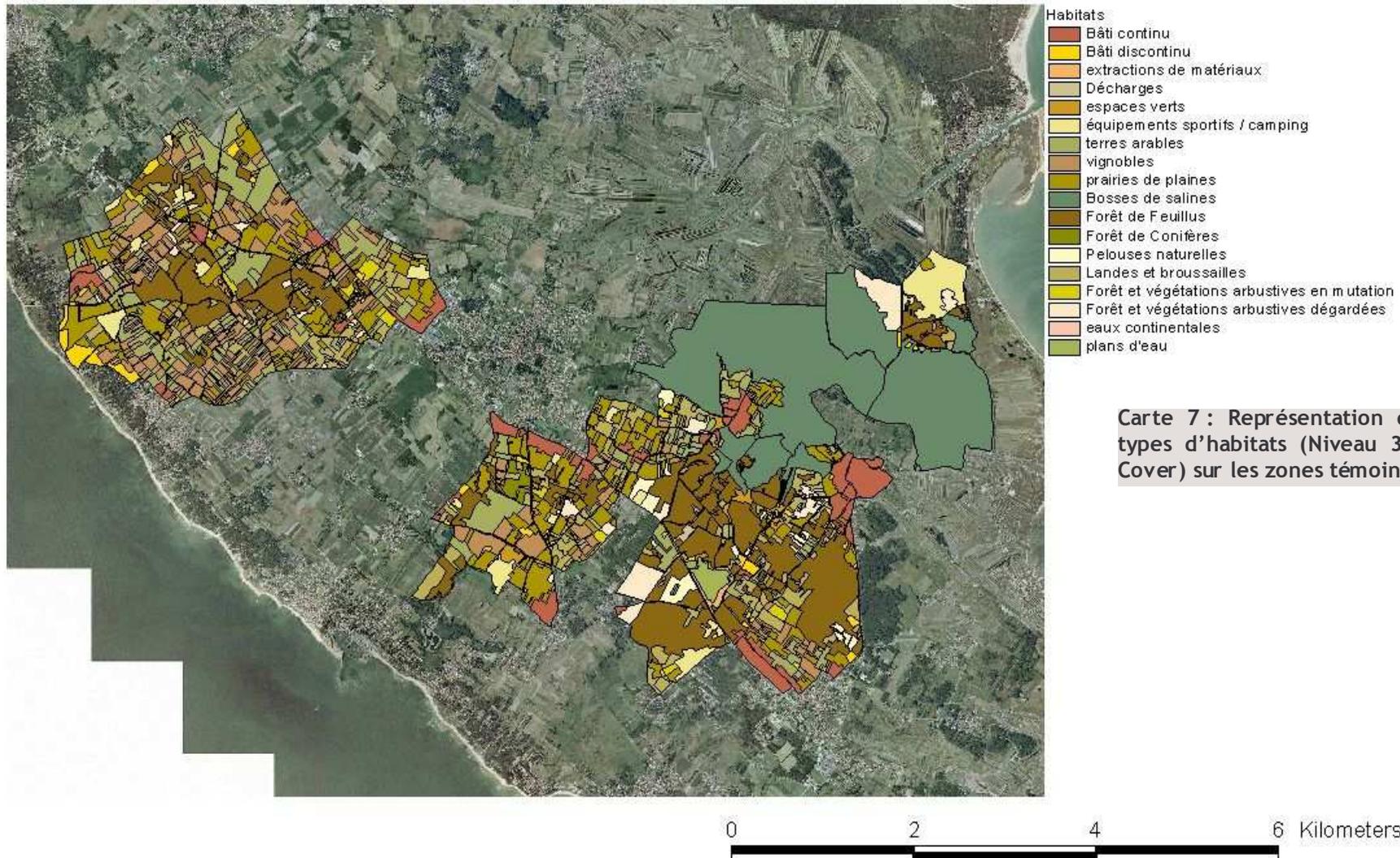
- Bâti
- décharges et extraction de matériaux
- espaces verts
- terres arables
- vignobles
- prairies et bosses de salines
- Forêts de feuillus et épineux
- landes, broussailles et bois à camper
- plans d'eau

Carte 6 : Représentation des différents types d'habitats sur les zones témoins (voir Table 2 dans « modèles et sites d'études » pour les différentes proportions).

0 2 4 6 Kilometers



Vue générale de l'île d'Oléron  
- Type d'habitats -  
Niveau 3 Corine Land Cover



Carte 7 : Représentation des différents types d'habitats (Niveau 3 Corine Land Cover) sur les zones témoins.

Figure 17 : Après quelques premiers échecs où l'on tentait de coller l'émetteur sur une bande de gaze qui était ensuite collée derrière la tête du mâle (et qui restait entre 1h et 2 jours après arrachage par les mâles), nous avons opté pour une pose sur la patte. La procédure de pose se déroule comme suit : a) préparation d'une fine bande de cuir souple que l'on coùt autour du tarse, une partie de la bande est laissé libre. Sur cette partie libre, l'émetteur VHF est collé à l'aide d'une colle forte b) une fois collé la bande libre est rabattue par-dessus l'émetteur et collée à la fois sur l'émetteur sur la bande en cuir (i.e. la partie enroulée autour de la patte) ; cette dernière étape a prouvé son efficacité et limite les attaques à coups de bec. c) photo d'un mâle après la pose de l'émetteur, l'antenne est dirigé vers l'arrière de l'oiseau. L'ensemble de l'équipement pèse 1.6g (0.6g d'émetteur et 1g de cuir).



## -ANNEXE II - RÉSULTATS COMPLÉMENTAIRES-



Dans cette partie, j'ai tenu à vous présenter quelques résultats et données complémentaires qui ont été acquis durant cette thèse. La première partie concerne des données de radio-pistage et d'estimation des ressources qui ont été collectées sur le Hibou petit-duc. Ces données vont en partie nous permettre de répondre à certaines des questions qui étaient restées en suspens dans l'article 4.

La deuxième partie explique brièvement deux expérimentations additionnelles. La première expérimentation se focalise en particulier sur les informations « ponctuelles » de la motivation ou de l'agressivité qui peuvent être transmises lors d'une interaction. Et enfin, la deuxième apporte une nouvelle preuve du rôle de la densité des voisins sur le comportement vocal territorial.

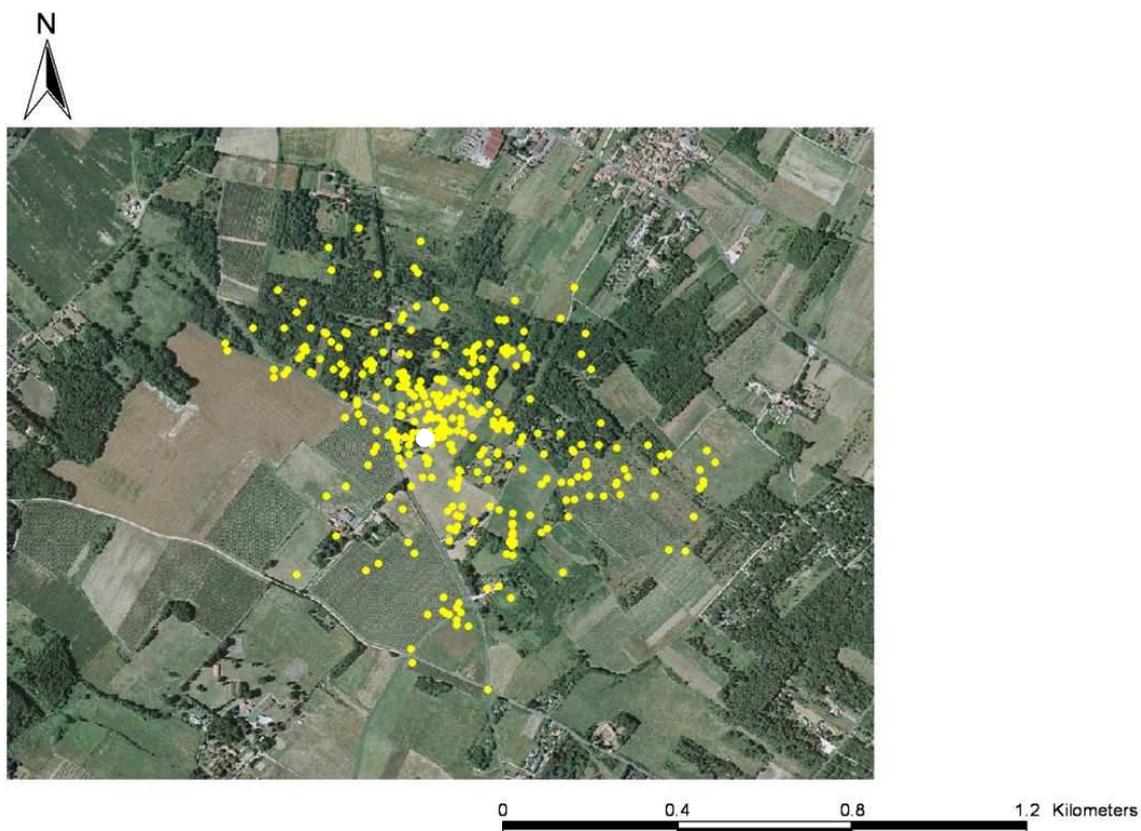
#### **LE SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE DU HIBOU PETIT-DUC ET L'ESTIMATION DES RESSOURCES**

Dans cette partie, je vais décrire les autres travaux effectués sur l'Île d'Oléron concernant le Hibou petit-duc. Elle commence par une partie descriptive des données additionnelles que nous possédons : les domaines vitaux, l'estimation de la ressource disponible et enfin la carte des habitats de l'Île d'Oléron. Cette partie sera suivie d'une explication brève de l'utilisation que nous allons faire de ces données.

#### **LE SUIVI PAR RADIO-PISTAGE**

En 2003 et 2004, nous avons réalisé avec C. Bavoux en plus du suivi de la reproduction, une étude visant à estimer les domaines vitaux des mâles durant la période d'élevage des jeunes par radio-pistage. Comme je l'ai précisé dans la partie « modèles et sites d'études », 17 mâles ont été équipés avec des émetteurs VHF et suivis durant ces deux années (4 mâles en 2003 et 13 mâles en 2004). Au niveau du suivi, nous avons utilisé une méthode par diangulation afin d'estimer la position des mâles, c'est-à-dire que deux groupes de deux personnes ont pris à intervalle régulier et simultanément (toutes les deux minutes) les azimuts des mâles. Par recouplement on estime que le point de croisement des deux droites ainsi obtenues donne la position de l'oiseau (notre précision moyenne estimée à l'aide d'un protocole annexe

est de 68m). En général, nous suivions jusqu'à 2/3 mâles par soir durant 2 à 3 heures chacun au maximum. Au niveau des chiffres, nous avons ainsi effectué environ 220 heures de suivi et obtenu 7337 localisations (en moyenne 430 localisations par mâle) dont 5548 localisations se sont avérées utilisables (en moyenne 326 localisations utilisables par mâle ; voir la figure 18 pour un exemple).



**Figure 18: exemple de localisations obtenues (en jaune) sur le suivi d'un mâle pendant l'élevage des jeunes. Le nichoir du mâle suivi est indiqué par le point blanc.**

Les domaines vitaux ont été calculés grâce à la méthode des kernels, ici basé sur un kernel à 90% qui est calculé sur la probabilité de présence des mâles : ainsi les tailles de domaines vitaux sont donnés dans ce cas sur la probabilité que les mâles sont présents à 90% dans la superficie calculée. Les résultats préliminaires montrent une grande variabilité de la taille des domaines vitaux entre mâles allant d'une superficie de 12.7 à 149.6Ha pour une moyenne de  $51.1 \pm 37.1$ Ha (voir Figure 19 pour un exemple).

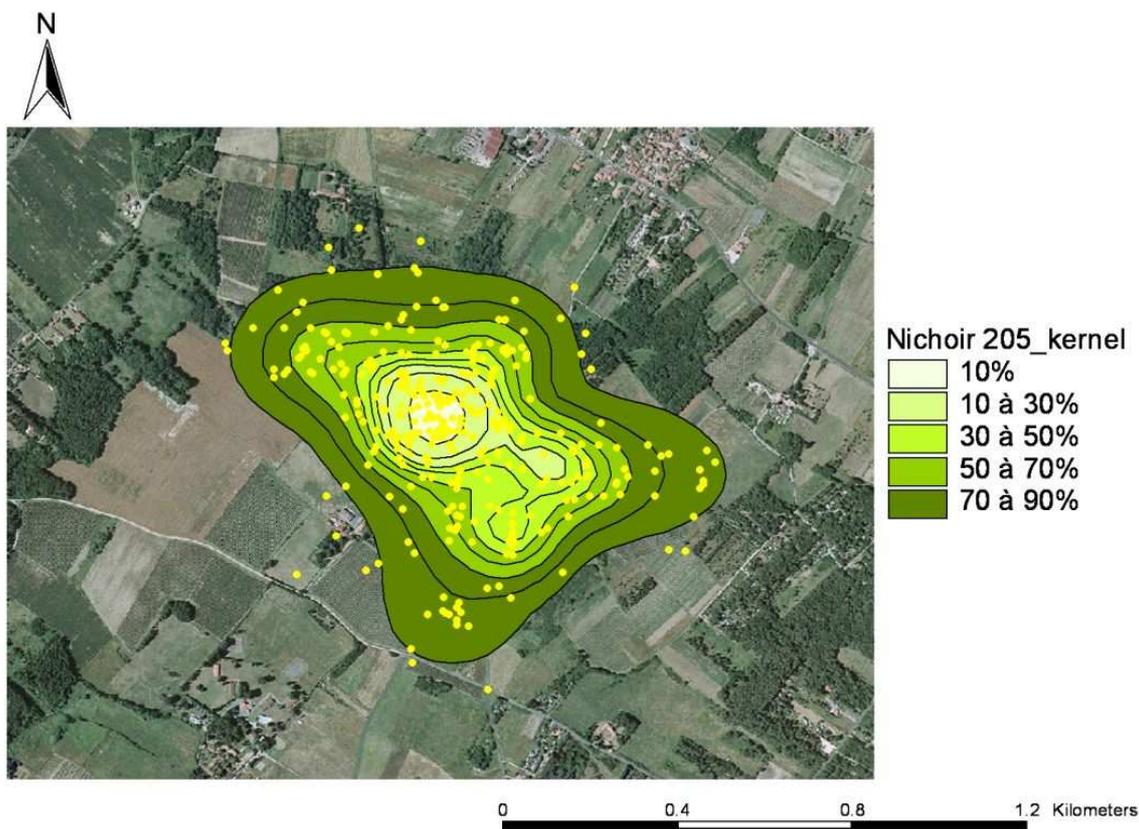


Figure 19: Domaine vital d'un mâle. En jaune, on retrouve les localisations. Les différentes aires représentent le domaine vital en fonction de la probabilité de présence des mâles. La légende à droite indique les couleurs pour chaque niveau de probabilité de présence.

#### L'ESTIMATION DE LA RESSOURCE DISPONIBLE

Le Hibou petit duc est un insectivore et il est apparu dans les études sur son régime alimentaire (Bavoux *et al.* 1993 ; Heller & Arlettaz 1994 ; Marchesi & Sergio 2005) que ce dernier se nourrissait principalement d'orthoptères (plus de 50% du régime alimentaire dans l'étude de Bavoux *et al.* 1993) parmi lesquels la grande sauterelle verte *tettigonia viridissima* est largement représentée (33% du régime alimentaire du petit duc dans l'étude de Bavoux *et al.* 1993). Etant donné que nous avons les domaines vitaux des mâles, il paraissait intéressant d'estimer la qualité des territoires et également de voir comment un mâle exploitait la ressource « sauterelle » sur son domaine vital. Une étude sur l'estimation de la ressource « orthoptères » disponible sur chaque domaine vital semblait donc intéressante. La première question a été : comment faire ?

Une des caractéristiques de la grande sauterelle verte et d'autres orthoptères est qu'ils chantent en continu pendant la nuit afin d'attirer les femelles pour se reproduire (notez qu'ils attirent aussi de ce fait les prédateurs tels que le hibou petit-duc). Nous avons donc monté un protocole original basé sur un système de points d'écoute.

La mise en place du protocole s'est donc effectuée comme suit : 1/ autour de chaque nichoir nous avons tracé des cercles de 500m de rayon (qui est la distance maximale parcouru par les mâles à 90%) 2/ dans chacun des cercles nous avons tiré aléatoirement 70 points d'écoute, nous avons ensuite extrait les références géographiques de tous les points et nous les avons chargé dans un GPS (figure 20).

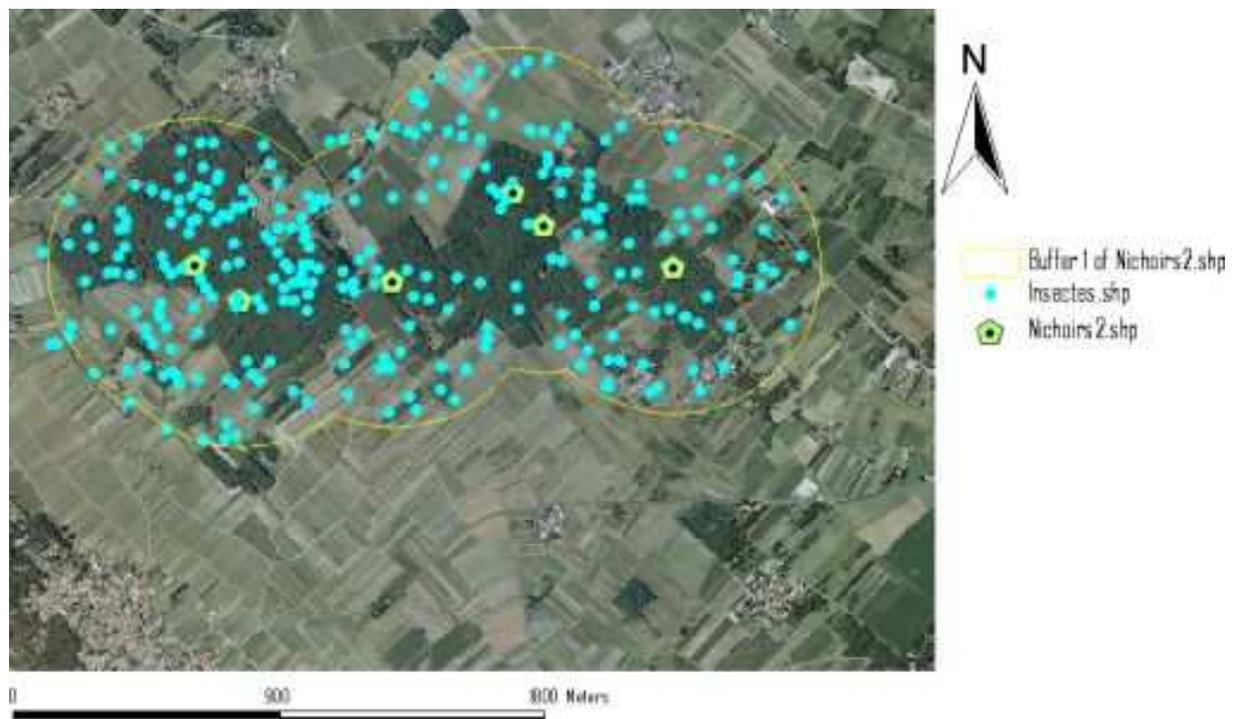


Figure 20: exemple du suivi "insectes" dans la zone témoin du bois de la Martière sur l'île d'Oléron. Les points en vert (avec un point noir à l'intérieur) représentent les nichoirs suivis, les points en cyan représentent les points d'écoutes des orthoptères et la ligne jaune représente les zones tampons de 500m tracées autour des nichoirs et à l'intérieur desquelles les points d'écoute (70 points par nichoir) ont été tirés aléatoirement.

Comment ont été effectués les points d'écoutes ? Les points d'écoute débutaient aux environs de 22h (heure à laquelle les grande sauterelles verte commençaient à chanter et se poursuivaient jusqu'à 2/3 heures du matin (heure à laquelle l'activité de chant des sauterelles commencent à diminuer). Chaque observateur était muni d'un

GPS et se rendait sur les points d'écoutes (à travers les ronces, campings privés etc...). Pendant deux minutes sur chacun des points, le nombre de différentes espèces d'orthoptères a été relevé. Quatre espèces différentes étaient ciblées et reconnues par leurs différents chants : la grande sauterelle verte, l'éphippigère des vignes *Ephippiger ephippiger*, le phanérotère meridional *Phaneroptera nana* et la sauterelle conocéphale *Ruspolia nitidula*. Sur chaque point d'écoute, un relevé du pourcentage de recouvrement absolu de la strate herbacée, arbustive et haute a également été effectué, afin de recouper la présence de certains orthoptères en fonction de la végétation. Tous les points d'écoute ont été effectués pendant la période d'élevage et post-élevage (jusqu'au 15 août maximum). Au total, 1161 points d'écoute ont été réalisés sur les années 2003 et 2004.

Afin d'exploiter ces données, nous utiliserons vraisemblablement des méthodes d'extrapolation (tel que le krigeage) qui nous permettront d'estimer l'abondance d'orthoptères sur l'ensemble des domaines vitaux.

#### LA CARTE DES HABITATS

Nous avons à notre disposition les photographies satellites de l'Ile d'Oléron (BD ORTHO) qui nous ont permis grâce à un SIG (Système d'Informations géographiques) de dessiner des polygones en fonction de la photo où l'on distingue assez clairement les forêts, les prairies, les cultures, les vignobles et les villages. Pour chaque polygone, nous avons renseigné le type d'habitat correspondant en suivant la classification Corine Land Cover jusqu'au niveau 3 (voir la carte 6 et 7 en Annexe I) qui nous donne un niveau de précision correct. L'ensemble des polygones ont ensuite été vérifiés à pied par un observateur extérieur.

#### COMMENT UTILISER CES DONNÉES ?

L'avantage de l'ensemble des données que nous possédons est qu'elles sont géoréférencées, ce qui permet grâce à un SIG d'entrecouper à la fois les données d'habitats, d'abondance d'insectes et des domaines vitaux de petit-duc. Le SIG permet entre autres de répondre à des questions biologiques telles que : quels sont

les types d'habitats que le petit-duc exploite de manière prédominante ? Est-ce que le hibou petit-duc exploite les zones les plus riches en Orthoptères ? Par exemple. Ce type de questions nous permettra en partie d'étudier **la sélection de l'habitat par le Hibou petit-duc sur l'Île d'Oléron.**

En ce qui concerne le lien entre ces données et les articles précédents, nous allons nous attarder sur deux questions supplémentaires.

**La première est de savoir si les mâles de Hibou petit-duc qui produisent des hululements avec de basses fréquences acquièrent également des territoires de meilleure qualité ?**

En effet, dans l'article 4, cette question est restée en suspens dans la discussion et nous avons admis qu'il était possible que les mâles avec des hululements de basses fréquences puissent aussi avoir des territoires de meilleure qualité (en terme d'abondance d'orthoptères) ; ce qui pourrait expliquer un succès de reproduction plus élevé.

**La deuxième question est liée à deux facteurs confondants : la qualité de l'habitat et la qualité du mâle en tant que chasseur.** En effet lequel des deux facteurs explique le mieux le succès de reproduction du mâle. Un mâle peut tout à fait être dans un territoire où les orthoptères abondent sans pour autant les capturer. Ainsi sa capacité à capturer peut être cruciale dans l'aboutissement de l'élevage de sa nichée (Przybylo *et al.* 2001). Pour répondre à cette question, nous utiliserons à la fois les données d'abondance d'orthoptères et les données de localisations des mâles. En recoupant ces deux informations, nous pourrons voir sur quelles zones les mâles sont les plus présents et nous pourrons ainsi dégager un indice d'exploitation de la ressource « orthoptères » pour chaque mâle. Cette information pourra potentiellement refléter la qualité du mâle : est-il un « bon » ou un « mauvais chasseur » ?

Au-delà de cet indice, nous avons également installé sur chaque nichoir des capteurs infra rouge (figure 21) afin d'estimer l'effort de nourrissage des parents. A chaque coupure du rayon infrarouge par adulte, la date et l'heure de passage étaient

stockées dans un enregistreur. Les données de passage ont été ensuite importées sur un ordinateur tous les deux jours. On pourra ainsi estimer l'effort parental sur chaque nichoir et peut être relier cet effort à la qualité du mâle en tant que chasseur.



Figure 21: photos de la disposition des capteurs infrarouges à l'entrée des nichoirs.

### EST-CE QUE LE TIMING DE L'ÉCHANGE VOCAL DANS LES CONFLITS TERRITORIAUX IMPORTE ?

#### UN PREMIER ESSAI DE REPASSE INTERACTIVE SUR LE HIBOU PETIT-DUC

Lors d'un conflit territorial, plusieurs types d'informations peuvent être transmises entre les deux opposants. On peut distinguer deux grandes catégories : Il y a tout d'abord les informations qualitatives telles que l'identité ou la capacité compétitive qui sont usuellement des informations invariables ou peu variables.

Lors d'un échange vocal entre mâles, il y a également des informations quantitatives fournies telles que l'intention, l'agressivité, la motivation qui peuvent être traduites par un observateur humain sur le critère de la rapidité à laquelle l'individu répond, la durée de sa réponse, le taux de répétition des chants ou des cris ou encore le nombre de déplacements effectués par un individu vers son opposant etc.. Et qui usuellement sont des informations à court terme et qui varient d'une interaction à

une autre. Ce type d'informations quantitatives ne permet pas toujours d'expliquer pourquoi un mâle répond de telle ou telle manière et d'autres raisons peuvent alors intervenir (Davies 1981). Cependant, lors d'un échange vocal, les mâles vont échanger leurs chants ou leurs cris d'une certaine manière, ils peuvent alors plus ou moins alterner leur cri ou leur chant avec celui de l'opposant ou encore le recouvrir complètement.

Il y a donc un aspect dynamique dans les interactions vocales qui potentiellement peut fournir une information immédiate sur l'intention, la motivation ou l'agressivité d'un mâle (Dabelsteen & McGregor 1996). Chez certains passereaux, le passage d'un chant alterné (« alternating ») au recouvrement du chant (« overlapping ») semble être un moyen d'escalader un conflit et de donner une information directe de son intention (McGregor *et al.* 1992b ; Dabelsteen & McGregor 1996) ; le mâle qui recouvre le chant de l'autre indique qu'il ne souhaite plus utiliser l'information transmise par le chant de son opposant. En même temps, le recouvrement a un effet de masque sur le chant de l'opposant qui réduit potentiellement les possibilités de la transmission de l'information à d'autres receveurs potentiels, tels que les femelles qui choisissent leur partenaire sur la base de leur chant, soit perçue (Dabelsteen *et al.* 1996).

Lors de conflits territoriaux, les Hiboux petit-duc produisent leur hullement de manière extrêmement régulière et la répétition du hullement est propre à chaque individu. Cependant, il arrive au cours de l'interaction que l'un des individus recouvre le hullement de l'autre, non pas que ces derniers semblent modifier le rythme de production, mais qu'il ait alors la possibilité de s'arrêter de hululer puis de reprendre. La question principale est de savoir si ce comportement a une fonction lors d'une interaction et si il fournit une information directe de la volonté d'escalader un conflit par exemple. La prédiction est que le recouvrement du hullement est potentiellement une information de la volonté d'escalader un conflit. On s'attend

donc à observer des différences de comportement entre un traitement où le hullement est recouvert et un autre où le hullement est alterné.

### MÉTHODES

L'utilisation de la repasse interactive est ici indispensable afin de pouvoir simuler une interaction « naturelle » avec les mâles testés. Nous avons utilisé le logiciel screech qui permet de programmer l'utilisation des syllabes stockées sur un disque dur et d'interagir en direct avec un individu ; en effet, par simple pression sur une touche de l'ordinateur on peut diffuser un hullement. Nous avons ainsi stocké 20 hullements de 30 mâles (total de 500 hullements stockés). Vingt mâles ont été sélectionnés pour le protocole et ils ont été quelques jours avant les tests enregistrés, ceci a permis de déterminer la fréquence des hullements de chaque mâle et d'utiliser pour les tests des hullements de fréquence équivalente. Les hullements (20 hullements) d'un seul mâle ont donc été sélectionnés par mâle testé. Les 20 hullements lors de l'interaction étaient tirés aléatoirement par le logiciel screech (Peake *et al.* 2000) à chaque pression de touche. Pour chacun des traitements, 30 hullements ont été diffusés.

Trois traitements ont été effectués sur chacun des 20 mâles : 1/ le traitement « recouvrement » où le hullement est systématiquement recouvert lors de l'interaction ; 2/ le traitement « alterné » où le hullement est alterné avec celui du mâle testé et enfin 3/ le traitement « aléatoire » où les pressions de touche sont effectuées comme pour le traitement recouvrement sauf qu'un temps aléatoire (dans la limite des intervalles naturels –entre 2 et 4s-) sépare la pression de la touche de la diffusion du hullement. Le hullement peut ainsi tantôt recouvrir, alterner ou chevaucher le hullement du mâle testé.

Avant chaque traitement une pré-repasse est effectuée afin de provoquer la réponse du mâle visé, celle-ci est arrêtée dès que le mâle répond et l'interaction débute.

Pour chacun des traitements, les mâles testés ont été enregistrés par un deuxième observateur durant l'interaction et 3 minutes après.

Les paramètres suivants ont également été reportés : le nombre de déplacements ainsi que la distance d'approche estimée et ce par tranche de 30 secondes jusqu'à ce que la réponse du mâle s'arrête. Nous avons déterminé que 30 secondes de silence signifiait l'arrêt de la réponse. Enfin l'ordre des traitements a été tiré aléatoirement et balancé sur l'ensemble des tests.

### RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES...

Les analyses des enregistrements effectués et des données comportementales n'ont pas encore été effectuées, ce qui limite ma capacité à discuter des résultats préliminaires de cette étude.

Cependant, à l'époque où j'ai effectué ce protocole j'ignorais que la fréquence du hullement était perçue et utilisée comme un indicateur de la capacité compétitive des mâles. Pour le protocole qui précède, j'avais volontairement fait correspondre le plus possible la fréquence du hullement du mâle testé à celui du hullement utilisé pour le traitement, et ceci ne devrait donc pas biaiser les résultats.

Maintenant, et à la condition que les premiers résultats démontrent l'existence d'une telle stratégie, il pourrait être intéressant de répéter ce même protocole en reprenant le principe du protocole de l'article 3. On pourrait ainsi utiliser les traitements +20% et -20% et voir si la fonction du recouvrement ou de l'alternance varie en fonction de la fréquence perçue.

### **EST-CE QUE LES MÂLES COMPTENT LEURS VOISINS ? L'ÉVIDENCE D'UNE DÉFENSE TERRITORIALE DENSITÉ-DÉPENDANTE CHEZ LA CHEVÊCHE D'ATHÉNA.**

Tout au long de cette thèse, nous avons insisté sur le rôle de la compétition entre mâles sur le comportement vocal et sur les systèmes économiques développés afin de réduire les coûts liés à la territorialité.

Durant mon DEA, j'avais effectué une première recherche sur les paramètres qui pouvaient influencer la réponse des mâles de Chevêche à la repasse. Parmi ces protocoles, j'avais regardé comment les mâles répondaient à la repasse en fonction de

la densité des mâles. J'avais alors considéré trois types de densité basés sur des zones d'environ 1km de rayon : 1/ un mâle seul 2/ deux mâles et enfin 3/ plus de 2 mâles. Les résultats avaient montré que les « mâles seuls » répondaient moins à la repasse, que les mâles en zone de densité 2 et 3 qui eux, montraient des taux de réponse identiques. Une hypothèse possible était que : les mâles seuls répondaient tout simplement moins car la compétition était moins forte dans leurs zones. Il pouvait alors s'agir dans ce cas, d'un autre système économique visant à réduire le coût des interactions. Bien entendu, l'hypothèse que les mâles seuls étaient aussi dans des zones très défavorables en terme de qualité de l'habitat et que ce système économique soit également lié à la qualité du territoire, n'est pas à exclure.

Afin de comprendre comment l'environnement social affecte la défense du territoire de la Chevêche : nous avons donc tenté de tester la fonction d'un tel comportement en utilisant une expérience de repasse.

#### MÉTHODES

Nous avons donc conduit une expérience de repasse en jouant sur le nombre de compétiteurs : dans un cas par la diffusion de hululements d'un seul mâle inconnu et dans l'autre cas une espèce de « super »-stimulus où trois repasses de mâles inconnus étaient diffusées simultanément à partir de trois positions différentes. Les deux repasses ont été présentées successivement sur un même mâle et l'ordre a été balancé entre tous les mâles testés. Ces deux repasses ont été diffusées à des mâles présents dans des environnements différents en terme de densité de voisins, deux catégories ont donc été choisies : 1/ des mâles seuls et 2/ des mâles avec au moins 1 voisin.

La position des haut-parleurs était tirée à l'écart à chaque traitement. Pour cela, on a déterminé un cercle de 50m autour du poste de hululement habituel du mâle de Chevêches testé et huit points équidistants sur ce cercle déterminaient les positions possibles du ou des hauts-parleurs (voir Figure 22).

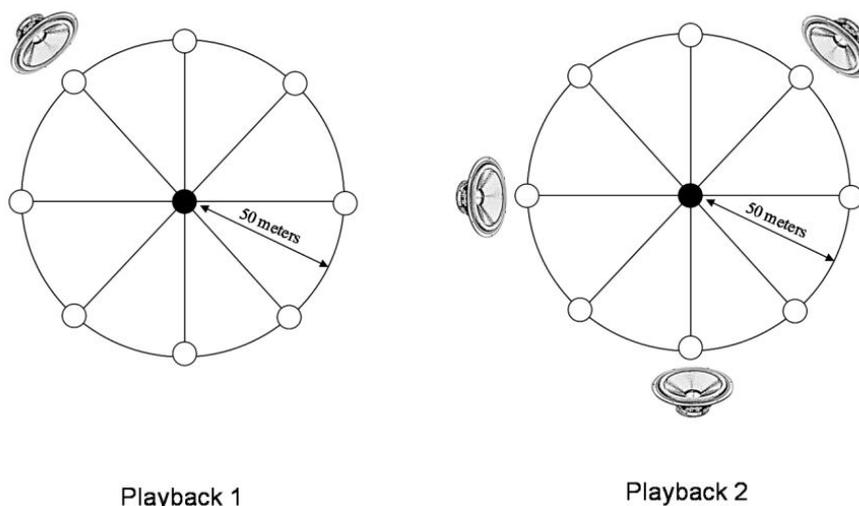


Figure 22: Schéma représentant le principe du protocole de repasse et du choix des positions des haut-parleurs parmi les 8 possibles autour d'un cercle de 50m. Un exemple de test y est représenté : « playback » 1 correspond au traitement un seul mâle et le « playback » 2 au traitement des trois mâles simultanés.

Après chaque repasse (durée de 30s) une période d'écoute de 5 minutes était observée et les paramètres suivants étaient reportés : la latence de la réponse, la longueur de la réponse, le taux de cri et enfin le nombre de déplacements. Ces quatre paramètres ont ensuite été synthétisés grâce à une analyse en composante principale et les scores de la composante sont utilisés.

### RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES...

Les premiers résultats montrent tout d'abord que l'on retrouve une différence de comportement entre les mâles en faible et en haute densité lorsqu'ils sont confrontés à une seule repasse (B1 vs. H1 ; Figure 23). Si maintenant on compare la différence de réponse entre les mâles en faible densité lorsqu'ils sont confrontés successivement à 1 et 3 repasses (B1 vs. B3 ; Figure 22), la réponse de mâles est plus importante lorsqu'ils sont face à 3 repasses. La réponse entre les deux repasses cependant ne varie pas pour les mâles de forte densité (H1 vs. H3 ; Figure 23).

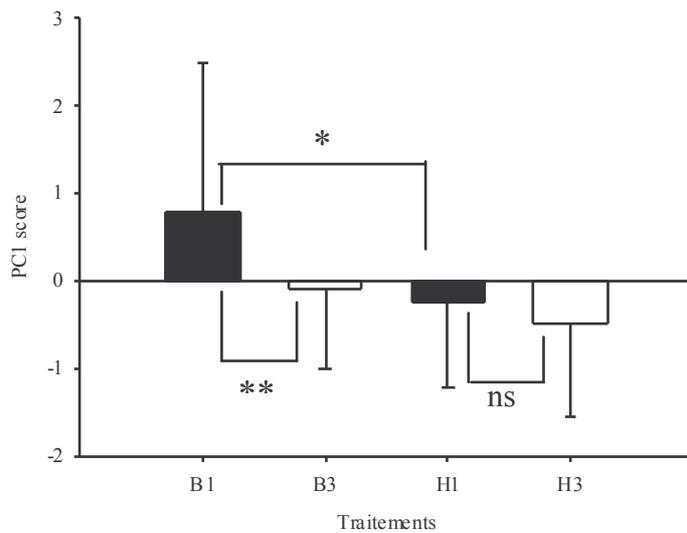


Figure 23: Scores de la PC1 de l'analyse en composante principale basée sur les quatre paramètres de mesures comportementales en fonction de la densité (B = Basse et H = Haute) et du nombre d'intrus simulés par le repasse (1 et 3).

### PREMIERS ÉLÉMENTS DE DISCUSSION...

Ils semblent donc que les mâles en forte densité ne varient pas leurs réponses quelque soit le nombre d'intrus simulés. Peut être parce que ces même mâles sont déjà à un niveau de compétition fort et qu'ils sont au maximum de leurs réponses vocales, il est possible que le milieu soit saturé et que la défense du territoire devient alors aussi forte quelque soit le nombre d'intrus. Pour les mâles en faible densité, le niveau de compétition est faible et il est tout à fait envisageable que les mâles adaptent leurs réponses vocales, dans un milieu peu saturé, un mâle est potentiellement « toléré ». Lorsque trois mâles tentent d'entrer dans le territoire, la réponse territoriale devient à ce moment plus forte. Ce résultat est intéressant et montre que d'autres systèmes économiques ont été mis en place, même si les raisons d'une telle adaptation restent encore un peu obscures.

## **-ANNEXE III - MES PERSPECTIVES-**



## ET MAINTENANT...

### LE PROJET DE POST-DOC

Durant ma thèse, je me suis retrouvé parfois à me demander comment le son était exactement produit et la façon dont on pourrait expliquer l'existence de contraintes (indicateur) sur la production du son. De plus, les techniques de resynthèse que j'ai abordé pour l'article 3 et que je n'ai finalement qu'effleuré du doigt (en resynthétisant un son très simple), donnent une flexibilité très importante et permettent de répondre à des questions précises grâce la manipulation de certains paramètres du cri. Le projet de post-doc s'inscrit dans la continuité de cette thèse puisqu'il vise à étudier la communication acoustique d'un non passereaux, il va me permettre à la fois d'approfondir l'aspect « anatomie fonctionnelle et phonation » ainsi que d'utiliser la resynthèse avec des sons présentant des structures spectrales bien plus complexes (i.e. F0, fréquences harmoniques et de résonances).

Ainsi ce projet pour but d'étudier le système de communication acoustique d'un oiseau marin, le goéland argenté *larus argentatus*, par l'utilisation d'outils sophistiqués initialement développés pour l'étude de la parole humaine. Certains non-passereaux, incluant le goéland argenté, produisent des cris avec des structures spectrales complexes, avec une F0 et ses séries d'harmoniques. Comme nous l'avons déjà abordé, le son est produit dans le syrinx (La source), et les fréquences de résonances sont produites dans la trachée (le filtre). Une conséquence pratique de cet aspect des vocalisations est que la théorie source-filtre de la production de la parole, un cadre théorique tout d'abord développé pour l'étude de la parole humaine (Fant 1960), peut être ici utilisé afin d'interpréter, de quantifier et de modifier la structure spectrale de vocalisations plus complexes (Fitch & Kelley 2000) telles que celles du Goéland argenté. En effet, bien que de simples re-synthèse, tels que celles que j'ai effectué sur le hululement du Hibou petit-duc –un changement de fréquence-, sont appropriées dans le cas de signaux présentant une structure spectrale simple (e.g. les notes pures chez certains amphibiens et oiseaux), les signaux complexes demandent

des outils bien plus sophistiqués qui vont prendre en compte les mécanismes biophysiques de production, en coupant la structure du signal en fonction, et en modifiant indépendamment les paramètres. Ceci permet de re-créeer des stimuli naturels, perçus de manière correcte. La re-synthèse PSOLA (« Pitch-Synchronous Overlap and Add » : Moulines & Charpentier 1990; pour une application voir Reby *et al.* 2005) rend envisageable ce type de modifications avec l'aide d'un logiciel largement utilisé et gratuit (PRAAT, Boersma & Weenick, University of Amsterdam). Les récentes avancées dans la compréhension de la communication acoustique dans le contexte sexuel des non passereaux ont souligné l'importance de la source (la modulation de fréquences chez les tourterelles : Slabbekoorn & Ten Cate 1997 ; la fréquence fondamentale chez le Hibou petit-duc : Article 3) où des paramètres liés au filtre telle que la perception des formants chez les grues (Fitch 1999). De plus l'évolution des innovations anatomiques telles que l'élongation trachéale, une conséquence probable de la sélection sexuelle sur certaines espèces qui favorisent les individus possédant des trachées allongées (ce qui permet de produire des cris diffusant une impression exagérée de la taille), suggèrent que de fortes pressions de sélection s'exercent sur les formants chez les non passereaux.

**La toile de fond du projet est une étude du système de communication acoustique chez une espèce de non passereaux, en utilisant l'approche décrite plus haut. Dans le but de caractériser la fonction respective de la source (la fréquence fondamentale et la durée) et du filtre (les formants) reliée aux paramètres acoustiques lors des interactions agonistiques.**

Notre approche consistera à appliquer la théorie source-filtre de la production de la voix à l'étude du codage acoustique de vocalisations complexes chez les oiseaux. Cette étude portera sur à différents niveaux d'investigations, allant de l'anatomie fonctionnelle des émetteurs, aux capacités de perception des receveurs.

1/ De fournir une description détaillée de la structure acoustique du répertoire vocal des adultes de Goéland argenté, un des oiseaux marins les plus communs (et

d'ailleurs très présents sur l'université de Sussex, le lieu de l'étude). Nous étudierons également les postures spécifiques (voir Tinbergen 1953 pour une description des postures) qui sont produites par les animaux durant la production du son et nous tenterons de corrélérer les variations du mouvement du cou, de la tête et du bec avec les variations des paramètres acoustiques correspondants (la F0 et les formants) durant la phonation.

2/ D'étudier les relations entre les dimensions du syrinx (membranes tympaniformes latérales et médianes), la partie supra-syringée (trachée) et le genre, la taille corporelle, le poids, la condition ou l'âge des animaux. Pour cela nous allons avoir accès à des goélands morts naturellement ou euthanasiés (à cause de blessures) auprès de la RSPCA en Angleterre. Les dissections et l'aspect phonation/anatomie fonctionnelle sera faite en collaboration avec Roderick Suthers de l'Université de l'Indiana aux Etats-Unis d'Amérique.

Ceci va nous permettre de faire des prédictions du niveau de variation individuel des résonances du tractus vocal (inversement corrélé à la longueur du tractus vocal supra-syringée) en relation avec la taille, le poids ou la condition. Bien que le rôle respectif des membranes tympaniformes latérales et médianes dans la phonation n'est pas connu chez cette espèce (Suthers, communication personnelle), il est assez raisonnable de penser que la fréquence fondamentale sera inversement corrélée à la taille des membranes du syrinx. Finalement, nous nous attendons à ce que la durée des cris soit partiellement déterminée par la capacité des sacs pulmonaires, et donc positivement corrélée à la taille corporelle.

3/ De tester ces prédictions, en analysant les enregistrements d'oiseaux de genre, de taille, de poids et de condition corporelle connus, en reliant la variation de ces derniers avec la variation de la fréquence fondamentale, les fréquences de résonances et/ou les paramètres temporels. Ce travail sera conduit sur deux cris territoriaux : le miaulement (« mew » call) et le cri long (« Long » call). Nous étudierons également la variation intra individuelle de ces paramètres, en tentant de démontrer si elle est

dépendante de l'état de motivation des émetteurs (en fonction du contexte dans lequel les cris sont produits – et le niveau d'urgence associé à ces mêmes contextes).

4/ De déterminer si les goélands perçoivent et utilisent ce type d'informations pendant les conflits territoriaux en utilisant des repasses de cris re-synthétisés. Nous nous attendons à ce qu'en diffusant des cris représentatifs de goélands de qualité variables, les mâles territoriaux adaptent leurs réponses territoriales en fonction de la qualité apparente du mâle fourni par la repasse. Nous nous attarderons également sur d'autres stratégies qui auraient pu être développées par les goélands : par exemple, les paramètres acoustiques des cris donnés en réponse à la repasse pourraient varier en fonction de la qualité apparente transmise par l'émetteur (simulé par la repasse) ; l'amplitude de la variation pourrait être elle-même reliée à la qualité du goéland qui répond (voir « discussion générale »).

## BIBLIOGRAPHIE

- Amrhein, V., Korner, P. & Naguib, M. 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Anim. Behav.* 64: 939-944.
- Amrhein, V., Kunc. H.P. & Naguib, M. 2004b. Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* 121, 110-117.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. In Monographs in behaviour and ecology (Krebs, J.R. & Clutton-Brock T. eds). Princeton University Press, New Jersey.
- Appleby, B.M. & Redpath, S.M. 1997. Variation in the male territorial hoot of the Tawny owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis* 139: 152-158.
- Arak, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. *Nature* 306: 261-262.
- Archer, J. 1988. *The behavioural biology of aggression*. Cambridge University Press : Cambridge.
- Arrivé, M., Gadet, F. & Galmiche M. 1986. *La grammaire d'aujourd'hui: guide alphabétique de linguistique française*. Flammarion : Paris.
- Atienza, J.C. & Illera, J.C. Tree species selection to perform singing and foraging behaviour by great and blue tits: a trade-off between food gathering and territorial behaviour. *Bird study* 44: 117-119.
- Aubin, T. & Jouventin, P. 1997. Discrimination of the parental call by the king penguin chick *Aptenodytes patagonicus*: the cocktail-party effect. *Bioacoustics* 8: 254-255
- Aubin, T. & Jouventin, P. 1998. Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proc. R. Soc. London B* 265: 1665-1673.
- Baptista, LF 1985. The functional significance of song sharing in the White-crowned Sparrow. *Can. J. Zool.* 63: 1741-1752.
- Barbraud, C., Mariani, A. & Jouventin, P. 2000. Variation in call properties of the snow petrel, *Pagodroma nivea*, in relation to sex and body size. *Austral. J. Zool.* 48: 421-430.
- Barnard, C.J. 1991. Kinship and social behaviour: the trouble with relatives. *Trends Ecol. Evol.* 6: 310-312.
- Bavoux, C. 1999. Petit-duc scops *Otus scops*. In *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et priorités. Populations. Tendances. Menaces. Conservation* (G. Rocamora & D. Yeatman-Berthelot eds.), pp 402- 403. SEOF/LPO, Paris.
- Bavoux, C., Burneleau, G. & Nicolau-Guillaumet, P. 1991. Aspects de la biologie de reproduction du Hibou petit-duc, *Otus scops*. *Alauda* 59: 65-71.
- Bavoux, C., Burneleau, G., Juillard, M. & Nicolau-Guillaumet, P. 1993. Le petit-duc, *Otus scops*, sur l'île d'Oléron : Régime alimentaire des poussins. *Nos oiseaux* 42: 159-170.
- Bavoux C., Burneleau G. & Seguin N. 2000. Consommation de crabes par la Chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans l'île d'Oléron (Charente-Maritime). *Alauda* 68 : 329-330.
- Beani, L. & Dessì-Fulgheri, F. 1995. Mate choice in the Grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Anim. Behav.* 49: 347-356.
- Beani, L., Panzica, G., Briganti, F., Persichella, P. & Dessì-Fulgheri, F. 1995. Testosterone-induced changes of call structure, midbrain and syrinx anatomy in partridges. *Physiol. Behav.* 58: 1149-1157.
- Bee, M. A. 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defence of territories: a possible dishonest signal of size? *Behav. Ecol.* 11: 169-177.
- Bee, M. A. 2002. Territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*) do not assess fighting ability based on size-related variation in acoustic signals. *Behav. Ecol.* 13: 109-124.
- Bee, M. A, Perrill, S. A. & Owen, P. C. 1999. Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 177-184.

- Bee, M.A. & Gerhardt, H.C.** 2001. Neighbour-stranger discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*): II. Perceptual basis. *Anim. Behav.* 62: 1141-1150.
- Beletsky, L.D.** 1982. Vocal mate recognition in male red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Behaviour* 84: 124-134.
- Berglung, A., Bisazza, A. & Pilastro, A.** 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 385-399.
- Blache, S.** Etude du régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) en période de reproduction en zone agricole intensive dans le sud-est de la France. *Ciconia* 25 : 77-94.
- Blanco, G., Dávila, J.A., López Septiem, J.A., Rodríguez, R. & Martínez, F.** 2002. Sex-biased initial eggs favours sons in the slightly size-dimorphic Scops owl (*Otus scops*). *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 1-7.
- Brackenbury, J.H.** 1982. The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. In: *acoustic communication in birds Vol. 1: Production, Perception & Design Features of Sounds* (Kroodsma D.E. ed.), pp 53-71. Academic Press: New York.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L.** 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer associates.
- Bretagnolle, V.** 1996. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by D.E. Kroodsma & E.H. miller), pp. 160-177. Cornell University Press.
- Bretagnolle, V., Bavoux C., Burneleau G. & Van Nieuwenhuyse, D.** 2001. Abondance et distribution des chevêches d'Athéna: approche méthodologique pour des enquêtes à grande échelle en plaine céréalière. *Ciconia* 25 : 173-184
- Brown, J.L.** 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160-169.
- Brown, T.J. & Handford, P.** 2003. Why birds sing at dawn: the role of consistent song transmission. *Ibis* 145, 120-129.
- Burley, N.** 1988. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *Am. Nat.* 132: 611-628.
- Burnham, K.D. & Anderson, D.R.** 1998. *Model selection and multimodel inference, a practical information –theoretic approach*. Second edn. Springer-Verlag NY, Inc.
- Burt, J.M., Bard, S.C., Campbell, S.E. & Beecher, M.D.** 2002. Alternative forms of song matching in song sparrows. *Anim. Behav.* 63: 1143-1151.
- Catchpole, C.K.** 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behaviour. In: *acoustic communication in birds Vol. 1: Production, Perception & Design Features of Sounds* (Kroodsma D.E. ed.), pp 297-319. Academic Press: New York.
- Catchpole, C.K. & slater, P.J.B.** 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press.
- Chappell, M.A., Zuk, M., Kwan, T.H. & Johnsen, T.S.** 1995. Energy cost of an avian display: crowing in red junglefowl. *Anim. Behav.* 49, 255-257.
- Chastel, O., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Lormée, H., Lacroix, A. & Tostain, O.** 2005. High levels of LH and testosterone in a tropical seabird with an elaborate courtship display. *Gen. Comp. Endocrin.* 140: 33-40.
- Clutton-Brock, T.H. & Albon, S.D.** 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-170.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Gibson, R.M. & Guinness, F.E.** 1979. The logical stag: adaptative aspects of fighting behaviour in red deer. *Anim. Behav.* 27: 211-225.
- Cramp, S.** 1985. *The birds of Western palearctic*. Vol. 4. Oxford University Press: Oxford.
- Crawley, M.J.** 2002. *Statistical Computing: An introduction to Data Analysis using S-plus*. New York, John Wiley.
- Cucco, M. & Malacarne, G.** 1997. The effect of supplemental food on time budget and body condition in the black redstart *Phoenicurus ochruros*. *Ardea* 85: 211-221.

- Cynx, J., Jay Bean, N. & Rossman, I. 2005. Testosterone implants alter the frequency range of zebra finch songs. *Horm. Behav.* 47: 446-451.
- Dabelsteen, T. & McGregor, P.K. 1996. Dynamic acoustic communication and interactive playback. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 398-408. Cornell University Press.
- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., Sheperd, M., Whittaker, X. & Boel Pedersen, S. 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in Great tits? *J. Av. Biol.* 27: 189-194.
- Dabelsteen, T. & Mathevon, N. 2002. Why do songbirds sing intensively at dawn? A test of the acoustic transmission hypothesis. *Acta ethol.* 4, 65-72.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. 2005. *Ecologie comportementale*. Dunod : Paris.
- Darwin, C. 1871. The descent of man.
- Davies, N.B. 1981. Calling as an ownership convention on pied wagtail territories. *Anim. Behav.* 29: 529-534.
- Davies, N. B. & Halliday, T. R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* 274: 683-685.
- Davies, N.B. & Houston, A.I. 1984. Territory Economics. In: *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach*. Second edn. (Ed. by J.R. Krebs & N.B. Davies) pp. 148-169. Blackwell Scientific Publications.
- Dawkins, R. & Krebs, J.R. 1978. *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Blackwell Scientific publications.
- De Lope, F. & Møller, A.P. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47: 1152-1160.
- Delport, W. A., Kemp, C. & Ferguson, J. W. H. 2002. Vocal identification of individual African wood owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis* 144: 30-39.
- Dooling, R.J. 1982. Auditory perception in birds. In: *acoustic communication in birds Vol. 1: Production, Perception & Design Features of Sounds* (Kroodsma D.E. ed.), pp 95-130. Academic Press: New York.
- Doutrelant, C., Leitão, A., Otter, K. & Lambrechts, M.M. 2000a. Effect of blue tits song syntax on great tit territorial responsiveness - an experimental test of the character shift hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 119-124.
- Doutrelant, C., Blondel, J., Perret, P. & Lambrechts, M.M. 2000b. Blue tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. *J. Av. Biol.* 31: 360-366.
- Drăgănoiu, T. I., Nagle, L. & Kreutzer, M. 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proc. R. Soc. London B* 269: 2525-2531.
- Dreiss, A., Richard, M., Moyen, F., White, J., Møller, A.P. & Danchin, E. 2006. Sex ratio and male sexual characters in a population of blue tits, *Parus caeruleus*. *Behav. Ecol.* 17: 13-19.
- Eberhardt, L.S. 1994. Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *Auk* 111, 124-130.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R.F. 1991. Male song as a cue for mate choice in the European starlings. *Behaviour* 116: 210-238.
- Emlen, S.T. 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour* 41: 130-171.
- Enquist, M. & Leimar, O. 1983. Evolution of fighting behavior: decision rules and assessment of relative strength. *J. Theor. Biol.* 102: 387-410.
- Exo, K.M. & Scherzinger, W. 1989. Voice and inventory of call-notes of the little owl (*Athene noctua*): description, context and habitat adaptation. *Ecology of Birds* 11: 149-187.
- Exo, K.M. 1984. Die akustische unterscheidung von steinkauzmännchen und -weibchen (*Athene noctua*). *J. Ornith.* 125: 94-97.

- Exo, K.M.** 1992. Population ecology of little owls *Athene noctua* in central Europe: a review. In *The Ecology and Conservation of European Owls*, pp. 64-75.
- Falls, J.B. & Brooks, R.J.** 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Can. J. Zool.* 53: 1412-1420.
- Falls, J.B. & D'Agincourt, L.G.** 1981. A comparison of neighbor-stranger discrimination in eastern and western meadowlarks. *Can. J. Zool.* 59: 2380-2385.
- Falls, J.B. & McNicholl, M.K.** 1979. Neighbour-stranger discrimination by song in male blue grouse. *Can. J. Zool.* 57: 457-462.
- Falls, J.B.** 1982. Individual recognition by sound in birds. In: *Acoustic Communication in Birds, vol. 2* (D.E. Kroodsma & E.H. Miller Eds.), pp. 237-278.
- Fant, G.** 1960. *Acoustic theory of speech production*. The Hague: Mouton.
- Fee, M.S.** 2002. Measurement of the linear and non linear mechanical properties of the oscine syrinx: implication for function. *J. Comp. Phys. A* 188: 829-839.
- Finck, P.** 1990. Seasonal variation of territory size with the little owl (*Athene noctua*). *Ökologia* 83: 68-75.
- Fisher, J.** 1954. Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a Process* (Ed. By J. Huxley, A.C. Hardy & E.B. Ford), pp. 71-83. London: Allen & Unwin.
- Fitch, W.T.** 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *J. Acoust. Soc. Am.* 102: 1213-1222.
- Fitch, W.T.** 1999. Acoustic exaggeration of size in birds by tracheal elongation: Comparative and theoretical analyses. *J. Zool.* (London) 248: 31-49.
- Fitch, W. T. & Hauser, M. D.** 2002. Unpacking "Honesty": Vertebrate Vocal Production and the Evolution of Acoustic Signals. In *Acoustic Communication* (Simmons, A. M., Fay, R. R. & Popper, A. N eds.), pp 65-137. Springer, New York."
- Forrest, T. G. & Raspet, R.** 1994. Model of female choice in acoustic communication. *Behav. Ecol.* 5: 293-303.
- Forstmeier, W., Kempenaers, B., Meyer, A. & Leisler, B.** 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269: 1479-1485.
- Galeotti, P.** 1998. Correlates of hoot rate and structure in male tawny owls *Strix aluco*: implications for male rivalry and female choice. *J. Av. Biol.* 29: 25-32.
- Galeotti, P. & Pavan, G.** 1991. Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Eth. Ecol. Evol.* 3: 113-126.
- Galeotti, P. & Pavan, G.** 1993. Differential responses of territorial tawny owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *Ibis* 135: 300-304.
- Galeotti, P. & Sacchi, R.** 2001. Turnover of territorial scops owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *J. Av. Biol.* 32: 256-262.
- Galeotti, P., Paladin, M. & Pavan, G.** 1993. Individually distinct hooting in male pygmy owls *Glaucidium passerinum*: a multivariate approach. *Ornis Scand.* 24: 15-20.
- Galeotti, P., Sacchi, R. & Pirani, E.** 1997a. Cooperative defence and intrasexual aggression in scops owls (*Otus scops*): responses to playback of male and female calls. *J. Rapt. Res.* 31: 353-357.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. & Møller, A. P.** 1997b. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Anim. Behav.* 53: 687-700.
- Galeotti, P., Sacchi, R., Pelliteri Rosa, D. & Fasola, M.** 2005. Female preference for fast-rate, high-pitched calls in Hermann's tortoises *Testudo hermannii*. *Behav. Ecol.* 16: 301-308.
- Ganey, J.L.** 1990. Calling behaviour of spotted owls in Northern Arizona. *Condor* 92: 485-490.

- Garson, P.J. & Hunter, M.L.Jr.** 1979. Effects of temperature and time of the year on the singing behaviour of wrens *Troglodytes troglodytes* and great tits *Parus major*. *Ibis* 121: 481-487.
- Gaunt, A.S.** 1983. A hypothesis concerning the relationship of syringeal structure to vocal ability. *Auk* 100: 853-862.
- Gaunt, A.S. & Gaunt, S.L.L.** 1985. Syringeal structure and avian phonation. *Current Ornith.* 2: 213-245.
- Gaunt, S.L.L., Baptista, L.F., Sanchez, J.E. & Hernandez, D.** 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbirds (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *Auk* 111: 87-103.
- Gaunt, A.S., Bucher, T.L., Gaunt, S.L.L. & Baptista, L.F.** 1996. Is singing costly? *Auk* 113, 718-721.
- Genevois, F. & Bretagnolle, V.** 1994. Male blue petrels reveal their body mass when calling. *Eth. Ecol. Evol.* 6: 377-383.
- Génot, J.-C.** 1992a. Biologie de reproduction de la chouette chevêche *Athene noctua scop.*, en bordure des Vosges du nord. *Ciconia* 16 : 1-18.
- Génot, J.-C.** 1992b. Contribution à l'écologie de la chouette chevêche, *Athene noctua (scop.)* en France. Thèse de doctorat. Université de Dijon, France.
- Génot, J.-C.** 2001. Etat des connaissances sur la chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, en bordure des Vosges du nord de 1984 à 2000. *Ciconia* 25 : 109-118.
- Génot, J.-C.** 2005. La Chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, dans la réserve de la Biosphère des Vosges du Nord de 1984 à 2004. *Ciconia* 29 : 1-272.
- Génot, J.-C., Juillard M. & Van Nieuwenhuysse D.** 1997. Little owl. In: *The EBC atlas of european breeding birds: Their distribution and Abundance* (Ed. by Ward J.M. Hagemeyer and M.J. Blair), pp. 408-409.
- Getty, T.** 1989. Are dear enemies in a war of attrition? *Anim. Behav.* 37: 337-339.
- Gil, D., Cobb, J.L.S. & Slater, P.J.B.** 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Anim. Behav.* 62: 689-694.
- Gil, D. & Gahr, M.** 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.* 17: 133-137.
- Godfrey, J.D. & Bryant, D.M.** 2000. State-dependent behaviour and energy expenditure: an experimental study of European robins on winter territories. *J. Anim. Ecol.* 69: 301-313.
- Gosler, A.G.** 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 71, 771-779.
- Grafen, A.** 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Anim. Behav.* 35: 462-467.
- Grafen, A.** 1990. Biological signals as handicap. *J. Theor. Biol.* 144: 517-546.
- Gridi-Papp, M., Rand, A.S. & Ryan, M.J.** 2006. Animal communication : complex call production in the túngara frog. *Nature* 441: 38."
- Guilford, T. & Dawkins, M.S.** 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42: 1-14.
- Hailman, J.P.** 1977. *Optical signals: animal communication and light*. Indiana University Press: Bloomington
- Hailman, J.P. & Ficken, M.S.** 1996. Comparative analysis of vocal repertoires, with reference to chickadees. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by d. e. Kroodsma & e. h. miller), pp. 136-159. Cornell University Press: New York.
- Hasselquist, D., Bensch, S. & Von Schantz, T.** 1996. Correlation between male song repertoire, extra pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- Hammerstein, P.** 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.* 29: 193-205.

- Hauser, M.D.** 1996. *The evolution of communication*. The MIT Press. Massachusetts: Cambridge.
- Heller, K.-G. & Arlettaz, R.** 1994. Is there a sex ratio bias in the bushcricket prey of the scops owl due to predation on calling males. *J. Orth. Res.* 2: 41-42.
- Hill, F. A. R. & Hill, A.** 1998. Vocalisations of the Christmas Island hawk-owl *Ninox natalis*: individual variation in advertisement calls. *Emu* 98: 221-226.
- Holland, J. , Dabelsteen, T. & Paris, A.L.** 2000. Coding in the song of Wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Anim. Behav.* 60: 463-470
- Horn, A.G. & Falls, J.B.** 1996. Categorization and the design of signals: the case of song repertoires. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by d. e. Kroodsma & e. h. miller), pp. 121-134. Cornell University Press: New York.
- Horn, A.G., Leonard, M.L. & Weary, D.M.** 1995. Oxygen consumption during crowing by roosters: talk is cheap. *Anim. Behav.* 50:1171-1175.
- Howard, R.D.** 1978. The evolution of mating strategies in Bullfrogs *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
- Hurd, P.L.** 2006. Resource holding potential, subjective value and game theoretical models of aggressiveness signalling. *J. Theor. Biol.* In press.
- Hurd, P.L. & Enquist, M.** 1998. Conventional signalling in aggressive interactions: The importance of temporal structure. *J. Theor. Biol.* 192: 197-211.
- Hutchinson, J. M., McNamara, J. M. & Cuthill, I. C.** 1993. Song, sexual selection, starvation and strategic handicaps. *Anim. Behav.* 45: 1153-1177.
- Hutchinson, J.M.C & McNamara, J.M.** 2000. Ways to test stochastic dynamic programming models empirically. *Anim. Behav.* 59, 665-676.
- Hutchinson, J.M.C.** 2002. two explanations of the dawn chorus compared: how monotonically changing light levels favour short break from singing. *Anim. Behav.* 64, 527-539.
- Ihaka, R. & Gentleman, R.** 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comp. Graph. Stat.* 5: 299-314.
- Jakob, E. M., Marshall, S. D. & Uetz, G. W.** 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67.
- Jones, I.L., Falls, J.B. & Gaston, A.J.** 1987. Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae). *Anim. Behav.* 35: 1405-1415.
- Jouventin, P.** 1982. Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters. P. Parey : Berlin.
- Juillard, M.** 1984a. Eco-éthologie de la chouette chevêche, *Athene noctua* (scop.), en Suisse. Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel, Suisse.
- Juillard, M.** 1984b. *La chouette chevêche*. Nos oiseaux. Prangins.
- Kacelnik, A.** 1979. The foraging efficiency of great tits (*Parus major*) in relation to light intensity. *Anim. Behav.* 27, 237-241.
- Kacelnik, A. & Krebs, J.R.** 1983. The dawn chorus in the great tit (*Parus major*): proximate and ultimate causes. *Behaviour* 83: 287-309.
- Kaufmann, J.H.** 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58: 1-20.
- Keyser, A.J. & Hell, G.E.** 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.* 11: 202-209.
- Kodric-Brown, A. & Nicoletto, P.F.** 1997. Repeatability of female choice in the guppy: response to live and videotaped males. *Anim. Behav.* 54: 369-376.
- Koenig, L.** 1973. Das aktionssystem der zwergohreule *Otus scops scops* (Linné 1758). *Z. Tierpsych.* 13: 1-124.
- Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J.M. & Houston, A.I.** 2002. The sexual selection continuum. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1331-1340.
- Komdeur, J., Oorebeek, M., Van Overveld, T. & Cuthill, I.C.** 2005. Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. *Behav. Ecol.* 16: 805-817.

- König, C., Weick, F. & Becking, J.-H.** 1999. *Owls: a guide to the owls of the world*. Pica press, Sussex.
- Konishi, M.** 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Z. Tierpsychol.* 22: 770-783.
- Konishi, M.** 1969. Time resolution by single auditory neurones in birds. *Nature* 222: 566-567.
- Konishi, M.** 1985. Birdsong: from behaviour to neuron. *Ann. Rev. Neurosci.* 8: 125-170.
- Konishi, M.** 1989. Birdsong for neurobiologists. *Neuron.* 3: 541-549.
- Konishi, M. & Nottebohm, F.** 1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: *birds vocalizations* (R.A. Hinde Ed.), pp 29-48. Cambridge University Press, New York.
- Krebs, J.R.** 1977. Song and territory in Great tits. In *Evolutionary biology* (B. Stonehouse and C. Perrins eds.), pp 47-62. Macmillan, New York.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B.** 1984. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Second edn. Blackwell science publication: London.
- Krebs, J.R. & Dawkins, R.** 1984. Animal signals: Mind-reading and manipulation. In : *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies eds.), pp. 380-402.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B.** 1987. Competing for Resources. In: *An Introduction to Behavioural Ecology*. Second edn. (Ed. by Krebs, J.R. & Davies N.B.) pp. 93-110. Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B.** 1993. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Fourth edn. Blackwell science publication: London.
- Kroodsma, D.E.** 1981. Geographical variation and functions of song types in warblers (Parulidae). *Auk* 98: 743-751.
- Kroodsma, D.E.** 1989. Suggested experimental design for song playbacks. *Anim. Behav.* 37: 600-609.
- Kroodsma, D.E.** 1996a. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: *Acoustic communication in birds, vol.2* (D.E. Kroodsma & E.H. Miller eds), pp 1-23. Academic Press, New-York.
- Kroodsma, D.E.** 1996b. Ecology of Passerine song development. In *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (D.E. Kroodsma & E.H. Miller ed.), pp 3-19. Cornell University Press, New-York.
- Kroodsma, D.E. & Parker, L.D.** 1977. Vocal virtuosity in the Brown thrasher. *Auk* 94: 783-784.
- Kroodsma, D.E., Byers, B.E., Goodale, E., Johnson, S. & Liu, W.-C.** 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Anim. Behav.* 61: 1029-1033.
- Lambrechts, M. & Dhondt, A.A.** 1986. Male quality, reproduction and survival in the Great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 57-63.
- Lambrechts, M. & Dhondt, A.A.** 1988. The anti-exhaustion hypothesis: a new hypothesis to explain song performance and song switching in the great tit. *Anim. Behav.* 36, 327-334.
- Lambrechts, M.M. & Dhondt, A.A.** 1990. A relationship between the composition and size of Great tits repertoires. *Anim. Behav.* 39: 213-218.
- Lambrechts, M.M. & Dhondt, A.A.** 1995. Individual voice discrimination in birds. In: *Current Ornithology. Vol. 12.* (Ed. by Dennis M. Power), pp. 115-139. Plenum Press.
- Lampe, H.M. & Espmark, Y.O.** 2003. Mate choice in Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories. *Ibis* 145: E24-E33.
- Latruffe, C., McGregor, P.K., Tavares, J.P. & Gama Mota, P.** 2000. Microgeographic variation in Corn bunting (*Miliaria calandra*) song: quantitative and discrimination aspects. *Behaviour* 137: 1241-1255.
- Leitão, A. & Riebel, K.** 2003. Are good ornaments bad armaments? Male chaffinch perception of songs with varying flourish length. *Anim. Behav.* 66: 161-167.

- Lengagne, T.** 2001. Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). *Behaviour* 138: 1407-1419.
- Leonard, M. L. & Horn, A. G.** 1995. Crowing in relation to status in roosters. *Anim. Behav.* 4: 1283-1290.
- Lindström, K.** 1992. The effect of RHP, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder owner conflicts in the sand goby. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 53-58.
- Liu, W.-C.** 2004. The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male chipping sparrows. *Anim. Behav.* 68: 39-44.
- Mace, R.** 1989. The relationship between daily routines of singing and foraging: an experiment on captive great tits *Parus major*. *Ibis* 131, 415-420.
- Maher, C.R. & Lott, D.F.** 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.* 49: 1581-1597.
- McGregor, P.K.** 1992. Quantifying responses to playback: one, many, or composite multivariate measures? In *Playback and studies of Animal Communication* (P.K. McGregor ed.), pp 79-95. Plenum Press, New York.
- McGregor, P.K.** 1993. Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B.* 340: 237-243.
- McGregor, P.K.** 2000. Playback experiments: design and analysis. *Acta ethol.* 3: 3-8.
- McGregor, P.K.** 2005. Introduction. In *Animal communication networks* (P.K. McGregor ed.), pp 1-8. Cambridge University Press: Cambridge.
- McGregor, P.K., Krebs, J.R. & Perrins, C.M.** 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *Am. Nat.* 118: 149-159.
- McGregor, P.K. & Krebs, J.R.** 1982a Song types in a population of great tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour* 79: 126-152.
- McGregor, P.K. & Krebs, J.R.** 1982b. Mating & song types in the Great tit. *Nature* 297: 60-61
- McGregor, P.K. & Falls, J.B.** 1984. The response of Western Meadowlarks (*Sturnella neglecta*) to the playback of undegraded songs. *Can. J. Zool.* 62: 2125-2128.
- McGregor, P.K. & Krebs, J.R.** 1989. Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour* 108: 139-159.
- McGregor, P.K. & Thompson, D.B.A.** 1988. Constancy and change in local dialects of the Corn bunting. *Orn. Scand.* 19: 153-159.
- McGregor, P.K., Walford, V.R. & Harper, D.G.C.** 1988. Song inheritance and mating in songbird with local dialects. *Bioacoustics* 1: 107-129.
- McGregor, P.K., Catchpole, C.K., Dabelsteen, T., Falls, J.B., Fusani, L., Gerhardt, H.C., Gilbert, F.S., Horn, A.G., Klump, G.M., Kroodsma, D.E., Lambrechts, M.M., McComb, K.E., Nelson, D.A., Pepperberg, I.M., Ratcliffe, L.M., Searcy, W.A. & Weary, D.M.** 1992a. Design and interpretation of playback: the Thornbridge Hall NATO ARW consensus.. In: *Playback and Studies of Animal Communication*. (P.K. McGregor, ed), pp. 1-9, Plenum Press, New York.
- McGregor, P.K., Dabelsteen, T., Shepherd, M. & Pedersen, S.B.** 1992. The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Anim. Behav.* 43: 987-998.
- McGregor, P.K. & Dabelsteen, T.** 1996. Communication Networks. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by d. e. Kroodsma & e. h. miller), pp. 409-425. Cornell University Press: New York.
- McGregor, P.K. & Peake, T.M.** 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethol.* 2: 71-81.
- McKell Sproat, T. & Ritchison, G.** 1994. The antipredator vocalizations of adult eastern screech-owls. *J. Rapt. Res.* 28: 93-99.

- McNally, R. & Young, D. 1981. Song energetics of the bladder cicada, *Cytostoma saundersii*. *J. Exp. Biol.* 90: 185-196.
- McNamara, J.C., Barta, Z., Houston, A.I. & Race, P. 2005. A theoretical investigation of the effect of predators on foraging behaviour and energy reserves. *Proc. Roy. Soc. London B* 272, 929-934.
- Marchesi, L. & Sergio, F. 2005. Distribution, density, diet and productivity of the scops owls *Otus scops* in the Italian Alps. *Ibis* 147: 176-187.
- Martens, J. & Kessler, P. 2000. Territorial song and song neighbourhoods in the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *J. Avian Biol.* 31: 399-411.
- Martin-Vivaldi, M., Palomino, J. J. & Soler, M. 1998. Song structure in the Hoopoe (*Upupa epops*) –Strophe length reflects male condition. *J. Ornith.* 139: 287-296.
- Martin-Vivaldi, M., Palomino, J. J., Soler, M., Martinez, J. G. 1999. Song strophe-length and reproductive success in a non-passerine bird, the Hoopoe *Upupa epops*. *Ibis* 141: 670-679.
- Martin-Vivaldi, M., Palomino, J. J. & Soler, M. 2000. Attraction of Hoopoes *Upupa epops* females and males by means of song playback in the field: influence of strophe length. *J. Av. Biol.* 31: 351-359.
- Marzluff, J.M. 1987. Vocal recognition of mates by breeding piñon jays, *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Anim. Behav.* 30: 62-74.
- Matessi, G., Pilastro, A. & Marin, G. 2000. Variation in quantitative properties of song among European populations of Reed bunting (*Emberiza schoeniclus*) with respect to bill morphology. *Can. J. Zool.* 78: 428-437.
- Maynard-Smith, J. 1976. Evolution and the theory of games.
- Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Maynard-Smith, J & Harper, D.G.C. 1995. Animal signals: models and terminology. *J. Theor. Biol.* 177: 305-311.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D.G.C. 2003. Animal signals. Oxford University Press, New York.
- Medvin, M.B. & Beecher, M.D. 1986. Parent-offspring recognition in the barn swallows (*Hirundo rustica*). *Anim. Behav.* 34: 1627-1639.
- Mendl, M., Randle, K. & Pope, S. 2002. Young female pigs can discriminate individual differences in odours from conspecific urine. *Anim. Behav.* 64: 97-101.
- Mikkola, H. 1983. *Owls of Europe*. Calton, Waterhouses, Staffordshire, England: T & AD Poyser.
- Miller, A.H. 1934. The vocal apparatus of North American owls. *Condor* 36: 204-213.
- Miller, A.H. 1935. The vocal apparatus of the Elf owl and spotted screech owl. *Condor* 36: 288.
- Miller, A.H. 1947. The structural basis of the voice of the Flammulated owl. *Condor* 64: 133-135.
- Miller, A.H. 1965. The syringeal structure of the Asiatic owl *Phodilus*. *Condor* 67: 536-538.
- Miller, E. H. 1996. Acoustic differentiation and speciation in shorebirds. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (D.E. Kroodsma & E.H. Miller eds.), pp 241-257. Cornell University Press, New-York.
- Møller, A.P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. In *Ecology and evolution* (May, R.M. & Harvey, P.H. eds.). Oxford University Press: New York.
- Møller, A.P., Nielsen, J.T. & Garamszegi, L.Z. 2006. Song post exposure, song features, and predation risk. *Behav. Ecol.* 17: 155-163.
- Molles, L.E. & Vehrencamp, S.L. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*). *Auk* 116: 677-689.
- Morton, E.S. 1977. On the occurrence and significance of motivation: structural rules in some bird and mammal sounds. *Am. Nat.* 111: 855-869.
- Morton, E.S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99: 65-86.

- Moulines, E. & Charpentier, F. 1990. Pitch-synchronous waveform processing techniques for text-to-speech synthesis using diphones. *Speech Communication* 9: 453-467.
- Nelson, D.A. 2000. Song overproduction, selective attrition and song dialect in the white-crowned sparrow. *Anim. Behav.* 60: 887-898.
- Nordby, J.C., Campbell, E. & Beecher, M.D. 1999. Ecological correlates of song learning in song sparrows. *Behav. Ecol.* 10: 287-297.
- Nottebohm, F. 1972. The origin of vocal learning. *Am. Nat.* 106: 116-140.
- Oba, T. 1996. Vocal repertoire of the Japanese brown hawk owl *Ninox scutulata japonica* with notes on its natural history. *Nat. Hist. Res., Special issue 2*: 1-64.
- Oberweger, K. & Goller, F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *J. Exp. Biol.* 204: 3379-3388.
- Otter, K. 1996. Individual variation in the advertising call of male northern saw-whet owls. *J. Field Ornith.* 67: 398-405.
- Otter, K., Chruszcz, B. & Ratcliffe, L. 1997. Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behav. Ecol.* 8: 167-173.
- Parker, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47 : 223-243.
- Peake, T.M., Otter, K.A., Terry, A.M.R. & McGregor, P.K. 2000. Screech: an interactive playback program for PCs. *Bioacoustics* 11: 69-75.
- Perrier, C., De Lope, F., Møller, A.P. & Ninni, P. 2002. Structural coloration and sexual selection in the barn swallow. *Behav. Ecol.* 13 : 728-736.
- Perrus, I., Génot, J.-C., Topin, F., Baudry, J. & Giraudoux, P. 2002. Répartition de la chevêche d'Athéna (*Athene noctua* scop.) et variation d'échelle d'analyses des paysages. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 57 : 39-51.
- Phillmore, L.S., Sturdy, C.B. & Weisman, R.G. 2003. Does reduced social contact affect discrimination of distance cues and individual vocalizations? *Anim. Behav.* 65: 911-922.
- Podos, J. Huber, S.K. & Taft, B. 2004. Bird song: The interface of evolution and mechanism. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 55-87.
- Prestwich, K.N., Brugger, K.E. & Topping, M. 1989. Energy and communication in three species of hylid frogs: power input, power output and efficiency. *J. Exp. Biol.* 144: 53-80.
- Price, J.J., Earnshaw, S.M. & Webster, M.S. 2006. Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Anim. Behav.* 71: 799-807.
- Przybylo, R., Wiggins, D.A. & Merilä, J. 2001. Breeding success in Blue tits: good territories or good parents? *J. Av. Biol.* 32: 214-218.
- Ratcliffe, L. & Otter, K. 1996. Sex differences in song recognition. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by d. e. Kroodsma & e. h. miller), pp. 339-355. Cornell university press, New York.
- Read, A.F. & Weary, D.M. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Phil. Trans. Biol. Sc.* 338: 165-187.
- Reby D. & McComb K. 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Anim. Behav.* 65: 519-530.
- Reby, D., McComb, K., Cargnuletti, B., Darwin, C., Tecumseh Fitch, W. & Clutton-Brock, T. 2005 Red deer stags use formants as assessment cues during intrasexual agonistic interactions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 941-947.
- Redpath, S. M., Appleby, B. M. & Petty, S. 2000. Do male hoots betray parasite loads in Tawny owls? *J. Av. Biol.* 31: 457-462.
- Reid, M.L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. *Anim. Behav.* 35: 1735-1743.
- Richard, J.-P. 1991. Sound analysis and synthesis using Amiga micro-Computer. *Bioacoustics* 3: 45-60.
- Riede, T., & Fitch, W. T. 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog *Canis familiaris*. *J. Exp. Biol.* 202: 2859-2867.

- Ritchinson, G., Cavanagh, P.M., Belthoff, J.R. & Sparks, E.J. 1988. The singing behavior of eastern screech-owls: seasonal timing and response to playback of conspecifics songs. *Condor* 90: 648-652.
- Robertson, J.G.M. 1986a. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.* 34: 763-772.
- Robertson, J.G.M. 1986b. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.* 34: 773-784.
- Ryan, M.J. 1988. Energy, calling, and selection. *Am. Zool.* 28: 885-898.
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D. & Rand, A.S. 1982. Bat predation and sexual advertisement in a neotropical frog. *Am. Nat.* 119: 136-139.
- Ryan, M.J., Fox, J.H., Wilczynski, W. & Rand, S. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature* 343: 66-67.
- Sacchi, R., Galeotti, P., Fasola, M. & Ballasina, D. 2003. Vocalizations and courtship intensity correlate with mounting success in marginated tortoises *Testudo marginata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55: 95-102.
- Schönn, S., Scherzinger, W., Exo, K.-M. & Ille, R. 1991. *Der Steinkauz*. Neue Brehm-Bücherei ed.
- Searcy, W. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *Am. Zool.* 32:71-80
- Searcy, W.A.S. & Yasukawa, K.S. 1990. Use of the song repertoire in inter and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:123-128.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1996. Song and female choice. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (D. E. Kroodsma & E. H. Miller eds.), pp 454-473. Cornell university press, New York.
- Secondi, J., De Bakker, M.A.G. & Ten cate, C. 2002. Female responses to male coos in the collared doves *Streptopelia decaocto*. *Behaviour* 39: 1287-1302.
- Severinghaus, L.L. 2000. Territoriality and the significance of calling in the Lanyu Scops owl *Otus elegans botelensis*. *Ibis* 142: 297-304.
- Shutler, D. & Weatherhead, P.J. 1991. Owner and floater red-winged blackbirds: determinant of status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 235-241.
- Slabbekoorn, H. & Ten Cate, C. 1997. Stronger territorial response to frequency modulated coos in collared doves. *Anim. Behav.* 54: 955-965.
- Slabbekoorn, H. & Ten Cate, C. 1998. Perceptual tuning to frequency characteristics of territorial signals in collared doves. *Anim. Behav.* 56: 847-857.
- Slagsvold, T., Dale, S. & Sætre, G.-P. 1994. Dawn singing in the great tit (*Parus major*): mate attraction, mate guarding, or territorial defence? *Behaviour* 131: 115-138.
- Slater, P.J.B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 19-46.
- Sorjonen, J. 1977. Seasonal and diel patterns in the song of the Thrush Nighthingales *Luscinia luscinia* in S.E. Finland. *Om. Fenn.* 54: 101-107.
- 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), pp 426-453. Cornell university press, Ithaca.
- Stoddard, P.K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. by d. e. Kroodsma & e. h. miller), pp. 356-373.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L. & S.E. Campbell. 1991. Recognition of individual neighbour by song in the song sparrow, a bird with song repertoires. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 211-215.
- Strain, J.G. & Mumme, R.L. 1988. Effects of food supplementation, song playback, and temperature on vocal territorial behaviour of Carolina wrens. *Auk* 105: 11-16.

- Suthers, R.A. & Goller, F.** 1997. Motor correlates of vocal diversity in songbirds. In: *current ornithology, Volume 14* (V. Nolan Jr. et al. eds.). Plenum Press: New York.
- Suthers, R.A. & Hector, D.H.** 1985. The physiology of vocalization by the cholocating oilbird, *Steatornis caripensis*. *J. Comp. Physiol. A* 156: 243-266.
- Suthers, R.A.** 2001. Peripheral vocal mechanisms in birds: are songbirds special? *Neth. J. Zool.* 51: 217-242.
- Suthers, R.A.** 2004. Vocal mechanisms in birds and bats: a comparative view. *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 76: 247-252.
- Switzer, P.V., Stamps, J.A. & Mangel, M.** 2001. When should a territory resident attack? *Anim. Behav.* 62: 749-759.
- Temeles, E.J.** 1990. Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 57-63.
- Temeles, E.J.** 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Anim. Behav.* 47: 339-350.
- Temeles, E.J., Muir, A.B., Slutsky, E.B. & Vitousek, M.N.** 2004 Effect of food reductions on territorial behaviour of purple-throated caribs. *Condor* 106, 691-695.
- Ten Cate, C., Slabbekoorn, H. & Ballintjin, M. R.** 2002. Birdsong and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *Advances in the Study of Behaviour* 31: 31-75.
- Thomas, R.J.** 2000. Strategic diel regulation of body mass in European robins. *Anim. Behav.* 59, 787-791.
- Thomas, R.J.** 2002a. The cost of singing in nightingales. *Anim. Behav.* 63: 959-966.
- Thomas, R.J.** 2002b. Seasonal changes in the nocturnal singing routines of common nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 144: E105-E112.
- Thomas, R.J & Cuthill, I.** 2002. Body mass regulation and the daily singing routines of European robins. *Anim. Behav.* 63, 285-295.
- Thomas, R.J., Drewitt, E.J.A., Kelly, D.J., Marples, N.M. & Semple, S.** 2003a. Nocturnal playbacks reveal hidden differences in singing behaviour between populations of robin *Erithacus rubecula*. *Bird study* 50: 84-87.
- Thomas, R. J., Cuthill, I. C., Goldsmith, A. R., Cosgrove, D. F. Cosgrove, D. F., Lidgate, H. C. & Burdett Proctor, S. L.** 2003b. The trade-off between singing and mass gain in a daytime-singing bird, the European robin. *Behaviour* 140: 387-404.
- Tinbergen, N.** 1953. *The herring gull's world: a study of the social behaviour of birds*. Collins: London
- Todt, D. & Naguib, M.** 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Adv. Study Behav.* 29: 247-296.
- Toivari, L., Lindqvist, O.** 1962. Daily singing rhythmic of the marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) and Blyth's reed warbler (*Acrocephalus dumetorum*). *Orn. Fenn.* 39: 151 - 154.
- Tomback, D.F., Thompson, D.B. & Baker, M.C.** 1983. Dialect discrimination by White-crowned sparrows: reactions to near and distant dialects. *Auk* 100: 452-460.
- Tracy, T.T. & Baker, M.C.** 1999. Geographic variation in syllables of House finch songs. *Auk* 116: 666-676.
- Trivers, R.L.** 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man* (B. Campbell ed.), pp 136-179. Aldine, Chicago, Illinois.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M.** 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual selection. *Anim. Behav.* 55: 291-297.
- Van Elsacker, L., Pinxten, R. & Verheyen, R.F.** 1988. Timing of offspring recognition in adult starlings. *Behaviour* 107 : 122-130.
- Van Nieuwenhuysse, D. & Bekaert, M.** 2001. Modèle de régression logistique de prédiction de la qualité d'habitat de la chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) à Herzele, Flandre orientale (nord-est de la Belgique). *Ciconia* 25 : 95-102.

- Van Nieuwenhuysse, D., Leysen, M., De Leenheer, I. & Bracquen , J. 2001. Towards a conservation strategy for Little owl *Athene noctua* in Vlaanderen. In: *The Little Owl in Flanders in its International Context*. Proceedings of the second International Little Owl Symposium, 16-18 March 2001, Geraardsbergen, Belgium. (Van Nieuwenhuysse D., Leysen M. And Leysen K. eds). *Oriolus* 67(2-3): 12-21.
- Veiga, J.P. 1995. Honest signalling and the survival cost of badges in the House sparrow. *Evolution* 49: 570-572.
- Venables, w.n. & Ripley, B.D. 2002. *Modern applied statistics with S*. Second edn. Springer-Verlag NY, Inc.
- Wagner, W.E.Jr. 1989a. Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 429-436.
- Wagner, W.E.Jr. 1989b. Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size. *Anim. Behav.* 38: 1025-1038.
- Wagner, W.E.Jr. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Anim. Behav.* 44: 449-462
- Ward, S., Lampe, H.M. & Slater, P.J.B. 2004. Singing is not energetically demanding for pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol.* 15, 477-484.
- Weary, D.M. 1989. Categorical perception of bird song: how do great tits (*Parus major*) perceive temporal variation in their song? *J. Comp. Psychol.* 103: 320-325.
- Weary, D.M. 1996. How birds use frequency to recognize their song. In: *Studies of cognitive and perceptual processes* (Ed. by C.F. Moss & S. Shettleworth), pp. 138-157.
- Welling, P., Koivula, K. & Lahti, K. 1995. The dawn chorus is linked with female fertility in the willow tit *Parus montanus*. *J. Av. Biol.* 26: 241-246.
- Welling, P., Koivula, K. & Orell, M. 1997. Dawn chorus and female behaviour in the willow tit *Parus montanus*. *Ibis* 139: 1-3.
- Wells, K.D. 1978. Territoriality in green frogs (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Anim. Behav.* 26: 1051-1063.
- Wiley, R.H. 1983. The evolution of communication: information and manipulation. In: *Communication* (T.R. Halliday & Slater, P.J.B. eds), pp. 156-189. W.H. Freeman: New-York.
- Wiley, R.H. 2003. Is there an ideal behavioural experiment? *Anim. Behav.* 66: 585-588.
- Wiley, R.H. 2005. Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Anim. Behav.* 70: 237-247.
- Wolfenbarger, L.L. 1999. Red coloration of male Northern cardinals correlates with male quality and territory quality. *Behav. Ecol.* 10: 80-90.
- Wright, T.F. & Wilkinson, G.S. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proc. Roy. Soc. of London B* 268: 609-616.
- Yasukawa, K.S. 1981. Male quality and female choice of mate in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 62: 922-929.
- Ydenberg, R.C., Giraldeau, L.A. & Falls, J.B. 1988. Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attribution. *Anim. Behav.* 36: 343-347.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.
- Zahavi, A. 1977a. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In *Evolutionary ecology* (B. Stonehouse & C.M. Perrins eds.), pp 253-259, Macmillan Press: London.
- Zahavi, A. 1977b. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67: 603-605.
- Zahavi, A. 1981. The pattern of vocal signals and the information they convey. *Behaviour* : 1-8.
- Zahavi, A. & Zahavi, A. 1987. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford university Press: Oxford.