UNIVERSITE PARIS OUEST- NANTERRE LA DEFENSE

ECOLE DOCTORALE 139 : CONNAISSANCE, LANGAGE, MODELISATION

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE

PARIS OUEST- NANTERRE LA DEFENSE

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Ethologie et Cognition Comparées

Présentée et soutenue publiquement par

Ophélie Bouillet

Le 20 décembre 2013

PLASTICITE INDIVIDUELLE : INFLUENCE DU STATUT SOCIAL ET DE L'ONTOGENESE CHEZ LE CANARI DOMESTIQUE, *SERINUS CANARIA*

Devant le jury composé de

Léonida Fusani	Rapporteur	*Université de Ferrara, Italie*
Manfred Gahr	Examinateur	*Institut Max Planck d'ornithologie, Allemagne*
Gérard Leboucher	Président du jury	*Université Paris Ouest Nanterre La Défense*
Stefan Leitner	Rapporteur	*Institut Max Planck d'ornithologie, Allemagne*
Eric Vallet	Directeur de thèse	*Université Paris Ouest Nanterre La Défense*

PLASTICITE INDIVIDUELLE : INFLUENCE DU STATUT SOCIAL ET DE L'ONTOGENESE CHEZ LE CANARI DOMESTIQUE, *SERINUS CANARIA*

Par Ophélie Bouillet

Sous la direction de :
Eric Vallet

Avant-propos

Cette étude s'inscrit dans un projet de collaboration financé par l'Université Franco-Allemande avec l'institut Max Planck d'Ornithologie de Seewiesen en Allemagne. Toutes les observations comportementales ont été réalisées au sein du laboratoire d'éthologie et de cognition comparées (LECC) à l'université Paris Ouest Nanterre La Défense et toutes les mesures physiologiques telles que l'étude des battements cardiaques ont été effectuées au sein de l'institut Max Planck de Seewiesen en Allemagne.

Notes aux lecteurs

Les chapitres composant cette thèse ont été rédigés sous la forme d'articles indépendants les uns des autres. Tous les chapitres sont donc des projets d'articles.

Deux articles ont été soumis :

Un article relatif à une partie du premier chapitre est présenté en Annexe. Il a été soumis à Plos One.

Un article relatif à une partie du premier chapitre est présenté en Annexe. Il a été soumis à Behaviour.

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord le Max Planck Institute für Ornithologie pour la bourse de recherche dont j'ai pu bénéficier ainsi que l'Université Franco-Allemande pour les bourses de mobilité qui m'ont permis d'aller à Seewiesen en Allemagne. Mais également mon directeur de recherche Eric Vallet pour m'avoir offert la chance de travailler dans ce domaine passionant, d'avoir accepté de m'encadrer durant ces quatre années de thèse et pour son soutien ainsi que ses discussions passionantes. Merci également à sa compagne, Monique, pour ses conseils et sans qui le sujet de cette thèse n'aurait jamais vu le jour. Je souhaite également remercier Gérard Leboucher pour m'avoir accueillie dans son laboratoire de recherche et pour son soutien. Je tiens à remercier tout particulièrement Manfred Gahr et toute son équipe pour m'avoir accueillie chaleureusement à l'institut de Seewiesen.

Je voudrais remercier les membres du jury. Je remercie les Professeurs Stefan Leitner et Léonida Fusani d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Je remercie également le Professeur Manfred Gahr et le Professeur Gérard Leboucher d'avoir bien voulu être les examinateurs.

Je tiens à remercier Lisa Trost, Andries Ter-Maat, Susanne Seltmann, Marcus Abels pour leur aide précieuse et sans qui le projet « Heart rate » n'aura pas pu se faire. Merci également à Nicole Hoiss pour sa bienveillance et son aide. Un grand merci à Albertine Leitao pour ses discussions dans son bureau, sa bonne humeur et son fabuleux repas. Je n'oublie pas Vincent Van Meir qui dès mon arrivée m'a proposé son aide, pour ses discussions passionantes et ses barbecues au bord du lac. Merci également à Carolina Frankl, Camilla Villavicencio, Pietro d'Amelio et Lisa Gill pour leur bonne humeur et leur accueil. Je remercie également Barbara Wörle pour avoir pris soin de mes oiseaux.

Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées : les professeurs Michel Kreutzer et Laurent Nagle, les maîtres de conférence Dalila Bovet, Frédérique Hallé, Mathieu Amy, Tudor Draganiou et

Sébastien Derégnaucourt. Merci pour votre bonne humeur, vos précieux conseils et pour nos discussions. Un grand merci à Nathalie Béguin pour son soutien, ses conseils et d'avoir été présente lorsque j'étais en difficulté notamment pour les enseignements, ces PE, ils nous en aurons fait voir de toutes les couleurs !!!! Ainsi l'équipe de choc à l'animalerie, Aurore, Emmanuelle qui m'a fait tant rire par toutes ses péripéties avec le grand chef Philippe Groué que je remercie tout particulièrement pour m'avoir fait tant rire (votre sandwich grec et votre 🕶) !!!! Et surtout, merci à toute l'équipe d'avoir pris soin de mes canaris. Je n'oublie pas la super team, Davy Ung, Mathilde Lalot, Guillaume Huet des Aunay et Ahmed Belguermi pour tout ce que nous avons vécu durant ces quatre ans, nos discussions, nos fous rires dans la cuisine, les crêpes, les colloques et surtout votre soutien. Merci à Agatha Liévin-Bazin pour sa bonne humeur, les discussions, son soutien et son aide artistique précieuse, sans qui les chapitres de cette thèse ne seraient pas aussi magnifiquement illustrés. Merci à tous mes stagiaires qui ont fait un travail remarquable. Je tiens également à remercier Josette Gigomas pour son aide et ses discussions dans son bureau. Je n'oublie pas Sylvie pour sa bonne humeur et sa gentillesse.

Je remercie également ma famille, ma belle-famille et mes amis pour m'avoir soutenue durant cette thèse. Merci à mon amie Alba Tissanié-Noir pour son travail remarquable et surtout nos discussions qu'il faudra que l'on reprenne !

Un grand merci à Catherine pour avoir corrigé tous mes écrits (sujets de concours, corrigés, thèse ...) je suis certaine que maintenant tu es une pro en biologie !!

Un très grand merci à Françoise et Tristan et surtout à ma mère qui a toujours cru en moi et m'a soutenue.

Et surtout merci à Driss Tolba, sans qui je n'en serais peut être pas là aujourd'hui sans son soutien et son amour.

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

Table des Matières

Avant propos 5

Notes aux lecteurs 7

Remerciements 9

Introduction générale 17

1. Les caractéristiques individuelles 19

1.1. Le statut social 19

1.2. Le profil comportemental ou personnalité 21

1.3. La cognition 24

1.4. Le rythme cardiaque 26

1.5. La production vocale : le chant 28

2. Présentation de la thèse 32

2.1. Objectifs 32

2.2. Choix de l'espèce 33

2.3. Présentation de l'espèce 33

3. Organisation de l'étude 37

3.1. Sujets et conditions d'élevage 39

Chapitre I : Le statut social et le chant chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*) 41

Expérience 1 : Le statut social et la familiarité acoustique influence le choix de stratégies de fourragement 43

Résumé 43

Introduction 43

Matériel et méthode 46

Analyses statistiques 49

Résultats 49

Discussion 53

Expérience 2 : Influence du statut social sur le répertoire de chants en période de reproduction 56

Résumé 56

Introduction 57

Matériel et méthode 60

Analyses statistiques 62

Résultats 63

Discussion 66

Expérience 3 : Etude de cas rares (notamment hors période de reproduction) 68

Résumé 68

Introduction 69

Matériel et méthode 70

Résultats 73

Discussion 75

Conclusion 77

Chapitre II : Profils comportementaux ou personnalité chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*) 79

Expérience 1 : Etude des différent traits de personnalité et influence de la photopériode 81

Résumé 81

Introduction 81

Matériel et méthode 84

Analyses statistiques 89

Résultats 91

Discussion 114

Expérience 2 : Influence des traits de personnalité sur la production vocale telle que le chant 124

Résumé 124

Introduction 125

Matériel et méthode 125

Analyses statistiques 126

Résultats 127

Discussion 129

Conclusion 130

Chapitre III : Capacités cognitives de recherche alimentaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*) 131

Expérience 1 : Etude de la cognition dans la recherche alimentaire 133

Introduction 133

Matériel et méthode 134

Résultats 138

Discussion 141

Expérience 2 : Influence du genre sur les capacités cognitives 141

Résumé 141

Introduction 142

Matériel et méthode 143

Analyses statistiques 144

Résultats 144

Discussion 149

Expérience 3 : Cognition et production vocale telle que le chant 153

Introduction 153

Matériel et méthode 153

Analyses statistiques 154

Résultats 155

Discussion 155

Expérience 4 : Cognition et personnalité 156

Introduction 156

Matériel et méthode 157

Analyses statistiques 158

Résultats 159

Discussion 161

Conclusion 163

Chapitre IV : Etude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*) 165

Introduction 167

Matériel et méthode 168

Analyses statistiques 173

Résultats 173

Discussion 173

Discussion générale 175

Rappel des principaux résultats 177

Les caractéristiques individuelles 179

L'influence de l'ontogénèse 179

Conclusion générale & Perspectives 180

Références bibliographiques 183

Annexe 221

Annexes 1 : Tableaux de corrélations entre statut social et répertoire vocal 223

Annexes 2 : Tableaux de répétabilité de personnalité 224

Annexes 3 : Tableaux de corrélations de personnalité..... 233

Annexes 3 : Tableaux de corrélations de personnalité..... 251

Article 1 : Friend or foe? Dominant and subordinate canaries adapt differently their foraging tactics to familiar/unfamiliar conspecifics 253

Article 2 : Unexpected occurrence of sexually attractive syllables in acoustically restricted and normally raised domestic canaries 271

Introduction générale



1. Les caractéristiques individuelles

1.1. Le statut social

Les animaux vivant en groupe sont amenés à intéragir avec leurs congénères afin de trouver un partenaire sexuel, de défendre un territoire ou dans la recherche alimentaire. Ces interactions permettent une mise en place d'une hiérarchie au sein du groupe. Ces relations hiérarchiques ont été décrites pour la première fois par Darwin (1871) puis d'autres études ont mis en évidence les interactions agonistiques à la suite desquelles un rang social est établi. Le précurseur dans l'étude de ces relations hiérarchiques chez les oiseaux est Schjelderup-Ebbe (1922). Ce dernier a observé les interactions agonistiques chez les poules domestiques, *Gallus domesticus*, en mesurant le nombre de coups de becs reçus et donnés afin d'évincer l'autre individu (« pecking-order »). La hiérarchie se caractérise par une issue stable de la rencontre en faveur d'un individu donné et par une absence de riposte de son adversaire. Il suffit généralement d'un seul affrontement pour conforter le statut des adversaires. Celui de dominant pour le vainqueur et celui de subordonné pour le vaincu. De nombreuses études ont été menées afin de mettre en évidence l'existence de ces relations asymétriques au sein de diverses espèces (chez les mammifères tels que les coyotes, *Canis latrans*, (Mettler & Shivik 2007), les insectes comme les fourmis d'Argentine, *Linepithema humile*, (Rice & Silverman 2013) ou encore les poissons tels que les poissons zèbres, *Danio rerio*, (Ricci et al. 2013)). Les relations hiérarchiques sont également présentes au sein de nombreuses espèces d'oiseaux (Piper 1997).

La dominance peut être définie comme étant une relation entre deux individus dans laquelle le subordonné diffère du dominant dans un contexte social (Kaufmann 1983). Un statut social élevé comporte des avantages par rapport à un rang hiérarchique inférieur et ceci à différents niveaux tels que sur le plan territorial ou pour le choix du partenaire. En effet, les individus présentant un statut supérieur peuvent jouir de ressources de meilleure qualité ce qui leur confère un avantage lors du choix du partenaire (Andersson 1994). Cela a été démontré chez diverses espèces d'oiseaux telles que les colibris, *Amazilia saucerottei*, chez qui les dominants ont accès à des territoires riches en fleurs (Tiebout 1992, 1993), et chez les oies, *Branta bernicla,* (Prop et al. 1984; Teunissen et al. 1985 ; Prop & Deerenberg 1991), ce qui

leur procure un meilleur fourragement. Les dominants occupant les meilleurs territoires sont préférés par les femelles (Candolin & Voigt 2001). Le rang hiérarchique du mâle affecte son succès reproducteur auprès des femelles (Johnson 1988a). Les individus présentant un statut social élevé sont des partenaires de meilleure qualité et par conséquent sont plus sélectifs tel que chez le pigeon biset, *Columba livia*, (Burley 1977). Les animaux dominants ont également un accès prioritaire aux ressources alimentaires (Drews 1993) comme cela a été démontré chez certaines espèces de mésanges, *Parus*, (Hogstad 1989) ainsi que de meilleurs emplacements de fourragement faiblement exposés à la prédation ce qui leur confère un avantage certain en ce qui concerne la survie de l'individu (Krams 2000, 2002). Les dominants obtiennent donc la ressource alimentaire la plupart du temps (Forrester 1991 ; Alcock 2001), ce qui est vital lors de périodes de privation (saison hivernale).
A l'inverse, chez certaines espèces, les individus présentant un statut social inférieur peuvent souffrir d'un accès restreint aux ressources ; cela a été mis en évidence chez le cochon domestique, *Sus scrofa domesticus*, (Fraser 1974) et au sein des crustacés tels que l'écrevisse de Louisiane, *Procambarus clarkii*, qui manifestent des postures de soumission ainsi que des comportements de fuite face aux attaques d'un individu de rang supérieur (Herberholz et al. 2003). Les individus subordonnés sont soumis à un stress social résultant d'une inhibition comportementale générale laquelle est caractérisée par une diminution de l'aggression ainsi que des interactions sociales, cela a été mis en valeur chez la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, (Overli et al. 1999 ; Blanchard et al. 2001). Des études ont démontré que chez diverses espèces d'oiseaux (telles que les mésanges boréales, *Poecile montanus,* (Ekman & Askenmo 1984 ; Ekman 1987 ; Hogstad 1988b ; Koivula et al. 1994), les bruants à gorge blanche, *Zonotrichia albicollis*, (Schneider 1984 ; Piper 1990), les mésanges huppées, *Lophophanes cristatusis*, (Lens & Dhondt 1992)) les subordonnés n'avaient accès qu'aux sites de fourragement les plus exposés à la prédation.

Le statut social d'un individu n'est pas une qualité intrinsèque immuable. En effet, le rang hiérarchique présente une certaine plasticité en fonction du contexte social. Au sein d'une dyade, l'issue de l'interaction agonistique confère le statut social élevé à un individu A et un rang inférieur à l'individu B. Néanmoins, cela ne signifie pas que l'individu sera nécessairement dominant par rapport à un individu C. Un individu présentant un rang hiérarchique élevé possède des « qualités » lui permettant

l'obtention et le maintien de ce statut, cependant si ce dernier, lors d'interactions agonistiques, rencontre un adversaire ayant de « meilleures qualités » il est fort probable que son statut devienne inférieur. Le rang social correspond donc aux propriétés d'une relation sociale et non aux propriétés intrinsèques de l'individu. Les « qualités » seules d'un individu ne peuvent lui conférer un statut social immuable, les facteurs sociaux doivent être pris en compte (Chase 1982). Une différence existe entre une dominance-soumission (l'individu A par rapport à l'individu B) et les relations de dominance hiérarchique impliquant au minimum une triade mettant en évidence les relations sociales au sein du groupe (Beaugrand 1983). De même, selon Bernstein (1981), il est plus pertinent de regarder le statut social de deux individus en tenant compte de l'ensemble du groupe et ainsi de toutes les relations hiérarchiques existant entre les différents membres.

En conclusion, un rang hiérarchique élevé peut conférer aux individus de nombreux avantages tels qu'un meilleur accès aux ressources alimentaires ainsi qu'aux sites les moins exposés à la prédation (Keys & Rothstein 1991 ; Poysa 1988). Leur taux de survie est par conséquent plus important que celui des individus subordonnés (Lathi 1998). Le statut social est considéré comme un trait de personnalité de l'individu.

1.2. Le profil comportemental ou personnalité

Des variations comportementales inter-individuelles sont observées chez de nombreuses espèces animales (Wilson et al. 1994 ; Van Oers et al. 2004) et sont étroitement liées aux contextes environnemental (Sih et al. 2004 ; Réale et al. 2007) et social (Jones et al. 1995 ; Schuett & Dall 2009). Ces différences inter-individuelles permettent une meilleure adaptabilité à l'environnement et, *in fine,* un meilleur taux de survie. Les différences réactionnelles entre les individus face à une même situation font référence aux traits de personnalité de l'animal (Gosling 2001 ; Hollander et al. 2008) ou à son profil comportemental (Groothius & Carere 2005 ; Fox et al. 2009). La personnalité peut se définir comme étant l'ensemble des comportements déterminant l'individualité d'un individu. Elle rend compte de ce qui qualifie ce dernier, soit la permanence et la continuité des modes d'action et de réaction, l'originalité et la spécificité de sa manière d'être. Il s'agit du noyau relativement stable d'un individu,

une sorte de synthèse complexe et évolutive des données innées (gènes) ainsi que des éléments disponibles dans le milieu social et l'environnement en général (Cattell 1956). En effet, les éléments physiologiques et morphologiques d'un individu concourent à la conformation de la personnalité. Au sein de son modèle de la personnalité, Cloninger intègre la dimension de **caractère**. Ce dernier correspondrait aux « dimensions de la personnalité déterminées par l'apprentissage social et l'apprentissage cognitif » (Hansenne 2007), il ne serait donc pas influencé par des facteurs héréditaires. A l'opposé, le **tempérament** fait référence aux correspondances physiologiques du caractère (Cloninger 1997, 1999). La théorie béhavioriste ou comportementaliste définit la personnalité comme étant une somme de comportements réductibles aux rapports entre stimuli et réponses. (Lombardo 2002, 2003 ; John 2008). **La personnalité est donc un terme utilisé pour l'être humain et son emploi pour les animaux fait encore débat dans différentes disciplines.**

Néanmoins, des similitudes se retrouvent (Gosling 2001 ; Carere et al. 2005). Ici, nous parlerons de personnalité ou profils comportementaux dans le sens d'un ensemble de traits influençant le comportement, lesquels varient au sein d'une même population, pour des individus de même sexe, âge et taille (Bell 2007) et **qui sont constants au cours du temps ainsi que cohérents selon le contexte** pour un individu donné (Biro et al. 2008). Son étude chez les animaux est relativement récente. La constance d'un trait ne signifie pas que le comportement relié à ce trait est fixe mais plutôt que, **quel que soit le contexte, les différences entre les individus pour ce trait seront maintenues** (Biro et al. 2008), mais ce dernier sera exprimé à un degré différent le long d'un continuum comportemental (Réale et al. 2007). Lorsque certains traits comportementaux sont liés les uns aux autres, on parle alors de **syndrome comportemental** (David et al. 2011). Ce dernier a été développé dans un premier temps chez l'homme puis appliqué récemment à l'étude des espèces animales domestiques (Gosling 2001 ; Sih et al. 2004 ; Wilson & Godin 2009) et sauvages (Wilson & McLaughlin 2007 ; Wilson & Godin 2009). Ces dernières années, beaucoup de recherches portant sur le syndrome comportemental ont été menées chez les vertébrés et chez les invertébrés, notamment les insectes (Hedrick 2000 ; Wilson et al. 2010) ou encore les céphalopodes (Sinn et al. 2008 ; Wilson et al. 2010 ; Kralj-Fišer & Schneider 2012). Ce syndrome comportemental a un impact sur la fitness ou valeur sélective (Danchin et al. 2005 ; Dingemanse & Réale 2005) puisque celui-ci

implique une limitation de la plasticité des comportements, ce qui explique pourquoi les individus ne peuvent exprimer un comportement optimal dans toutes les situations (Sih et al. 2004). Cela a été démontré chez des espèces de poissons (Wilson et al. 2010), chez des oiseaux (Van Oers et al. 2008 ; David et al. 2011) ou chez des mammifères (Wilson & Godin 2009).

La personnalité est principalement connue pour jouer un rôle dans le répertoire comportemental (Dingemanse et al. 2003 ; Martin & Réale 2008) tel que dans l'utilisation de l'habitat, dans les relations sociales, dans le comportement anti-prédateur ou encore dans l'utilisation de ressources alimentaires (Réale et al. 2007). Les différences au sein des profils comportementaux peuvent avoir une origine adaptative (Wilson 1998 ; Dingemanse et al. 2002) et être maintenues par la sélection naturelle (Smith & Blumstein 2008 ; Kurvers et al. 2009). En effet, des études ont montré l'influence des facteurs génétiques sur les traits comportementaux (Drent et al. 2003), mettant l'accent sur une héritabilité de la personnalité (Drent et al. 2003 ; Van Oers et al. 2004). D'autres recherches ont, par ailleurs, révélé l'effet prénatal des hormones maternelles sur le développement des comportements (Clark & Galef 1995 ; Tobler & Sandell 2007). De nombreux travaux ont également mis en évidence l'existence de syndromes comportementaux dans de multiples situations. Ceci a été démontré chez la mésange charbonnière, *Parus major,* élevée en laboratoire. En effet, une corrélation entre l'agressivité, la néophobie (peur de la nouveauté) et le comportement exploratoire (Veerbeek et al. 1996 ; Réale et al. 2007) a été mise en évidence chez cette espèce.

Des chercheurs se sont également intéressés au caractère répétable des traits du comportement dans des conditions naturelles et contrôlées (Armitage 1986 ; Réale et al. 2000 ; Dingemanse et al. 2002). Cela a été démontré dans une étude sur l'oie bernache, *Branta leucopsis,* (Kurvers et al. 2009) et chez une espèce d'écureuil, le tamia rayé, *Tamias striatus,* (Martin & Réale 2008). Les traits les plus étudiés sont l'activité (David et al. 2011), la néophobie (Boogert et al. 2006), l'agressivité, le comportement exploratoire (David et al. 2011) ou encore la témérité, soit la propension à prendre des risques (Van Oers et al. 2004). Bien souvent, seuls quelques traits de personnalité sont étudiés selon un axe comportement exploratoire – agressivité (Verbeek et al. 1996) par exemple.

En conclusion, les profils comportementaux ou personnalité sont une variable intrinsèque permettant notamment à l'individu de s'adapter à son environnement et cela afin d'optimiser sa survie et la transmission de ses gènes. La personnalité joue un rôle important dans les expériences de vie d'un individu, et ces dernières influent sur ses capacités cognitives.

1.3. La cognition

Les animaux doivent fréquemment faire face à des changements environnementaux nécessitant des réponses comportementales adaptées (Titulaer et al. 2012). L'aptitude à répondre de manière appropriée dépend de la détection de ces changements, des capacités cognitives et de la plasticité du comportement, permettant de donner une réponse comportementale adaptée (Nussey et al. 2007). Ces capacités cognitives correspondent à un ensemble varié de processus mentaux permettant aux individus de s'adapter de manière efficace à leur environnement, et d'adopter des stratégies optimales pour leur survie. La sélection naturelle a permis des variations inter-individuelles concernant les capacités cognitives, ces dernières dépendent de l'environnement complexe et changeant dans lequel les individus se développent (Healy et al. 2009 ; Amy et al. 2012). Il existe par conséquent une variabilité inter-individuelle des capacités cognitives au sein d'une même espèce. Etudier la cognition animale revient à se poser des questions portant, entre autres, sur : l'étendue de leurs capacités mnésiques, les stratégies utilisées dans la résolution de problèmes, les informations exploitées dans la prise de décisions, l'orientation dans l'espace et la catégorisation d'objets. Le thème de la cognition animale pose une question centrale, à savoir, ce qui différencie les animaux les uns des autres (Wynne 2001). Depuis les travaux de Darwin (1859), les théories évolutionnistes suggèrent l'existence d'une continuité entre l'humain et l'animal, non seulement en termes d'anatomie et de physiologie, mais également en termes de facultés mentales (Kreutzer & Vauclair 2004 ; Vauclair 2004 ; Wynne 2001). Les renseignements recueillis sur les capacités cognitives animales favorisent la description et la représentation de cette continuité inter-spécifique.

De nombreux travaux ont mis en évidence les capacités cognitives de diverses espèces animales. La représentation spatiale et la carte cognitive ont été étudiées chez les insectes tels que les abeilles, *Apis mellifera*, (Gould 1886), les mammifères tels que les primates (Menzel 1973) et les oiseaux tels que la mésange noire, *Periparus ater*, (McGregor & Healy 1999). Ces capacités cognitives demandent auparavant un apprentissage latent (Tolnan & Honzik 1930) qui est le stockage d'informations pour pouvoir les réutiliser par la suite. Le phénomène d'apprentissage pose l'éternelle question de l'inné et de l'acquis. L'individu, *in utero* et ce, jusqu'à la fin de sa vie, sera confronté à diverses expériences et en résultera un apprentissage bénéfique dans sa survie. L'apprentissage, *in utero,* a été mis en évidence chez les primates tels que les chimpanzés, *Pan troglodytes*, (Kawai et al. 2004). Ce dernier se définit comme étant une assimilation de savoir-faire, c'est-à-dire le processus d'acquisition de pratiques, de connaissances et de compétences, par l'observation, l'imitation, l'essai, la répétition ou la présentation (i.e. apprentissage social (Whiten & Ham 1992)). Ce dernier consiste à acquérir ou à modifier une représentation d'un environnement de façon à favoriser des interactions efficaces ou de plus en plus efficaces avec celui-ci. Cette mise en relation entre un évènement provoqué par l'extérieur (stimulus) et une réaction adéquate de l'individu (réponse) induit un changement de comportement persistant et mesurable (Schacter et al 2009, 2011). L'apprentissage est par conséquent la modification de la réaction d'un organisme de manière systématique lors de la répétition d'une stimulation donnée (Soumireu-Mourat 1999). Tous les animaux semblent dotés d'une capacité d'apprentissage (Nelson 2000). Chez les oiseaux, des capacités cognitives telles que l'utilisation d'outils dans les comportements alimentaires ont été mises en évidence (Emery & Clayton 2004a). Si ces dernières demandent des prédispositions génétiques, un apprentissage par essais-erreurs est indispensable pour parfaire la technique (Tebbich et al. 2001, 2002). De même, chez les oiseaux chanteurs, un apprentissage précoce s'opère concernant la production vocale telle que le chant (Thorpe 1958). Ces derniers sont connus pour avoir de relativement bonnes capacités cognitives. En effet, il a été montré qu'ils possèdaient des aptitudes dans la résolution de problèmes tels que la recherche de nourriture cachée (Boogert et al. 2008). Des études ont démontré que ces capacités cognitives sont liées à la hiérarchie (Barnard & Luo 2002 ; Pravosudov et al. 2003 ; Boogert et al. 2006) ou encore au sexe (Mishima et al. 1986 ; Range et al. 2006 ; Titulaer et al. 2012).

En conclusion, ces capacités cognitives relèvent d'un part génétique mais également environnementale. L'étude des différences inter-individuelles au niveau cognitif est indispensable dans la compréhension des stratégies mises en place par l'individu pour répondre de façon idoine à la variabilité environnementale. Les données comportementales sont étroitement liées aux données physiologiques telles que le rythme cardiaque.

1.4. Le rythme cardiaque

Le rythme cardiaque est un indice sensible et instantané de la condition physiologique d'un organisme (Thompson 1968). Il traduit donc toutes les modifications de l'état physiologique de ce dernier. Il permet de mesurer la quantité d'énergie dépensée lors d'une activité, cela a été démontré chez les moutons domestiques, *Ovis aries*, (Webster 1967). C'est également un excellent indicateur de stress. En effet de nombreuses études ont démontré que le rythme cardiaque augmente dès qu'un signal stressant pour l'organisme est perçu par l'individu. Cela a été mis en évidence chez diverses espèces telles que, les mammifères (les wapitis, *Cervus elaphus canadensis*, (Chabot et al. 1996), les animaux de rente (De Jong et al. 2000 ; Kuwahaa et al. 2004 ; Von Borell et al. 2007), les cétacés (Deak 2007 ; Romero & Butler 2007)), les oiseaux (les étourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris*, (Thompson et al. 1979), les mouettes tridactyles, *Rissa tridactyla*, (Beale & Monaghan 2004a, 2004b)), les invertébrés (les moules, *Perna viridis*, (Nicholson 2003)), les poissons (la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, (Höjesjö et al. 1999), les saumons de l'Atlantique, *Salmo salar*, (Johnsson et al. 2001)) et les reptiles (les iguanes verts, *Iguana iguana*, (Cabanac & Cabanac 2000)). Les battements cardiaques ont été également étudiés lors des interactions sociales. En effet, des études ont mis en évidence que le rythme cardiaque différait selon le rang hiérarchique. Cela a été démontré chez les primates tels que le Saïmiri ou singe écureuil, *Saimiri sciureus*, (Candland et al. 1970), les macaques, *Macaca*, ou encore les babouins, *Papio*, chez qui les individus dominants présentent un rythme cardiaque moins élevé que les subordonnés (Cherkovich & Tatoyan 1973). Des études sur l'oie cendrée, *Anser anser*, ont mis en évidence qu'un individu voyait son rythme cardiaque augmenter

lorsqu'il se trouvait face à un congénère ayant gagné de nombreuses interactions agonistiques (Wascher et al. 2009).

Le rythme cardiaque des oiseaux a été étudié pour la première fois en 1945 (Odum 1945). Puis il a fait l'objet de nombreuses recherches. Des travaux ont mis en évidence des liens entre le rythme cardiaque des oiseaux, les comportements agonistiques et le rapport à la dominance (Candland et al. 1969), la réaction face à un intrus (Dickens et al. 2006), ou encore en réponse à des stimuli accoustiques (Diehl et al. 1986 ; Evans & Gaionii 1990).

Au niveau anatomique, les oiseaux ont, proportionellement à leur taille, un coeur de taille plus importante mais possédant les mêmes bases caractéristiques (ventricules, chambres...) à quelques différences près par rapport aux mammifères (Lumeij & Ritchie 1994). **Cette taille importante permet de répondre efficacement à une importante demande métabolique de l'organisme, à savoir le vol**. En effet, le coeur doit apporter assez d'oxygène à l'organisme pour répondre à la demande lors du vol et ainsi battre plus rapidement. Cela a été démontré chez le pigeon biset, *Columba livia*, (Butler et al. 1977). De même, au sein des oiseaux, la taille du coeur et le rythme cardiaque connaissent des disparités. En effet, plus la taille de l'oiseau est importante, plus son coeur est petit proportionnellement à sa taille et sont rythme cardiaque lent. Les colibris sont les plus petits oiseaux et possèdent le coeur le plus important ainsi que le rythme cardiaque le plus rapide pour répondre à la demande énergétique importante du vol stationnaire. En effet, le colibri à gorge bleue, *Lampornis clemenciae*, possède un rythme cardiaque de 1000-1260 battements / minutes alors que l'autruche africaine, *Struthio camelus,* n'a que 40-180 battements/minutes. Le rythme cardiaque est corrélé avec la taille de l'individu (Bishop & Butler 1995) (Figure I).

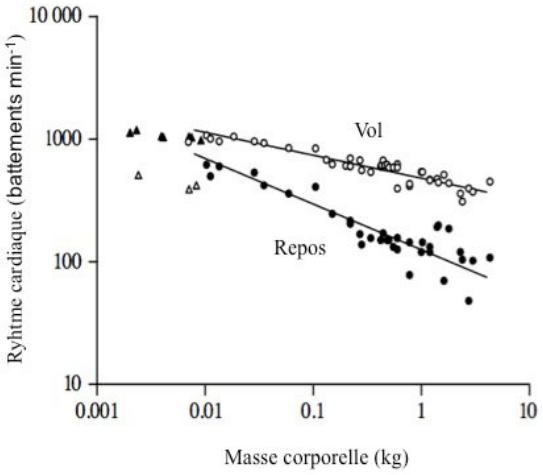


Figure I: Corrélation entre le rythme cardiaque et la masse corporelle chez les oiseaux

Corrélation négative entre le rythme cardiaque (battements min^{-1}) et la masse corporelle (kg) chez 49 espèces d'oiseaux incluant 7 espèces de colibris, représentés au repos (triangles vides) et en vol (triangles pleins). Concernant les autres espèces, au repos (cercles pleins) et en vol (cercles vides). Données collectées par Berger et al. (1970, 1979), Aulie (1971), Butler & Woakes (1980), Keskpaik & Leht (1983).

1.5. La production vocale : le chant

Au sein des différentes espèces d'oiseaux chanteurs (les Oscines), la production vocale telle que le chant est indispensable pour une communication intraspécifique. Ce sont principalement les mâles qui produisent ces vocalisations surtout en période de reproduction. Les femelles, quant à elles, n'émettent généralement que des cris ou des trilles (Ball & hulse 1998).

L'oiseau oscine possède un organe vocal qui est la syrinx. Cette dernière est située à la jonction des bronches qui se regroupent pour former la trachée. Les deux côtés de la syrinx sont reliés à de nombreux muscles syringaux (Figure I.1). Lors des expirations, lorsque l'air passe par la syrinx, des sons sont produits.

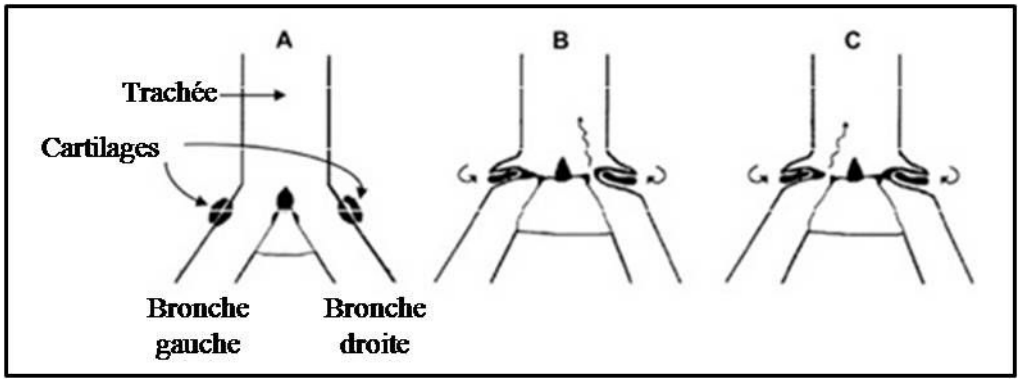


Figure I.1: Schéma d'une syrinx d'oiseau chanteur (Suthers et al. 1999)

A : syrinx au repos, **B et C :** syrinx en activité. La contraction des muscles syringaux entraîne la rotation des cartilages. La production unilatérale d'un son est conditionnée par la fermeture complète d'un côté de la syrinx tandis que l'autre reste légèrement ouvert. Ce dernier entre en vibration suite au passage de l'air durant l'expiration et un son est produit. Le schéma B représente un son émis par la syrinx droite et le schéma C représente un son émis par la syrinx gauche.

Concernant la structure des chants, les productions vocales sont considérées comme étant des chants uniquement si leurs durées sont égales ou supérieures à 3 secondes. Les chants doivent présenter un intervalle de silence d'au moins 2 secondes pour être considérés comme étant deux chants distincts (Güttinger 1979). Ces derniers sont constitués de syllabes, elles-mêmes composées d'une ou plusieurs notes (généralement deux notes). Les syllabes à une note sont des syllabes simples et celles composées de plusieurs notes sont des syllabes complexes. Lorsque la syllabe est répétée plusieurs fois cela forme une phrase (Figure I.2).

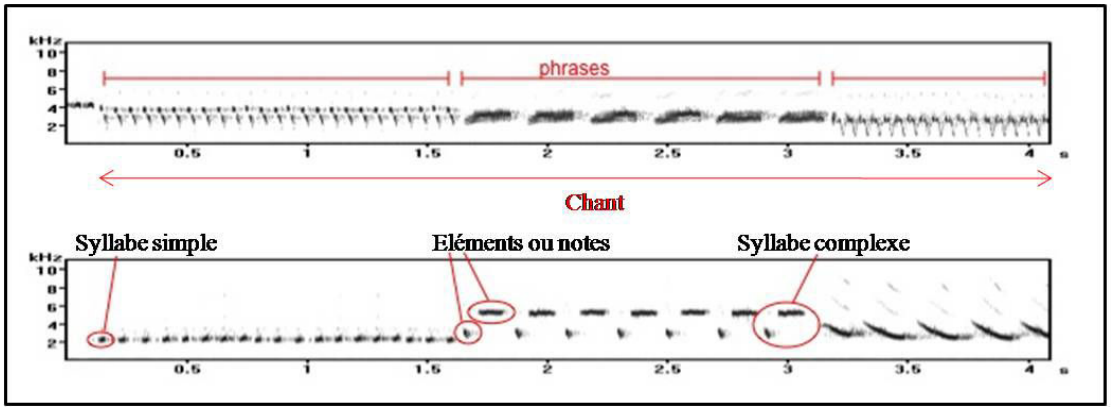


Figure I.2: Sonogramme d'un chant de canari domestique mâle

Chez le canari, le chant est composé de phrases (premier encadré). Les phrases sont constituées de syllabes simples si ces dernières sont composées d'un seul élément ou d'une seule note, ou de syllabes complexes si elles comprennent au moins deux notes (second encadré).

En ce qui concerne le rôle du chant, chez les oiseaux chanteurs, ce dernier a pour fonction de véhiculer des informations sur l'émetteur. Cela s'avère essentiel dans les relations sociales et plus particulièrement pour le choix du partenaire et la défense du territoire. En effet, les femelles jugent la qualité d'un mâle à travers son chant (Eens et al. 1991). Ce dernier peut refléter une meilleure qualité génétique ou immunitaire. Cela a été démontré chez le bruant chanteur, *Melospiza melodia*, chez qui les mâles possédant un répertoire plus important sont de meilleure qualité génétiquement et présentent un bon système immunitaire, ce qui est recherché par les femelles (Pfaff et al. 2007 ; Reid et al. 2005a, 2005b). De même, chez les gobemouches noirs, *Ficedula hypoleuca*, la taille du répertoire est corrélée à l'expérience reproductrice, les mâles ayant un répertoire plus important sont préférentiellement choisis comme partenaires sexuels (Lampe & Espmark 1994 ; Catchpole & Slater 2008). Enfin, chez les moineaux Soulcie, *Petronia petronia*, les performances vocales reflètent l'âge ainsi que le succès reproducteur, les « meilleurs » mâles présentent un chant dont la fréquence maximale est élevée (Nemeth et al. 2012). Le chant a également un rôle important au sein des relations sociales et plus particulièrement lors de compétitions entre mâles. En effet, le chant a pour fonction d'informer l'individu récepteur du statut hiérarchique de l'individu émetteur. Chez le junco ardoisé, *Junco hyemalis*, certains éléments de la production vocale ne sont produits que par des individus présentant un rang hiérarchique élevé (Balph 1977). L'amplitude vocale permet de signaler le statut social. Ainsi chez la mésange charbonnière, *Parus major*, une amplitude vocale importante permet de maintenir les mâles intrusifs loin du territoire ce qui n'est pas le cas lorsque cette dernière est plus faible (Ritschard et al. 2012).

Le chant, indispensable dans la communication chez les oiseaux chanteurs, demande un apprentissage précoce. Il existe deux phases dans cette production vocale (Pytte & Suthers 2000) ; la première, nommée « phase de mémorisation » et la

seconde, appelée phase « sensori-motrice ». En premier lieu, les jeunes écoutent et mémorisent les chants des mâles adultes ensuite, ces derniers émettent leurs premières vocalisations. Ces vocalisations sont des sons désordonnés tels le babillage chez les bébés (Brenowitz et al. 1997). Vient ensuite le chant plastique pendant lequel le jeune fait ses premières imitations et apprend les spécificités du chant de son espèce. Pour cela il insère de nouvelles syllabes au sein de sa production vocale. Enfin, la dernière étape consiste en la cristallisation du chant. Ce dernier, à cette étape, est identique à ceux de l'espèce. La durée de ces phases d'acquisition diffère d'une espèce à l'autre mais généralement le chant définitif est appris avant la fin de la première année (Hultsch & Todt 2004, 2004a) (Figure I.3).

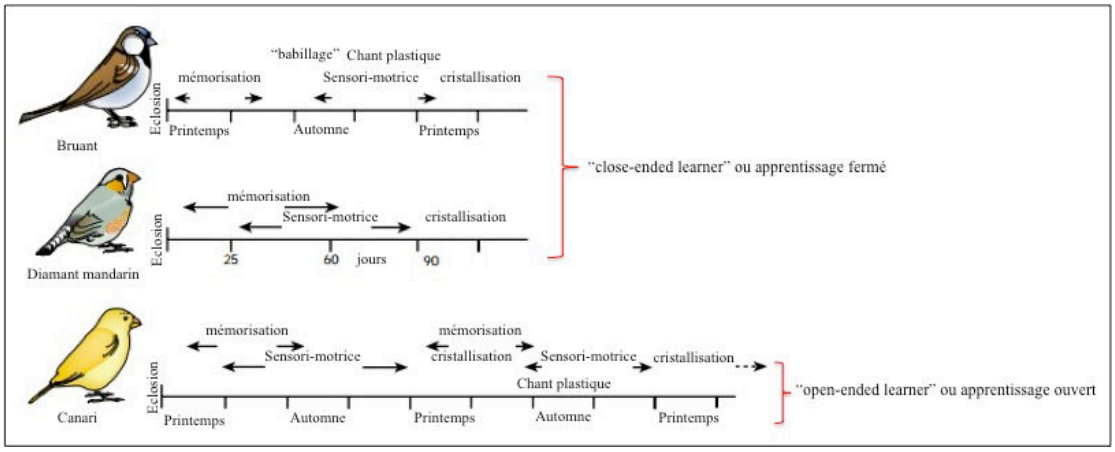


Figure I.3: Modèle de l'apprentissage du chant chez différentes espèces d'oiseaux

L'apprentissage du chant comprend deux phases. La première est « la phase de mémorisation » durant laquelle le jeune écoute et mémorise le chant des adultes. La seconde phase est « la phase sensori-motrice » durant laquelle le jeune produit des vocalisations telles que des « babillages » (subsong). Vient ensuite le chant plastique dans lequel le jeune intègre de nouvelles syllabes et enfin la dernière étape dans l'apprentissage du chant, à savoir « la cristallisation » durant laquelle l'oiseau produit des chants qui sont très proches de la forme adulte dite cristallisée.

L'environnement social est primordial dans l'apprentissage du chant. Les jeunes, selon les espèces, prennent des tuteurs différents. Ces derniers peuvent être le père, cela a été mis en évidence chez les pinsons des Galapagos ou de Darwin, *Geospiza*, (Grant & Grant 1996). Le tuteur peut également être un mâle sans lien de parenté dont le territoire jouxte celui du jeune (Kroodsma 2004). Lorsque les jeunes

sont isolés, le chant produit sera totalement différent (Thorpe 1958 ; Solis & Doupe 1999,) puisque, même si ce dernier contient des éléments fondamentaux propres au chant de l'espèce, il ne sera pas apprécié par les femelles. Les espèces sont dites « open-ended learner » (apprentissage « ouvert ») lorsque les individus peuvent apprendre de nouvelles syllabes et modifier leur chant tout au long de leur vie. Cela a été mis en valeur chez les étourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris*, ou le canari domestique commun, *Serinus canaria*, (Nottebohm & Nottebohm 1978 ; Eens et al. 1992). Il existe également des espèces dites « close-ended learner » (apprentissage fermé) dont les individus, une fois leur chant appris, ne peuvent y intégrer de nouvelles syllabes ou bien le modifier (Brenowitz & Beecher 2005).

La production vocale telle que le chant est essentielle dans la communication. Le chant nécessite des prédispositions génétiques (Marler 1970) mais, sans un apprentissage dans un environnement social, il ne peut jouer pleinement son rôle, à savoir, véhiculer des informations pour permettre aux individus de communiquer et de se reproduire.

2. Présentation de la thèse

2.1. Objectifs

L'influence de l'ontogénèse sur les caractéristiques individuelles telles que la personnalité ou les capacités cognitives des canaris domestiques communs, *Serinus canaria,* a été très peu étudiée. Certes, le chant chez cette espèce a fait l'objet de nombreuses études mais rares sont celles qui se sont intéressées à une influence de certains traits de la personnalité sur cette production vocale. En ce qui concerne l'étude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun, *Serinus canaria,* la littérature est peu fournie. Pour ce qui est de l'étude du statut social, certains travaux, menés à Nanterre (Parisot et al. 2004), donnent des pistes qu'il convenait de suivre pour approfondir nos connaissances chez un oiseau domestique en conditions de laboratoire, lors de deux périodes de l'année : en jours courts et en jours longs. Il est intéressant de noter l'influence du statut social et des expériences précoces de vie sur des caractéristiques individuelles telles que la production vocale, les capacités cognitives et une donnée physiologique telle que le rythme cardiaque.

2.2. Choix de l'espèce

Les caractéristiques individuelles telles que le statut social ou le chant peuvent s'étudier en milieu naturel mais, en ce qui concerne la cognition ou la personnalité, cela ne peut se faire qu'en milieu contrôlé, à savoir en laboratoire. De même, les manipulations des conditions de développement des individus ne peuvent être idoines qu'en milieu contrôlé. Pour toutes ces raisons, l'espèce choisie pour cette étude est une espèce très bien connue et, étant domestiquée depuis de nombreuses années, ses conditions d'élevage et de reproduction sont totalement maîtrisées. L'espèce d'oiseau qui a été choisie pour tester nos hypothèses de travail est le **canari domestique commun, *Serinus canaria***. De nombreuses études se sont intéressées au chant des mâles et ont révélé que certains éléments étaient très réactogènes. Il a également été démontré que les mâles et les femelles étaient capables de discriminer les chants de conspécifiques et qu'ils montraient des préférences pour certains types de chants. Certains travaux ont démontré par ailleurs l'existence d'une influence de l'expérience précoce sur les choix sexuels des femelles. **Néanmoins, peu de travaux ont été réalisés sur la cognition de ces oiseaux et il existe peu de littérature sur leur rythme cardiaque.**

2.3. Présentation de l'espèce

Le canari domestique commun, *Serinus canaria*, fait partie de l'ordre des Passereaux, du sous-ordre des Oscines et de la famille des Fringilidés. Il est granivore et varie son alimentation avec des légumes et des fruits. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel. Les individus mesurent environ 15 cm de haut, 25 cm d'envergure et pèsent entre 18 et 28 g. Le canari domestique est issu de l'espèce sauvage qui vit dans les îles Canaries ainsi qu'aux Açores et à Madère (Figure II.1).



Figure II.1: Aires de répartition du canari sauvage

L'aire de répartition du canari sauvage s'étend des Açores aux îles Canaries y compris Madère.

La souche sauvage possède un plumage marbré de vert et de brun qui lui permet de se confondre dans son environnement naturel.

Il s'agit d'une espèce sociale et monogame. En effet, les travaux de Voigt & Leitner (Voigt & Leitner 1998) et Voigt et al. (Voigt et al. 2003) sur une population de canaris sauvages vivant sur une petite île de l'archipel de Madère ont mis en évidence que les couples étaient socialement et génétiquement monogames. Ces derniers se forment avant la saison de reproduction et se maintiennent durant au moins cette saison. Pour attirer une partenaire, les mâles chantent pendant la saison de reproduction mais également en dehors de cette saison. La qualité du chant d'un mâle durant la saison de non-reproduction pourrait être un indicateur de la qualité de son chant durant la saison de reproduction (Voigt et al. 2003). Les mâles ne sont pas territoriaux mais ils défendent tout de même leur nid. Les nids des différents couples sont espacés de 15 à 30 mètres. C'est la femelle qui construit le nid et couve deux à six œufs, seule, pendant 14 jours (Pomarède 1992). Elle est parfois nourrie par le mâle

pendant la couvaison. Concernant le nourrissage des jeunes, c'est aux deux parents qu'incombe cette tâche. Les individus se nourrissent en bandes mixtes durant les périodes hivernales.

La variabilité génétique de ces populations vivant sur des îles reste comparable à celle d'autres espèces d'oiseaux vivant sur les terres.

Le canari domestique, *Serinus canaria,* a été sélectionné par l'être humain à partir de la souche sauvage. Cette domestication commença au XVème siècle durant laquelle les éleveurs ont sélectionné certaines caractéristiques de l'espèce, les critères de sélection variant d'un pays et d'une époque à l'autre. Les canaris domestiques furent sélectionnés pour des caractéristiques telles que leur chant, leur couleur, leur plumage ou leur forme. Cela a permis l'obtention de plus d'une quarantaine de variétés classées en trois souches : les canaris de forme et de posture, les canaris chanteurs et les canaris domestiques. Les canaris domestiques et les canaris sauvages sont extrêmement proches génétiquement selon une étude de l'ADN mitochondrial (Arnaiz-Villena et al. 1999). La souche domestique présente une grande variabilité génétique et phénotypique. Cependant, au niveau de la production vocale, les chants des canaris domestiques sont différents de ceux de la souche sauvage (Güttinger 1985). Comme chez la plupart des Oscines (oiseaux chanteurs), seul le canari mâle chante.

Pour cette étude, le modèle utilisé est le canari domestique commun. De nombreux travaux ont été réalisés chez le canari domestique commun dans divers domaines. Des études en neurophysiologie se sont intéressées à leur cerveau et ont montré que les noyaux impliqués dans le chant sont de tailles différentes chez les mâles et les femelles (Nottebohm & Arnold 1976 ; Del Negro & Edeline 2001). Selon les saisons, les noyaux du HVC changent de taille chez les mâles. Ces derniers voient leur volume augmenter en période de reproduction et diminuer en photopériode hivernale (Nottebohm et al. 1986). Les parties dextre et senestre du noyau HVC semblent produire des fréquences différentes, des complexités de syllabes différentes et des tempos de syllabes différents (Hallé et al. 2003). Chez la souche domestique la latéralisation de la syrinx est inexistante dans la production du chant comparée à la souche de waterslagers (Suthers et al. 2004).

D'autre part, le chant des mâles a suscité un grand intérêt. En effet, comme pour d'autres espèces d'oiseaux chanteurs, l'apprentissage du chant implique des tuteurs avec lesquels les jeunes grandissent. Ces tuteurs peuvent ainsi être leur père si les petits sont élevés en sa présence ou bien un autre mâle adulte (Waser & Marler 1977). La souche domestique fait partie des espèces à apprentissage de chant ouvert ou « open-ended learner » puisque les oiseaux peuvent intégrer de nouvelles syllabes et modifier leur chant tout au long de leur vie (Nottebohm & Nottebohm 1978). Une signature individuelle a été mise en évidence dans les productions vocales telles que les chants (Lehongre et al. 2008). Cette dernière est la répétition d'une même séquence de cinq phrases dans le répertoire des mâles. Les chants peuvent également posséder une signature de groupe entre les membres d'un même groupe social (Lehongre et al. 2009). Les syllabes des chants émises se situent en général dans des bandes de fréquence comprises entre 0.7 et 8.5 kHz. Des études ont mis en évidence que les mâles étaient capables de discriminer le chant de mâles hétérospécifiques ainsi que le chant de mâle conspécifique (Appeltants et al. 2005 ; Parisot et al. 2002). Cela a également été démontré chez les femelles de canaris domestiques communs, *Serinus canaria,* (Kreutzer & Vallet 1991 ; Draganoiu et al. 2002). Ces dernières sont plus réceptives à un certain type de phrases qui nécessitent chez les mâles, des capacités phonatoires et respiratoires particulières (Suthers et al 2012). Ces phrases, difficiles à produire, sont appelées phrases « A » ou « sexy ». Elles sont composées de syllabes complexes ayant une bande de fréquence de 3 à 4 kHz et étant émises à un tempo minimal de 16 syllabes par seconde (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). Ces phrases sont très réactogènes puisqu'elles seraient un bon indice de la qualité des mâles car, étant proches de la limite de performances vocales des oiseaux, elles sont difficiles à émettre. Les réponses (ou préférences sexuelles) suscitées chez les femelles sont facilement mesurables par l'analyse de leurs cris de contact mais également par l'observation de leurs postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) (King & West 1977 ; Searcy 1992 ; Nagle et al. 2002) (Figure II.2).



Figure II.2: Posture de sollicitation à l'accouplement (PSA) chez la femelle canari

En réponse aux phrases « A » très réactogènes, les femelles se cambrent en mettant la tête en arrière, relèvent leur queue et vibrent des ailes.

Les expériences précoces sont très importantes car elles sont un impact à long terme dans la vie de l'individu. En effet, une femelle ayant une préférence pour un chant va maintenir cette préférence à l'âge adulte (Nagle & Kreutzer 1997 ; Pasteau et al. 2004). Des travaux ont démontré que les expériences reproductrices avaient un impact sur le choix des partenaires et cela, pour les deux sexes (Béguin et al. 2006).

3. Organisation de l'étude

Cette étude comporte quatre chapitres indépendants qui peuvent donc être lus dans un ordre différent de celui proposé.

Chapitre I : Le statut social et le chant chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons au statut social en tenant compte du groupe et des relations hiérarchiques existant entre les différents membres (Bernstein 1881). Dans un premier temps, une expérience pour montrer en quoi le statut social et la familiarité acoustique des congénères sont importants dans le choix de stratégies de

fourragement. Dans un second temps, l'influence du statut social sur des paramètres acoustiques de répertoires vocaux sera mise en évidence et enfin, dans un dernier temps, nous observerons des études de cas rares d'oiseaux produisant des chants inattendus.

Chapitre II : Profils comportementaux ou personnalité chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)

Les résultats du premier chapitre ont mis en exergue l'importance de la plasticité individuelle. Dans ce chapitre, nous nous intéresserons à une autre caractéristique individuelle à savoir la personnalité ou profils comportementaux. Nous étudierons l'impact de l'ontogénèse sur ces différents traits de personnalité et si ces derniers ont une influence sur la production vocale telle que le chant. De plus, la personnalité a été mise en valeur chez les petits mais également chez leurs parents. Nous nous attacherons donc à vérifier si des liens transgénérationnels existent pour cette caractéristique individuelle.

Chapitre III : Capacités cognitives de recherche alimentaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)

Les capacités cognitives sont une caractéristique individuelle importante. Dans ce chapitre, nous étudierons l'influence de la personnalité ou du statut social sur ces dernières. Des facteurs environnementaux et sociaux sont importants dans le choix de stratégies de fourragement (Chapitre I). Il est donc intéressant d'étudier la cognition dans la recherche alimentaire à la lumière des différences inter-individuelles intrinsèques. De plus, nous avons souhaité savoir si ces capacités cognitives avaient une influence sur la production vocale.

Chapitre IV : Etude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)

Le rythme cardiaque est un excellent indice de modifications physiologiques de l'organisme. Ce dernier ayant été très peu étudié chez cette espèce d'oiseaux

chanteurs, nous avons mis en valeur une influence du genre ainsi que du statut social. De plus, il a été démontré que les canaris domestiques communs étaient **capables** de discriminer entre des stimuli hétérospécifiques et des stimulations conspécifiques, mais qu'en est-il physiologiquement ? Nous avons étudié l'impact des stimuli acoustiques sur le rythme cardiaque.

3.1. Sujets et conditions d'élevage

Les canaris domestiques communs, *Serinus canaria,* utilisés dans cette étude sont issus de couples sélectionnés. En effet, les mâles ont été choisis selon leur répertoire vocal et seuls ceux possédant des phrases « A » et, par conséquent supposés de « meilleure qualité » ont été utilisés pour une reproduction contrôlée au sein du laboratoire. Durant le premier cycle, les deux parents étaient présents pour prodiguer les soins aux jeunes et des stimulations acoustiques ont été diffusées dès l'éclosion des petits. Ces diffusions contenaient des chants de mâles très riches en phrases hautement réactogènes (phrases « A ») et en éléments complexes à deux voix (utilisation alternative du côté droit et gauche de la syrinx (Suthers et al. 2012)). Les jeunes ont, par conséquent, été baignés dans un environnement acoustique très riche du fait de diffusions de chants d'excellente qualité des pères mais également du fait de la fréquence des diffusions. Chaque couple avait à sa disposition de la charpie pour la fabrication du nid, de l'eau et de la nourriture *ad libitum*. Deux couples, séparés par une cloison opaque, occupaient une batterie d'élevage (118 × 50 × 50 cm). Ces dernières sont de grandes cages pouvant contenir jusqu'à 6 oiseaux. Lorsque les jeunes sortirent du nid, ils restèrent par fratrie. Le second cycle s'est, quant à lui, déroulé dans une autre pièce avec les mêmes couples mais, cette fois-ci, les pères furent ôtés afin que les jeunes n'entendent aucune stimulation acoustique riche. Afin d'éviter tous biais, ces petits eurent également des diffusions acoustiques mais uniquement composées de chants pauvres sans éléments complexes ni réactogènes. Avec ce protocole expérimental, deux ontogénèses différentes ont été créées. Les conditions d'élevage des jeunes éclos lors du second cycle étaient identiques à celles du premier cycle.

Pour chaque cycle, l'éclosion des individus utilisés dans nos expériences a été attentivement répertoriée afin de connaître exactement les liens de parenté, le contexte

social et acoustique dans lequel ils ont été élevés et les âges respectifs des individus. Ainsi, en photopériode estivale (jours longs : 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité) à une température de 22°C, chaque individu de chaque couvée (composée de 1 à 6 jeunes) vivait avec ses parents dans la même batterie. Seule la condition « élevé avec le père » diffère entre les deux cycles. Tous les couples (n = 13) étaient hébergés au sein de la même pièce, ainsi tous les oiseaux d'un même groupe (parents et jeunes), pouvaient se voir et s'entendre. Dès le sevrage des petits, les parents ont été placés en stabulation tout en conservant les groupes sociaux d'origine.

Lorsque les jeunes mâles ont émis leur première production vocale (à environ 6-7 mois), le sexage avait lieu. Les femelles et les mâles étaient alors séparés dans des batteries unisexes différentes, tout en conservant les fratries, mais restaient dans la même pièce. Tous les six mois, il y avait une alternance des photopériodes estivales (jours longs : 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité) et hivernales (jours courts : 8 heures de lumière et 16 heures d'obscurité) afin de reproduire les conditions naturelles. Tous les animaux ont donc été placés dans des pièces contenant d'autres individus du laboratoire.

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

Chapitre I :

Le statut social et le chant chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)



Expérience 1 : Le statut social et la familiarité acoustique influence le choix de stratégies de fourragement

Résumé

De nombreuses espèces sont capables de discriminer entre des individus familiers et non familiers. La plupart des animaux présentent une préférence pour les individus familiers avec lesquels ils maintiennent une plus grande proximité, engagent moins d'interactions agressives et présentent des comportements de fourragement plus efficaces. Si cela apparaît bien documenté, peu d'informations sont disponibles sur les réactions individuelles face à des congénères familiers / non familiers. En effet, peu d'études ont visé à cerner si les individus dominants et subordonnés allaient réagir différemment à la familiarité. Pour répondre à cette question dans un contexte de fourragement, nous avons utilisé 22 canaris domestiques communs, *Serinus Canaria*. Après avoir évalué les rangs de dominance individuels à l'aide d'un test de compétition alimentaire, les comportements de fourragement des sujets ont été observés dans deux conditions expérimentales en simulant: (i) la présence de mâles familiers (par des diffusions d'enregistrements) ou (ii) des individus non familiers. Aucune différence n'a été constatée entre les individus présentant un haut rang social et ceux présentant un statut hiérarchique inférieur lorsque l'ambiance était non familière. Néanmoins, une différence notable existe lorsque la situation est familière ; **les dominants s'alimentent moins que les subordonnés**. Ces résultats sont discutés au regard des stratégies de fourragement et de l'utilisation de l'information sociale.

Introduction

De nombreuses espèces sont capables de discriminer entre les individus familiers et non familiers. Ces capacités ont été observées chez les mammifères (par exemple, chez les veaux, *Bos taurus,* (Faerevik G et al. 2006), les moutons domestiques, *Ovis aries* (Boissy & Dumont 2002) , les cochons domestiques, *Sus scrofa domesticus,* (McLeman et al. 2005)) , chez les poissons (par exemple chez les guppys, *Poecilia reticulata,* (Morrell et al. 2007), les poissons combattants, *Betta splendens,* (Dzieweczynski et al. 2012), chez les oiseaux (par exemple, chez les poules domestiques, *Gallus domesticus,* (Marin et al. 2001), l'alouette des champs,

Alauda arvensis, (Briefer et al. 2008b), le troglodyte de Caroline, *Thryothorus ludovicianus,* (Hyman 2005)) ou chez les reptiles (par exemple chez les salamandres rayées ou cendrées, *Plethodon cinereus,* (Liebgold & Dible 2011), le lézard Jacky, *Amphibolurus muricatus,* (Van Dyk & Evans 2007))). Par conséquent, la plupart des animaux présentent une préférence pour les individus familiers (mais voir Morrell et al. 2007). Chez les vaches noires japonaises, *Bos taurus,* (Takeda et al. 2000) et les vaches mexicaines, *Bos taurus,* (Murphey 1990 ; Murphey & Duarte 1990) il a été démontré que ces dernières maintiennent une plus grande proximité avec les membres du groupe qu'avec des congénères non familiers. Ceci peut être expliqué par plusieurs facteurs. L'hypothèse émise est que ce comportement est lié à des contacts sociaux (Hauser & Huber-Eicher 2004). En effet, plusieurs études ont démontré que la présence d'un individu familier présenterait un effet apaisant dans des situations suscitant un stress, cela a été mis en valeur chez les génisses, *Bos taurus,* (Boissy A & LeNeindre 1997), les veaux, *Bos taurus,* (Faerevik G et al. 2006) et agneaux, *Ovis aries,* (Porter et al. 2001). A l'inverse, l'introduction d'un animal non familier augmente les comportements agonistiques (Patison et al. 2010). Les animaux sont plus agressifs envers des congénères inconnus qu'envers des individus familiers. Cet effet, connu comme étant le phénomène du « cher ennemi » (Fisher 1954), peut expliquer la préférence pour les individus familiers. Cette capacité à discriminer un voisin d'un étranger, associée à la préférence pour les individus familiers, permet d'éviter des animaux potentiellement agressifs et réduit ainsi les risques de blessures, de perte de temps et d'énergie (Marler & Moore 1988 ; Marler & Moore 1989 ; Jakobsson et al. 1995 ; Brick 1998). Enfin, un autre avantage dans la préférence d'animaux familiers est lié aux stratégies de fourragement. En effet, il a été démontré que les guppys, *Poecilia reticulata,* apprennent plus efficacement les routes de fourragement avec des poissons familiers qu'avec ceux non familiers (Swaney et al. 2001). Chez les salamandres rayées ou cendrées, *Plethodon cinereus,* les adultes et les juvéniles présentent plus de comportements de fourragement lorsqu'ils interagissent avec des congénères familiers (Liebgold & Dible 2011). Les interactions agressives et les activités de fourragement étant incompatibles, préférer un individu familier donnerait l'avantage d'éviter les risques de blessures et favoriserait les comportements de fourragement plus efficaces (Höjesjö et al. 1998 ; Morrell et al. 2007). Cela pourrait expliquer la raison pour laquelle l'association avec des individus familiers conduit souvent à une augmentation de la croissance (par exemple chez les poissons :

le poisson zèbre, *Danio rerio,* (Gerlach et al. 2007), chez les oiseaux : le tarin des aulnes, *Carduelis spinus,* (Senar et al. 1990), chez les amphibiens : les salamandres rayées ou cendrées, *Plethodon cinereus,* (Liebgold & Cabe 2008), chez les mammifères : la souris glaneuse, *Mus spicilegus,* et la souris grise commune, *Mus musculus,* (Szenczi et al. 2012)).

Si les relations entre la familiarité et la proximité, l'agressivité ou le fourragement ont été bien étudiées, les réactions individuelles face à la familiarité des congénères ont reçu moins d'attention. En particulier, peu d'études ont démontré si les dominants et les subordonnés allaient réagir différemment à la familiarité. Tierney et al. (Tierney et al. 2013) ont montré que les écrevisses de Louisiane, *Procambarus clarkii,* des deux sexes, présentant un rang social inférieur, passent plus de temps à proximité de congénères non familiers que familiers. Ils ont également constaté que les femelles dominantes préféraient des congénères familiers tandis que les mâles dominants ne présentaient aucune préférence. A l'inverse, Van der Velden et al. (Van der Velden et al. 2008) ont démontré que les écrevisses de Murray ou Yabby subordonnées, *Cherax destructor,* préfèraient des individus familiers mais n'ont pas fourni de résultats concernant les dominants. Ainsi, des données sont nécessaires pour cerner les effets possibles du statut social sur les réactions à la familiarité, en particulier dans des contextes agonistiques et de fourragement. Dans cette étude, nous avons abordé cette question, à savoir si les individus de rang social élevé et ceux de statut hiérarchique inférieur présenteraient des comportements de fourragement différents en présence de congénères familiers / non familiers.

Pour répondre à cette problématique, nous avons utilisé comme modèle les canaris domestiques communs, *Serinus canaria,* ces derniers étant des animaux sociaux qui développent des relations hiérarchiques entre les membres du groupe (Parisot et al. 2004 ; Parisot et al. 2005). Ces statuts hiérarchiques peuvent être étudiés de différentes façons: (i) par l'observation des interactions physiques lors des compétitions alimentaires (Parisot et al. 2004 ; Parisot et al. 2005 ; Amy & Leboucher 2007) ou (ii) en utilisant les interactions vocales (Leboucher & Pallot 2004 ; Amy et al. 2008). En outre, chez les canaris domestiques femelles, les individus dominants et subordonnés semblent utiliser différentes stratégies de fourragement. En effet, les femelles dominantes sont plus exploratrices et cherchent par elles-mêmes leur

nourriture, contrairement aux subordonnés (Parisot et al. 2004). Enfin, il a été démontré que ces oiseaux utilisent l'information sociale (Amy & Leboucher 2007 ; Amy et al. 2008) et peuvent adapter leurs comportements à la présence d'autrui (Ung et al. 2011). Ainsi, il est probable que les canaris domestiques adaptent à la fois leurs stratégies de fourragement selon leur propre statut social et selon ceux des congénères présents dans le voisinage.

Comme cela a été démontré chez les salamandres rayées ou cendrées, *Plethodon cinereus,* (Liebgold & Dible 2011), nous nous attendons à ce que les canaris, indépendamment de leur rang social, fourragent plus (i.e. venir plus rapidement pour s'alimenter et se nourrir de façon plus conséquente) en présence d'animaux familiers. De plus, les individus dominants, du fait de leur statut social, sont plus enclin à combattre et monopoliser les ressources (Drews 1993) on s'attend donc à ce qu'ils fourragent plus que les subordonnés.

Pour tester ces prédictions, nous avons évalué, dans un premier temps, le statut hiérarchique des canaris domestiques mâles. Dans un second temps, nous avons observé leurs comportements de fourragement dans deux conditions expérimentales en simulant: **(i) la présence de mâles familiers ou (ii) des individus non familiers (par des diffusions d'enregistrements).**

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

22 canaris domestiques communs mâles adultes, naïfs aux procédures expérimentales, ont été choisis parmi l'élevage du laboratoire LECC (Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées). Au cours de la première étape de l'expérience, (i.e. lorsque nous avons déterminé le statut social des oiseaux), les animaux ont été logés dans des conditions contrôlées (température de 21 ± 2 ° C) dans des batteries d'élevage (118 x 50 x 50 cm) avec un maximum de 6 oiseaux par batteries. Ensuite, ils ont été placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) pour les familiariser avec l'étape suivante du protocole expérimental. Tout au long de ces expériences, les

animaux ont été maintenus dans une photopériode estivale (jours longs) (16 heures de lumière et 8 heures de nuit) et ont eu de l'eau, pâtée aux œufs et graines *ad libitum*.

- Protocole expérimental

Expérience 1 : statut social

Pour déterminer le statut hiérarchique de chaque oiseau, des tests ont été effectués à deux reprises dans un intervalle d'une journée. Après deux heures de privation alimentaire, de la pâtée aux oeufs et 5 grammes de pomme ont été placés dans la batterie d'élevage. Les animaux ont été observés durant 15 minutes. Quatre items ont été mesurés: le nombre d'accès et le rang d'accès à la mangeoire, le temps passé à s'alimenter et le nombre d'interactions agonistiques gagnées (attaques et menaces) (Parisot et al. 2004).

Expérience 2 : Comportements de fourragement dans un contexte acoustique familier/non familier

La présence de congénères familiers / non familiers a été simulée en diffusant des ambiances acoustiques précédemment enregistrées. L'ambiance sonore familière a été enregistrée dans la salle hébergeant des mâles familiers pour nos sujets. Pour ce faire, un enregistreur PMD670 Marantz (D & M Holdings Inc., Shirakawa , Japon) a été placé à 1,5 mètre des batteries. Les enregistrements ont commencé à 9 heures et se sont arrêtés à 13 heures (lorsque les activités et interactions vocales sont importantes). 22 échantillons (5 minutes chacun) ont été extraits de cet enregistrement (Figure I.1). Chaque échantillon contenait des sons habituels tels que les cris d'appel et les trilles (Mulligan 1966) principalement recouverts par les productions vocales telles que les chants de plusieurs mâles. Les ambiances acoustiques non familières ont été obtenues, en utilisant le même protocole expérimental, dans une salle abritant des mâles inconnus pour nos sujets. Pour vérifier l'homogénéité de nos 44 échantillons, l'amplitude maximale a été mesurée toutes les 20 secondes en utilisant un logiciel Avisoft - SasLab, v.3.74 (Bioacoustics Avisoft , Berlin, Allemagne). La moyenne de ces mesures a fourni une valeur pour chaque échantillon. Un t-test a été effectué pour comparer les échantillons familiers et non familiers (les données étaient normales :

Shapiro-Wilk essai p = 0,65). Ce test n'a révélé aucune différence entre les groupes (t = 0,29 ; p = 0,77 ; n = 44). Pour un double contrôle, les échantillons ont également été écoutés par des chercheurs naïfs spécialisés dans le chant de canaris. Ils ne pouvaient pas faire la différence entre les ambiances familières / non familières.

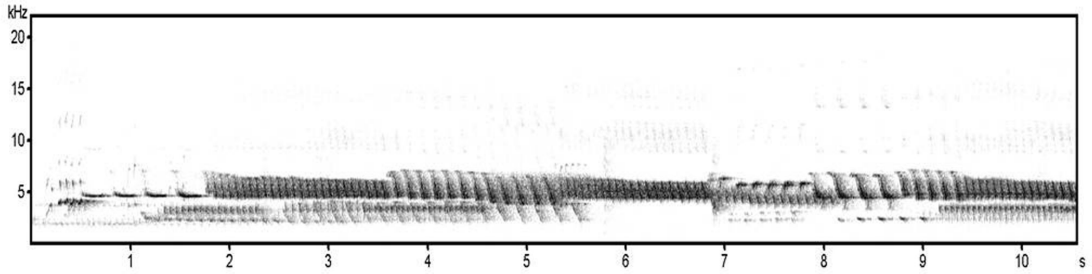


Figure I.1: Exemple d'échantillon utilisé comme ambiance familière

Le spectrogramme présenté correspond à une ambiance familière. Cette ambiance acoustique familière a été enregistrée dans la pièce hébergeant des mâles familiers pour les sujets de cette étude et l'ambiance acoustique non familière a été enregistrée dans une pièce hébergeant des mâles inconnus. Chaque échantillon contenait des sons habituels tels que les cris d'appel et les trilles principalement couverts par les chants de plusieurs mâles.

Avant le début du test, les animaux ont été privés de nourriture durant 2 heures. Ils ont ensuite été placés dans la salle d'expérimentation dans leur cage individuelle. Après une période de 10 minutes de familiarisation, l'expérience a commencé: la nourriture appétente (pâtée aux oeufs et 5 grammes de pomme) a été placée dans la cage individuelle et une ambiance sonore a été diffusée à l'aide d'un Archos Gmini XS 100 (Archos Inc., Igny, France) relié à un haut-parleur Sony SRS-A35 (Sony Electronics Inc., Foster City, USA). Toutes les ambiances ont été diffusées à un volume naturel de 65 dB (contrôlé à l'aide d'un sonomètre: RO 1350, Rotronic Ltd, Crawley, Royaume-Uni). Pendant cinq minutes, la latence pour aller se nourrir et le temps passé à s'alimenter ont été mesurés. Les expériences ont été effectuées à deux reprises dans un intervalle d'une journée. L'ambiance familière a été diffusée sur une journée; l'ambiance non familière a été diffusée sur l'autre journée. L'ordre de présentation a été équilibré entre les sujets.

Analyses statistiques

Dans un premier temps, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée en utilisant les quatre items mesurés lors des tests de compétition alimentaire. Une variable synthétique de dominance a été fournie pour chaque animal. Ainsi, dans chaque batterie d'élevage, les animaux pouvaient être classés comme étant dominants ou subordonnés. Dans un second temps, deux modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont été effectués à l'aide de Student-Newman-Keuls comme tests *post-hoc*. Le GLMM n°1 a: (i) la latence pour aller se nourrir comme variable dépendante, (ii) les conditions expérimentales (i.e. dominance et contextes acoustiques: ambiance familière / non familière) et le statut social (i.e. dominant ou subordonné), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire pour prendre en compte les mesures répétées. Le GLMM n ° 2 était similaire mais réalisé sur le temps passé à s'alimenter. Nous avons utilisé R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche) pour toutes les analyses statistiques.

Résultats

L'ACP que nous avons effectuée sur les comportements des mâles présente deux dimensions principales. Le premier axe permet d'expliquer 65.15% de la variance (valeur propre: 1,95) et regroupe les comportements de fourragement (vecteurs propres: le temps passé sur la mangeoire: 0.99, le temps passé à s'alimenter: 0.99). Le deuxième axe permet d'expliquer 33,33% de la variance (valeur propre: 0,99) et correspond à la latence pour accéder à la nourriture.

Lors de la première expérience (i.e évaluation des rangs sociaux), nous avions accès à la latence pour aller se nourrir et le temps passé à s'alimenter. Les données n'étant pas toujours normalement distribuées (test Shapiro-Wilk: $p < 0,05$ pour la latence et $p = 0,55$ pour le temps passé à s'alimenter), les t-tests et des tests de sommes des rangs de Mann-Whitney ont été effectués pour comparer les individus présentant un haut rang hiérarchique et ceux présentant un statut social inférieur. Les dominants ne sont pas arrivés plus rapidement sur la mangeoire que les subordonnés ($u = 32$; $p = 0,066$; $n = 22$), mais ont passé plus de temps à s'alimenter ($t = 5,44$; $p < 0,001$; $n = 22$) (Figure I.2).

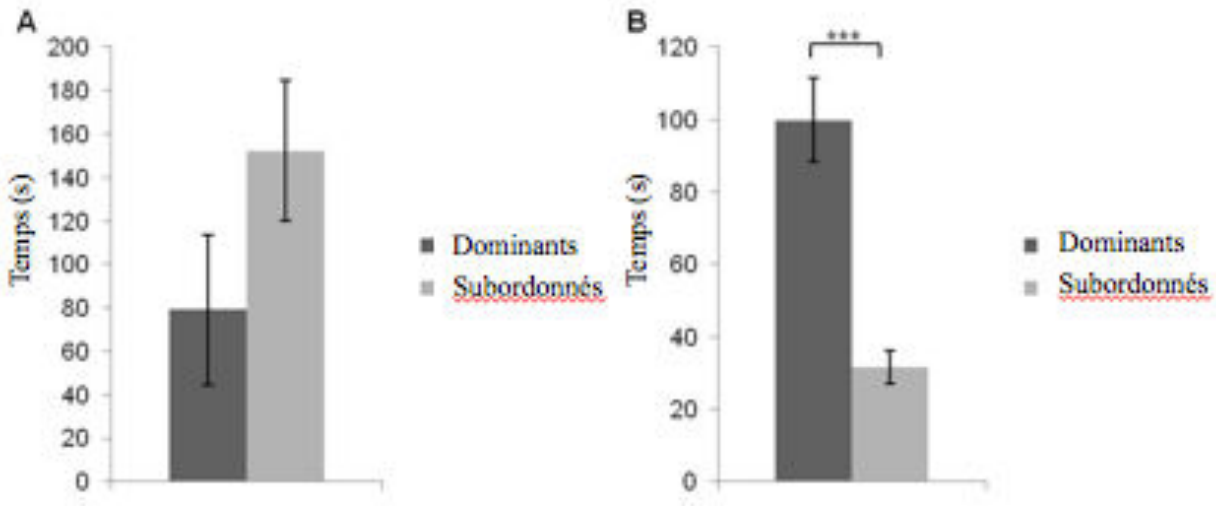


Figure I.2: Latence pour aller se nourrir (A) et le temps passé à s'alimenter (B) durant l'évaluation de la hiérarchie (Expérience 1)

La latence des mâles pour aller se nourrir et le temps passé à s'alimenter durant le test de compétition alimentaire. Les données ne sont pas toujours normalement distribuées (test Shapiro-Wilk: $p < 0,05$ pour la latence et $p = 0,55$ pour le temps passé à s'alimenter), les t-tests et des tests de sommes des rangs de Mann-Whitney ont été effectués pour comparer les dominants et les subordonnés. *** $P < 0,001$.

Le GLMM n°1 a mis en évidence plusieurs différences concernant la latence pour aller se nourrir ($n = 22$ pour tous les résultats présentés ci-dessous). Globalement, le statut social (i.e. dominant / subordonné) et la situation (i.e. familière / non familière) ont un effet sur la latence pour aller se nourrir. Contrairement à ce qui a été observé lors de la compétition alimentaire (Expérience 1), les dominants ont pris plus de temps pour aller se nourrir que les subordonnés (toutes situations confondues: $q = 2,16$; $p = 0,03$). De plus, les oiseaux ont mis plus de temps pour commencer à s'alimenter dans une ambiance familière que dans une ambiance non familière ($q = 8,19$; $p < 0,001$). Plus en détails, les individus présentant un haut rang hiérarchique ne se nourrissent pas plus rapidement que ceux présentant un statut social inférieur durant les deux ambiances ; familière ($q = 1,27$; $p = 0,20$) et non familière malgré une tendance ($q = 1,91$; $p = 0,055$). Enfin, les oiseaux dominants ne viennent pas plus rapidement s'alimenter lorsque l'ambiance est familière que lorsqu'elle est non familière ($q = 0,97$; $p = 0,32$) alors que les subordonnés viennent s'aliment plus rapidement lorsque l'ambiance est non familière ($q = 2,02$; $p = 0,042$) (Figure I.3).

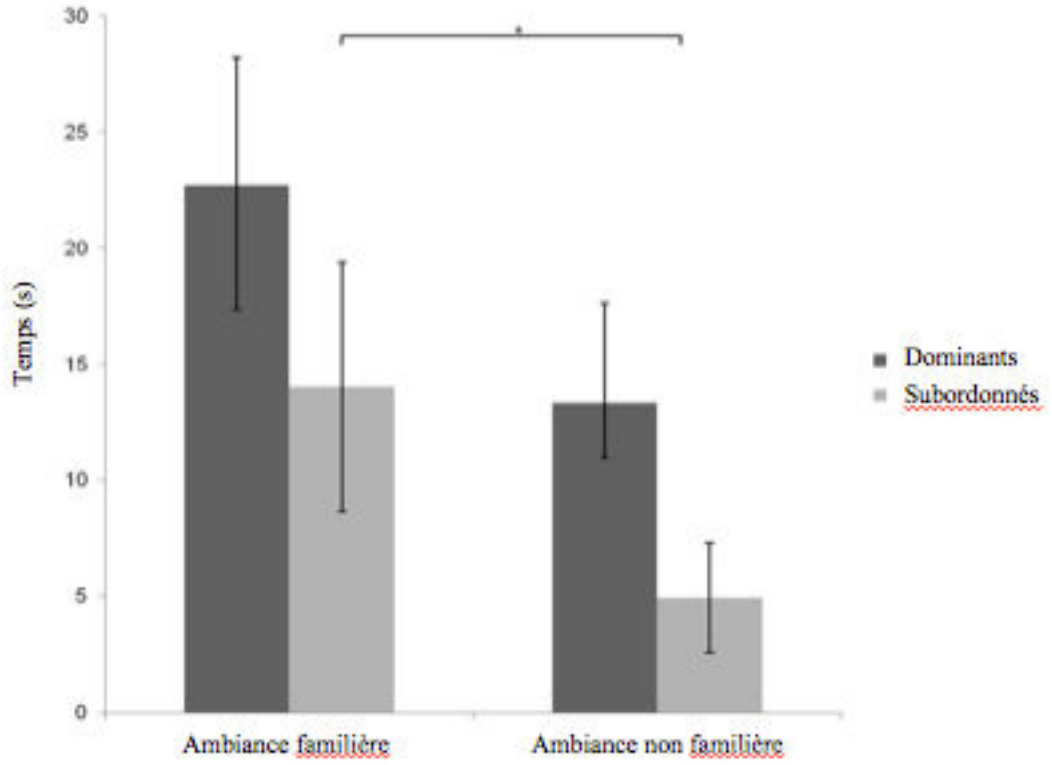


Figure I.3: Latence pour aller se nourrir en fonction du statut social (i.e. dominant/subordonné) et des contextes acoustiques (i.e. familier/non familier)

Les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont (i) la latence pour aller se nourrir comme variable dépendante, (ii) les conditions expérimentales (i.e. la dominance et les contextes acoustique: familiers / non familier) et le statut social (i.e. dominant ou subordonné), en effets fixes, (iii) les sujets comme effet aléatoire pour prendre en compte les mesures répétées. Student-Newman-Keuls comme tests *post-hoc*. * P <0,05.

Le GLMM n°2 a mis en évidence plusieurs différences concernant le temps passé à s'alimenter (n = 22 pour tous les résultats présentés ci-dessous). Globalement, le statut social (i.e. dominant / subordonné) et la situation (i.e. familière / non familière) ont un effet sur le temps passé à s'alimenter. Contrairement à ce qui a été observé lors de la compétition alimentaire (Expérience 1), les dominants passent moins de temps à s'alimenter que des subordonnés (toutes les situations confondues: $q = 2,22$; $p = 0,026$). De plus, les oiseaux passent plus de temps à se nourrir dans une ambiance familière que dans une ambiance non familière (tous les oiseaux ensembles: $q = 3,56$; $p < 0,001$). Plus en détails, les individus présentant un statut social élevé

passent moins de temps à s'alimenter que ceux présentant un rang hiérarchique inférieur lorsque l'ambiance est familière (q = 2,03 ; p = 0,041) mais cela ne s'observe pas quand l'ambiance est non familière (q = 0,82 ; p = 0,40). Enfin, les oiseaux, dominants et subordonnés, se nourrissent de façon plus conséquente lorsque l'ambiance est familière que lorsque cette dernière est non familière (q = 2,31 ; p = 0,02 pour les dominants et q = 2,77 ; p = 0,005 pour les subordonnés) (Figure I.4).

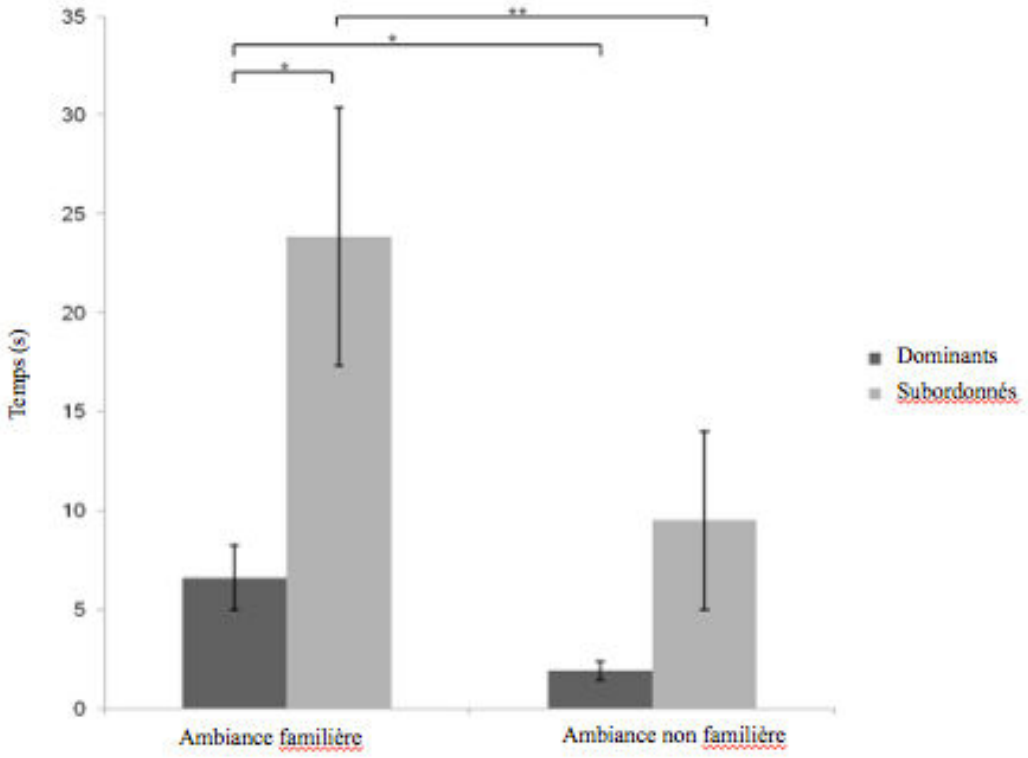


Figure I.4: Temps passé à s'alimenter en fonction du statut social (i.e. dominant/subordonné) et des contextes acoustiques (i.e. familier/non familier)

Les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont (i) le temps passé à s'alimenter comme variable dépendante, (ii) les conditions expérimentales (i.e. la dominance et les contextes acoustique: familiers / non familier) et le statut social (i.e. dominant ou subordonné), en effets fixes, (iii) les sujets comme effet aléatoire pour prendre en compte les mesures répétées. Student-Newman-Keuls comme tests *post-hoc*. * P <0,05 et ** p <0,01.

Discussion

L'objectif de cette étude était d'étudier les effets possibles du statut social sur les réactions à la familiarité dans un contexte de fourragement. Le premier résultat démontre que les canaris sont **capables** de discriminer entre les ambiances familières / non familières puisque les oiseaux (tous rangs hiérarchiques confondus) sont arrivés plus tardivement sur la mangeoire et ont passé plus de temps à s'alimenter lorsque l'ambiance était familière que lorsque cette dernière était non familière. Comme nous avons utilisé un protocole équilibré, contrôlé la similarité de nos enregistrements et avons utilisé une procédure expérimentale évitant les agressions physiques pouvant biaiser la motivation de l'individu pour aller s'alimenter, il est peu probable que ces résultats puissent être expliqués par des biais expérimentaux. En conformité avec nos prédictions, les oiseaux s'alimentent plus dans un contexte familier. Ce résultat est similaire à ceux observés chez les salamandres rayées ou cendrées, *Plethodon cinereus,* (Liebgold & Dible 2011) ou chez les canaris, *Serinus canarius,* (Cadieu et al. 1995) et peut s'expliquer par divers facteurs. Comparée à l'ambiance non familière, l'ambiance familière pourrait être moins stressante (Boissy A & LeNeindre 1997 ; Porter et al. 2001 ; Faerevik G et al. 2006), et représenter une plus faible probabilité de rencontrer un individu inconnu et potentiellement agressif (phénomène du « cher ennemi »: (Fisher 1954 ; Patison et al. 2010).

Au regard de ces deux phénomènes, l'ambiance familière pourrait être un environnement plus rassurant. Dans notre protocole, les oiseaux ont dû prendre la nourriture au fond des mangeoires ce qui les a gênés dans la prise d'informations sur l'environnement autour d'eux. Ainsi, il semble cohérent que les oiseaux aient pris plus de temps à s'alimenter dans une ambiance familière plus rassurante. Si ce résultat est conforme à nos prédictions, cela n'est pas le cas pour le temps de latence avant de s'alimenter. En effet, les oiseaux sont arrivés sur la mangeoire et s'alimentaient plus tard lorsque l'ambiance était familière. Nous proposons deux hypothèses pour expliquer ce résultat. Tout d'abord, dans l'ambiance familière nos sujets auraient passé plus de temps à tenter d'entrer en contact avec leurs congénères connus que de s'alimenter [données non publiées]. Malheureusement, nous n'avons pu mesurer ni le nombre ni le type de cris émis par les oiseaux pendant l'expérience. Ensuite, la compétition pour la nourriture pourrait être plus intense avec des animaux non

familiers. Ainsi, une stratégie de fourragement efficace serait de monopoliser rapidement les ressources (c'est à dire avant les concurrents) ce qui expliquerait pourquoi les canaris sont venus plus vite lorsque l'ambiance était non familière.

En ce qui concerne les différences entre les dominants et les subordonnés, nous nous attendions à ce que les individus présentant un haut rang hiérarchique viennent plus rapidement et se nourrissent de façon plus conséquente que les individus présentant un statut social inférieur comme cela a été démontré dans l'étude de Parisot et al. (Parisot et al. 2004). En effet, le risque de blessure est moindre en ce qui concerne les dominants puisqu'ils sont, par définition, meilleurs dans les intéractions agonistiques et dans la monopolisation des ressources (Drews 1993). Contrairement à nos prédictions, les individus dominants sont arrivés plus tardivement et ingéraient moins de nourriture que les individus subordonnés. **Une hypothèse pour expliquer ce résultat est liée à un trait de personnalité** : si les subordonnés étaient plus téméraires et explorateurs que les dominants, ils fourrageraient plus efficacement. Cependant, les dominants sont des explorateurs généralement plus rapides et plus téméraires que les subordonnés (comme cela a été démontré chez les mésanges charbonnières, *Parus major,* (Verbeek et al. 1999) et chez les canaris domestiques (Parisot et al. 2004)). Les différentes stratégies alimentaires utilisées par les dominants et les subordonnés pourraient expliquer également ce résultat. Chez les juncos ardoisés, *Junco hyemalis*, les oiseaux présentant un haut rang social suivent ceux de statut hiérarchique inférieur et engagent plus de fourragement social que les individus subordonnés qui se nourrissent seuls (Caraco et al. 1989). Ainsi, contrairement aux subordonnés, **les canaris présentant un haut rang hiérarchique pourraient avoir besoin d'un contact social complet (acoustique, visuel et physique) pour se nourrir** comme cela a été mis en évidence chez les poules domestiques, *Gallus domesticus,* (Tolman 1964). De même, dans la recherche de nourriture, les individus subordonnés sont souvent considérés comme étant des chapardeurs et les animaux dominants comme des producteurs (Barta & Giraldeau 1998 ; Parisot et al. 2004 ; Beauchamps 2008 ; Kurvers et al. 2010). Dans notre étude, il est possible que les subordonnés les plus opportunistes (Lendvai et al. 2006) aient profité de l'absence de contacts physiques pour obtenir un accès libre à la ressource alimentaire alors que les dominants pourraient avoir moins de motivation puisqu'ils ont accès à la nourriture à leur guise, même en présence de congénères.

Un autre résultat intéressant réside dans la comparaison entre la compétition pour la ressource alimentaire et l'expérience. Au cours de la compétition alimentaire, les dominants ne sont pas arrivés plus rapidement que les subordonnés mais étaient capables de monopoliser la ressource alimentaire plus longtemps puisqu'ils ont passé plus de temps à s'alimenter. Ce résultat aurait pu être attendu puisque nous avons pris en compte ces deux variables dans l'ACP afin de déterminer quel individu est dominant et lequel est subordonné. Ce qui est intéressant c'est que, pendant l'expérience, contrairement à ce que nous avons constaté au cours de la compétition alimentaire, les individus dominants sont arrivés plus tardivement et consommaient moins de nourriture que les individus subordonnés. Encore une fois, cela peut s'expliquer par la personnalité : si les dominants étaient plus timides que les subordonnés. Mais cela ne s'observe pas (Parisot et al. 2004). Une autre explication pourrait être liée à l'information sociale (Danchin et al. 2004 ; Bonnie & Earley 2007) et à la réputation (Mouterde et al. 2012). Cette différence de comportement entre la compétition alimentaire et l'expérience pourrait être un effet d'audience (McGregor & Peake 2000 ; Doutrelant et al. 2001 ; Matos & Schlupp 2005): au cours de la compétition alimentaire, l'arrivée rapide sur la mangeoire et la consommation plus importante de la ressource pourrait ne pas être seulement liées à la motivation de se sustenter, mais également pour affirmer son rang social.

Enfin, en ce qui concerne l'interaction entre la dominance et la familiarité, il n'y a pas de différence entre les animaux présentant un haut rang hiérarchique et ceux présentant un statut social inférieur lorsque l'ambiance est non familière. **Cela, associé au fait que, dans cette condition, les oiseaux passent très peu de temps à s'alimenter**, suggère que l'ambiance non familière était trop stressante ou qu'elle représentait un environnement trop risqué pour s'alimenter. Cela pourrait être un effet plancher, mais reste compatible avec Cadieu et al. (Cadieu et al. 1995) qui ont constaté que les jeunes canaris ingèrent plus de graines en présence de leur père qu'en présence d'un oiseau inconnu. Cela pourrait également s'expliquer par le fait que cette ambiance non familière soit « intéressante » car riche en informations sociales. En effet, les individus pourraient être plus enclin à analyser ce qu'ils entendent, puisqu'ils s'agit d'individus inconnus, qu'à s'alimenter. En effet, contrairement à la situation non familière, il y avait une différence entre les dominants et les subordonnés dans la situation familière: les dominants et les subordonnés sont arrivés

en même temps sur la mangeoire mais les dominants ont ingéré moins de nourriture. Encore une fois, cela peut s'expliquer par le fait que les subordonnés aient utilisé une stratégie plus opportuniste et se sont alimentés autant que possible (Lendvai et al. 2006) tandis que les dominants pourraient avoir accordé plus d'attention aux signaux sociaux.

Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la familiarité peut être traitée différemment par les dominants et les subordonnés. Cependant, il semble que l'ambiance non familière soit trop stressante ou restrictive pour souligner cette différence, contrairement à l'ambiance familière. D'autres investigations devraient se concentrer sur les causes de cette différence entre les dominants et les subordonnés. Ces causes pouvent être liées à l'incertitude de l'environnement, au risque de rencontrer des individus potentiellement agressifs ou à des stratégies différentes en prenant en compte l'environnement social.

Expérience 2 : Influence du statut social sur le répertoire vocal

Au vu des résultats obtenus dans la première expérience, le statut social et l'environnement acoustique ainsi que sa familiarité sont des facteurs importants dans la prise de décision des individus. La production vocale est donc indispensable dans la transmission des informations. Cette nouvelle expérience tente de mettre en évidence un lien entre le statut social et la production vocale telle que le chant et l'influence de l'ontogénèse ou de l'environnement acoustique durant la phase de développement des jeunes sur la production vocale telle que le chant.

Résumé

La communication est un moyen d'échange d'informations entre les individus d'une même espèce. Chez les oiseaux chanteurs (Oscines) cela passe par la production vocale telle que le chant. Chez le canari domestique, des phrases fortement réactogènes provoquant une posture de solicitation à l'accouplement (PSA) chez les femelles ont été mises en évidence. Ces dernières sont appelées phrases « A » et sont difficiles à produire. Les individus possédant les capacités respiratoires et phonatoires pour les émettre présentent un haut statut hiérarchique. Quels paramètres acoustiques

de ces phrases particulières sont associées au statut social ? Pour répondre à cette question un échantillon de canaris domestiques communs mâles a été enregistré et leur production vocale analysée. Les résultats obtenus mettent en évidence que la taille du répertoire mais également la durée des chants sont révélateurs du rang social des individus. **La durée des phrases « A » ainsi que le temps qui leur est consacré durant la production vocale sont des éléments clés caractérisant la dominance**. Ces résultats sont en accord avec des études antérieures chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs.

Introduction

La communication est un moyen d'échange d'informations entre les individus d'une même espèce. Cette dernière est intra-spécifique puisqu'elle nécessite que l'émetteur code l'information à transmettre puis que le récepteur du message soit capable de la décoder grâce à des organes et des mécanismes physiologiques propres à l'espèce. Il existe différents canaux de communication puisque les signaux peuvent être olfactifs, visuels, chimiques, électriques ou encore acoustiques.

Le canal auditif est très important chez les oscines qui utilisent le chant comme moyen de communication. Pour cela, ils utilisent leur organe vocal très complexe, leur syrinx. Le chant présente un déterminisme génétique puisque, pour l'émettre, l'individu doit avoir recours à des caractéristiques intrinsèques propres à l'espèce. Mais ce dernier ne peut être totalement efficace que si un apprentissage a été effectué. Certaines espèces présentent des chants relativement courts et présentant peu de différences inter-individelles. Cela a été mis en évidence chez le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* tandis que d'autres, telle que le canari domestique, présentent des chants à variabilité très importante d'un individu à l'autre. Chaque oiseau possède une production vocale telle que le chant qui lui est propre puisque ce dernier véhicule des informations le caractérisant. Il existe des signatures vocales individuelles (Lehongre et al. 2008).

Les productions vocales telles que le chant ont plusieurs fonctions, elles peuvent jouer un rôle social, sexuel, ou encore territorial. Chez le canari domestique, les phrases fortement réactogènes provoquant une posture de sollicitation à

l'accouplement (PSA) chez les femelles ont été mises en évidence. Il s'agit des phrases « A » qui sont composées de syllabes bipartites (deux notes simultanées), stéréotypées et répétées sur un tempo élevé avec un fort empan fréquentiel (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al.1998). La large bande de fréquence exploitée dans le cas des phrases « A » implique que l'oiseau utilise les muscles des deux côtés de sa syrinx. Le tempo élevé de ces phrases, quant à lui, contraint l'individu à avoir recours à des mécanismes physiologiques particuliers et subtils tels que les « minirespirations » (« minibreaths ») qui sont de très courtes respirations prises entre deux éléments du chant (Suthers et al. 2012). Pour ces différentes raisons, les phrases « A » sont difficiles à produire et demandent des capacités phonatoires et respiratoires particulières, surtout des coordinations motrices très subtiles entre la région céphalique, la syrinx et la musculature abdominale. Ce type de phrases est, par ailleurs, rare puisqu'il existe généralement une corrélation négative chez les oiseaux entre la capacité à émettre des phrases avec un tempo élevé et la capacité à produire des chants sur une large bande de fréquence (Podos 1997).

Bien que le chant réponde à des fonctions nécessaires à la survie de l'oiseau dans son environnement, il représente un coût énergétique et augmente le risque de prédation. Ce coût n'est pas le même selon la situation dans laquelle se trouve l'oiseau: quantité de ressources alimentaires disponibles, risque de prédation plus ou moins important (Ward et al. 2003).

Un individu produisant différents types de phrases complexes nécessitant, par conséquent, des coordinations motrices fines est généralement un oiseau en bonne condition physique puisqu'il peut investir une quantité importante d'énergie dans la production vocale telle que le chant. De plus, un oiseau produisant un chant complexe ne peut l'émettre que s'il a eu accès à une nourriture riche et en quantité suffisante. Par conséquent, les caractéristiques d'un chant sont pour les femelles un indicateur fiable de la valeur adaptative (fitness) d'un individu, il s'agit alors d'un signal honnête qui peut se définir comme étant un un indicateur fiable de l'état général de l'individu (Gil & Gahr 2002 ; Suthers et al. 2012).

Les productions vocales telles que les chants peuvent être révélatrices du statut hiérarchique des individus (Ligon & Ligon 1982 ; Tanzarella 2006). Pour maintenir une organisation au sein des groupes, les espèces sociales présentent souvent une

hiérarchie. Lors de sa mise en place, les interactions agonistiques sont nombreuses mais, dès que cette dernière est établie, elle permet d'éviter les conflits et par conséquent les risques de blessures. C'est là l'un de ses rôles principal. La hiérarchie implique que chaque individu d'un groupe possède un statut social particulier, dominant, intermédiaire ou subordonné. Cette caractéristique individuelle influe sur le comportement des individus (Hoeschele et al. 2010). Les comportements, en particulier agressifs, et les budget-temps par rapport aux ressources des dominants et des dominés diffèrent (Drews 1993). Un statut social élevé confère plusieurs avantages, tels qu'un accès prioritaire à une ressource alimentaire, ainsi qu'aux partenaires sexuels chez certaines espèces. Les femelles peuvent choisir préférentiellement des mâles dominants pour la reproduction car elles assurent également un apport nutritionnel suffisant et de bonne qualité pour leurs petits améliorant ainsi leur taux de survie (Spencer et al. 2004).

Chez le canari domestique, il existe une hiérarchie dans laquelle les dominants ont un meilleur accès à la nourriture que les subordonnés. De plus, des expérimentations suggèrent que le succès reproducteur des mâles présentant un haut rang social est supérieur à celui des mâles de statut inférieur (Parisot et al. 2004).

Pour cette expérience, nous allons nous intéresser aux liens entre les paramètres acoustiques du chant et le statut social chez le canari domestique grâce à des enregistrements sonores et à l'évaluation de la hiérarchie au sein des groupes d'oiseaux.

Il a déjà été mis en évidence que certains individus recouvrent le chant de leurs congénères par leur propre production vocale, il s'agit de « l'overlapping » qui est un signal agressif (Dabelsteen & Pedersen 1997). Lors de ces duels vocaux, le mâle ayant produit la dernière note est considéré comme étant le vainqueur et il s'agit le plus souvent d'un individu présentant un rang hiérarchique élevé (Naguib 1999). Par conséquent, l'une de nos prédictions sera que les dominants sont capables d'émettre des chants de plus longue durée que les subordonnés afin de pouvoir gagner plus facilement dans ce type de duels vocaux.

Les femelles utilisent le statut social des mâles comme paramètre dans le choix de leur partenaire sexuel et s'accouplent préférentiellement avec des individus

présentant un haut rang hiérarchique (Parisot et al. 2004). Ces derniers émettant des phrases complexes, comportant des syllabes bipartites, avec un tempo rapide et exploitant une large bande de fréquence. Cela explique que les phrases « A » caractérisées par ces différents paramètres acoustiques soient des phrases hautement appréciées par les femelles (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). Nous tenterons de mettre en évidence les paramètres acoustiques de la phrase « A » qui sont associés au statut social (tempo, empan fréquentiel, durée...).

Enfin, chez de nombreuses espèces, les femelles s'accouplent avec des mâles possédant un répertoire de chant varié, comportant de nombreuses phrases. Par conséquent, notre dernière hypothèse sera que les mâles dominants ont plus de phrases à leur répertoire que les subordonnés.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

Le modèle utilisé pour cette experience est le canari domestique commun. Contrairement à d'autres espèces, telles que le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* dont les chants sont plutôt courts et stéréotypés, le canari présente des chants longs, complexes et variables. Cette espèce a, par conséquent, été choisie pour étudier le lien entre le répertoire de chant et le statut social.

Pour nos expériences, 14 canaris domestiques mâles, nés en 2010 dans le laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC), sont utilisés. **Ils ont été élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage. Les jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles (phases de mémorisation et sensori-motrice) pour l'apprentissage du chant.**

Les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines ou de sable, et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. La photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit) a été sélectionnée puisque c'est lors de cette période de reproduction que les mâles chantent de manière plus conséquente

(chants identique à la période hivernale mais dont la durée est plus importante (Voight & Leitner 2008)) afin de stimuler les femelles. Cette période est donc idoine pour constituer les répertoires de chant.

- Protocole expérimental

La première phase consiste à évaluer le statut social des individus avec le protocole de compétition alimentaire utilisé lors de la première expérience. Les individus étudiés sont en groupe depuis longtemps, la hiérarchie est donc établie et stable.

La seconde phase concerne les productions vocales, plus précisément le répertoire syllabique. Ce dernier est réalisé grâce à trois enregistrements d'une durée de deux heures chacun. Ces trois enregistrements sont nécessaires pour que les individus s'adaptent à leur condition de maintien et y soient suffisamment familiarisés pour chanter fréquemment (nos travaux basés sur les effets de la familiarisation chez les mâles canaris en conditions contrôlées le démontrent clairement). En ce qui concerne les enregistrements, les oiseaux sont placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) elles-mêmes installées dans des caissons insonorisés (69 x 51 x 51 cm). Le dispositif d'enregistrement est composé d'un micro unidirectionnel placé dans la cage, d'un haut-parleur Sony SRS-A35 (Sony Electronics Inc., Foster City, USA) au fond du caisson et d'un enregistreur PMD670 Marantz (D & M Holdings Inc. , Shirakawa , Japon). Sur le haut du caisson, se trouve un néon que l'on allume durant la période d'enregistrement. **Une ambiance sonore familière, enregistrée dans la salle d'hébergement des sujets, est diffusée dans le caisson au début de l'enregistrement durant dix minutes** (Figure II.1). De plus, durant toute la durée de l'enregistrement, l'oiseau peut maintenir un contact social visuel avec ses congénères grâce à la porte transparente du caisson donnant sur les batteries. Ces différents facteurs contribuent à placer l'individu dans un contexte non stressant et motivant pour chanter.



Figure II.1: Dispositif d'enregistrement

- Analyse des sonogrammes

L'analyse du chant des oiseaux est réalisée sur les sonogrammes obtenus à l'aide du logiciel Avisoft - SasLab, v.3.74 (Bioacoustics Avisoft , Berlin, Allemagne). Les canaris émettent différents types de signaux acoustiques tels que les cris, les trilles et les chants. Ces derniers peuvent comporter des éléments d'introduction ou de fin, spécifiques ou non à certains types de phases.

Les paramètres étudiés pour chaque individu sont: le nombre de phrases différentes et de phrases « A » au répertoire, la fréquence maximale moyenne et l'empan fréquentiel moyen des phrases (kHz), la durée moyenne et la durée totale des chants (s). En ce qui concerne les phrases « A », les paramètres observés sont: la fréquence maximale moyenne et l'empan fréquentiel moyen de ces phrases (kHz), leur durée moyenne et totale (s) ainsi que leur tempo (nombre d'éléments par seconde).

Analyses statistiques

Comme pour la première expérience, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée pour l'évaluation du statut social des individus.

Pour répondre à la problématique, des corrélations ont été réalisées entre les différentes caractéristiques des productions vocales telles que les chants des individus (nombre de phrases au sein du répertoire, nombre de phrases « A » différentes dans le

répertoire, empan fréquentiel, fréquence maximale, durées moyenne et totale des chants ainsi que des phrases « A ») et le statut social de ces derniers afin de démontrer un lien entre ces deux caractéristiques intrinsèques. Les données utilisées ne suivant pas toujours une distribution normale (test de Shapiro-Wilk), ce sont des corrélations de Spearman qui ont été utilisées. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées grâce au logiciel R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche).

Résultats

L'ACP que nous avons effectuée sur les comportements des mâles présente deux dimensions principales. Le premier axe permet d'expliquer 59,60% de la variance (valeur propre: 2,38). Le deuxième axe permet d'expliquer 23,07% de la variance (valeur propre: 0,92).

Les résultats concernant les paramètres acoustiques du chant (n = 14 pour tous les résultats présentés ci-dessous) montrent une **corrélation positive entre le nombre de phrases différentes produites par un individu et son statut social** (r = 0,66 ; p = 0,010). Cela signifie que plus l'individu est dominant, plus son répertoire de phrases est varié (Tableau I et Figure II.2).

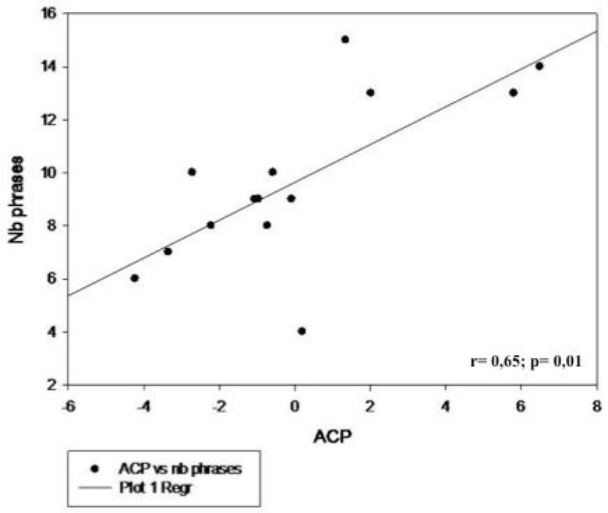


Figure II.2: Corrélation entre le statut social (ACP) et le nombre de phrases au sein du répertoire (Nb phrases)

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Spearman a été effectuée. Il y a une corrélation positive entre le statut social et la taille du répertoire (nombre de phrases au sein du répertoire vocal). ** p = 0,01 et r = 0,65

Il y a également une **corrélation positive entre la durée moyenne des chants et le statut hiérarchique chez le canari domestique commun** (r = 0,60 ; p = 0,023). Ce qui signifie que plus l'oiseau présente un rang social élevé, plus ses chants seront longs (Annexe 1 Tableau I et FigureII.3).

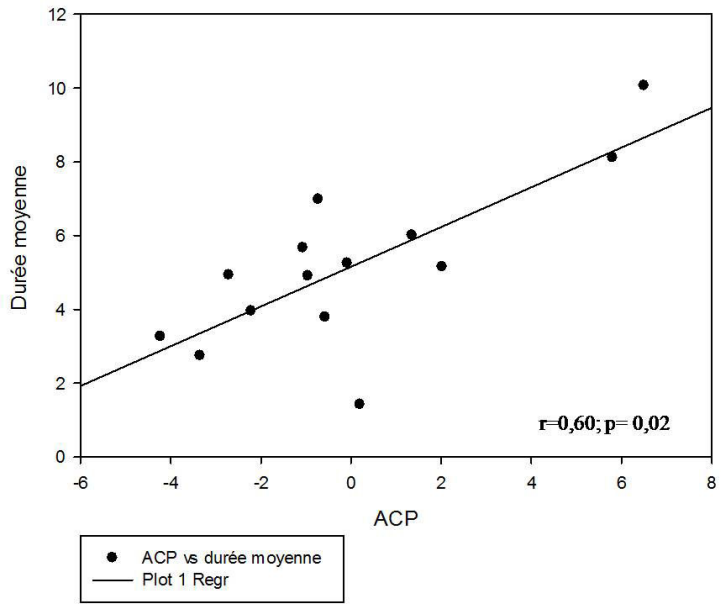


Figure II.3: Corrélation entre le statut social (ACP) et la durée moyenne des chants

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Spearman a été effectuée. Il y a une corrélation positive entre le statut social et la durée moyenne des chants. * p = 0,02 et r = 0,60

Néanmoins, il existe une **corrélation negative entre le rang social et la fréquence maximale** (r = -0,54 ; p = 0,04). Cela démontre que plus un oiseau est dominant, moins sont élevées ses fréquences de chant.

D'autre part, des corrélations positives n'ayant aucun trait avec le statut hiérarchique sont mises en évidence. En effet, les paramètres acoustiques du chant

sont corrélés entre eux. **Plus le mâle émet de phrases différentes et plus la durée moyenne de vocalisation (chant) est élevée** (r = 0,70 ; p = 0,004), par conséquent, plus il chante pendant l'enregistrement (r = 0,78 ; p = 0,0004) (Annexe 1 Tableau I).

Concernant les phrases hautement réactogènes, des corrélations entre les paramètres acoustiques de ces dernières et le rang hiérarchique (n = 8) pour tous les résultats présentés ci-dessous) ont été mises en évidence. Les résultats démontrent une **corrélation positive entre la durée moyenne des phrases « A » et le statut social** des mâles (r = 0,74 ; p = 0,03). Cela signifie que plus l'individu possède un statut hiérarchique élevé, plus ses phrases « A » sont de durée importante (Annexe 1 Tableau II et Figure II.4).

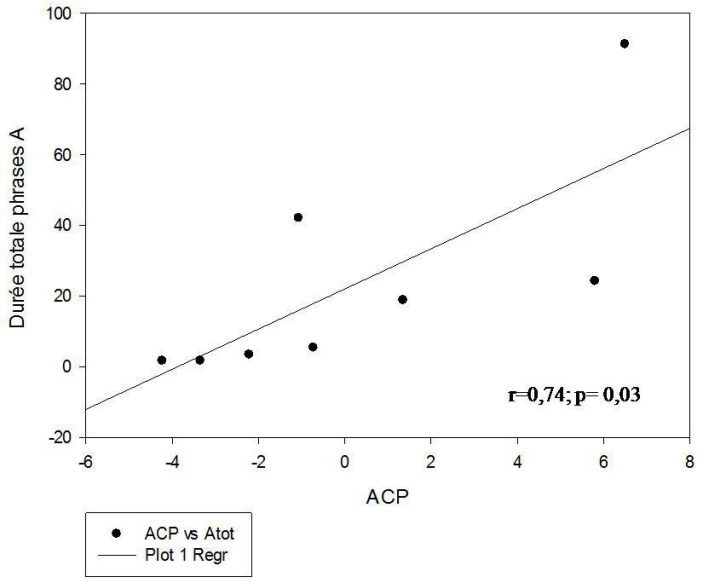


Figure II.4: Corrélation entre le statut social (ACP) et la durée totale des phrases « A »

Les données suivant une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Pearson a été effectuée. Il y a une corrélation positive entre le statut social et la durée totale des phrases « A ». * p = 0,03 et r = 0,74

De plus, il existe également une **corrélation positive entre la durée consacrée aux phrases « A » durant la production vocale et le rang social** (r = 0,74 ; p = 0,04). Cela signifie que plus l'oiseau est dominant, plus le temps passé à produire des phrases « A » durant l'enregistrement est important (Tableau II et

Figure II.4).

D'autre part, des corrélations positives n'ayant pas trait avec le statut hiérarchique sont mises en évidence. En effet, les résultats mettent en valeur que **plus un individu émet à un tempo rapide, plus ses fréquences sont élevées** ($r = 0,74$; $p = 0,03$) et plus son empan fréquentiel est important ($r = 0,83$; $p = 0,001$) (Annexe 1 Tableau II).

Discussion

Les résultats de cette étude mettent en valeur un lien entre le statut social d'un individu et son répertoire. En effet, un mâle dominant possède un répertoire plus varié que celui des subordonnés. Cela a été mis en évidence chez de nombreuses espèces telles que l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris,* (Spencer et al. 2004). L'explication pourrait être que plus un mâle chante de phrases différentes, plus la femelle peut avoir un aperçu fiable de ses capacités phonatoires. Ceci permet à cette dernière d'avoir des indices pour juger un partenaire sexuel. En effet, cela démontre la qualité du mâle au niveau respiratoire et phonatoire, ce qui donne un aperçu de la condition globale du mâle. Ce postulat permet de comprendre pourquoi les individus dominants ont un meilleur succès reproducteur que les individus subordonnés chez le canari domestique (le nombre de femelles acceptant de copuler avec eux est plus important) (Parisot et al. 2004).

De même, les résultats de cette expérience mettent en évidence une corrélation positive entre le rang hiérarchique et la durée moyenne de la production vocale telle que le chant. Ceci peut s'expliquer par la période de reproduction, qui est la période durant laquelle le choix du partenaire s'opère, impliquant donc une compétition parmi les mâles. Les duels vocaux consistent pour un mâle, à chanter par dessus le chant d'un rival. Il s'agit de « l'overlapping », le vainqueur de cette joute vocale est celui qui donne la dernière note (Dabelsteen et al. 1997 ; Naguib et al. 1999 ; Naguib & Wiley 2001). Ce dernier est généralement un individu présentant un rang hiérarchique élevé (Naguib 1999). Cet overlapping est très apprécié par les femelles chez le canari domestique commun (Leboucher & Pallo 2004). Dans leur environnement naturel cette différence de durée des chants doit êre présente puisqu'un facteur social s'ajoute à cela, à savoir, que les mâles présentant un rang hiérarchique inférieur n'ont pas un

accès régulier à la ressource alimentaire. Par conséquent, un manque de nourriture peut susciter un stress développemental au sein de la progéniture de subordonnés. Or, des études ont mis en valeur que ce stress développemental durant le jeune âge, peut provoquer des chants plus courts à l'âge adulte chez certaines espèces d'oiseaux chanteurs (Spencer et al. 2004).

Chez le canari domestique, le choix du partenaire tient compte de la production vocale telle que les chants, mais surtout de certaines phrases hautement réactogènes, les phrases « A ». Ces dernières sont plus difficiles à produire que les autres puisqu'elles sont contraignantes d'un point de vue physiologique (respiratoire et phonatoire) (Suthers et al. 2012).

Les résultats de cette étude démontrent que la durée de ces phrases est un paramètre acoustique important, puisqu'il existe une corrélation positive entre ce dernier et le rang hiérarchique. En effet, le mâle présentant un statut social élevé verra la durée de ses phrases réactogènes augmenter, par rapport à un individu de rang inférieur. De même, le temps consacré à ces phrases « A » durant la production vocale est plus important lorsque l'individu est dominant que lorsqu'il est subordonné. Cela peut s'expliquer par le fait que les canaris domestiques puissent utiliser deux stratégies différentes. La première consiste en la production de plusieurs types de phrases « A », la seconde, en l'allongement de ces dernières, indépendamment des autres phrases du chant. Tout ceci afin d'exhiber leurs excellentes capacités phonatoires et respiratoires. (Kreutzer et al. 1999 ; Leboucher et al. 2012 ; Suthers et al. 2012). **Les individus de l'échantillon de cette étude semblent plutôt utiliser l'allongement de la durée des phrases « A »** pour montrer leur qualité. Le contexte social influe sur la durée de ces phrases. En effet, dans une situation dans laquelle le mâle se trouve en présence d'un congénère, mâle ou femelle, ce dernier augmentera la durée de ses phrases réactogènes par rapport à une situation dans laquelle il est seul (Kreutzer et al. 1999). Des observations ont également suggéré que des différences inter-individuelles existent chez les mâles. En effet, ces derniers ne réagissent pas de la même façon, et vocalisent différemment lorsqu'ils entendent une phrase de type « A » (Parisot et al 2004). Des travaux ont démontré que les femelles engageaient plus de postures de sollicitation à l'accouplement lorsque la durée des phrases « A » était importante, par rapport à des phrases de même type mais de durée moindre

(Pasteau et al. 2009a).

Concernant les autres paramètres acoustiques des phrases « A », il serait intéressant de pratiquer ces analyses sur un échantillon d'individus plus important.

Les résultats ont mis en évidence des liens importants entre les caractéristiques des chants et le statut social chez le canari domestique commun. La production vocale, telle que le chant, donne au récepteur des indications sur l'émetteur. Cela s'est vérifié dans cette étude, puisque les corrélations obtenues prouvent qu'elles peuvent indiquer le rang hiérarchique chez cette espèce d'oiseaux chanteurs. La taille du répertoire, mais également la durée des chants sont des révélateurs du rang social des individus. Les phrases « A », déjà définies dans d'autres études comme étant difficiles à produire et nécessitant une grande coordination motrice et respiratoire, jouent également un rôle très important. La durée de ces phrases ainsi que le temps qui leur est consacré durant la production vocale, sont des éléments clés caractérisant la dominance. **La durée est un paramètre intéressant en accord avec l'hypothèse selon laquelle l'oiseau montre sa « qualité » en parvenant à maintenir sur une longue durée, un chant complexe à produire**. Cette « qualité » permet, dans un contexte de choix de partenaire sexuel, d'être préféré par la femelle et donc de se reproduire, et dans un contexte territorial, de maintenir les rivaux potentiels à distance.

Expérience 3 : Etude de cas rares

Ces deux expériences ont permis de mettre en évidence une différence dans le choix de stratégies de fourragement, en fonction de la familiarité chez des individus dominants et subordonnés. Ces différences se retrouvent également dans la production vocale. La dernière expérience présentée illustre parfaitement la plasticité individuelle puisqu'il s'agit d'une étude de cas rares.

Résumé

De nombreux oiseaux chanteurs juvéniles apprennent leurs chants auprès d'un tuteur adulte qui aura comme rôle, celui de modèle. Si un tel modèle n'est pas disponible, les jeunes oiseaux développent un chant improvisé dans lequel il manque

souvent la structure spécifique à l'espèce. Cependant, des mâles isolés ainsi que des oiseaux dans des groupes de pairs, peuvent développer plus tardivement durant leur vie différentes stratégies afin de modifier leurs chants selon l'expérience des stimuli sociaux. Cette étude a mis en évidence l'émergence de structures syllabiques complexes chez les canaris domestiques mâles qui ont été élevés avec l'absence d'un modèle de chant adulte. Elle démontre également que les canaris femelles qui ne produisent normalement pas de chants, sont capables d'émettre des syllabes complexes lorsqu'elles sont exposées précocément à la diffusion de syllabes sexy (phrases « A »). Les résultats de cette étude montrent que ces syllabes, peuvent être produites spontanément sans avoir été apprises dans le contexte social dans lequel elles sont produites normalement. De cette façon, ces syllabes fortement et rapidement modulées en fréquence nécessitant une coordination précise des différents muscles, pourraient bien servir de signal honnête de la condition physique des oiseaux mâles et femelles.

Introduction

Chez les canaris domestiques, les chants des mâles adultes transmettent l'information sexuelle utilisée par les femelles dans les décisions en matière de reproduction (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1997, 1998 ; Pasteau et al. 2004, 2007, 2009a, 2009b). L'apprentissage précoce du chant chez les mâles peut expliquer l'émergence des « syllabes sexy », comme «indices sexuels» acoustiques, au sein des chants des mâles adultes. Chez cette espèce, ainsi que chez d'autres espèces, le chant des tuteurs peut jouer un rôle important permettant la mise en forme et la structuration des éléments phonologiques à travers les différentes étapes de « subsongs » et des chants plastiques (Catchpole & Slater 2008 ; Belzner et al. 2009). Mais il a également été mis en évidence une « auto-différenciation » ou une prédisposition dans l'acquisition des patterns spéciaux du chant conspecifique.

En effet, d'une part, chez les canaris domestiques, la réactivité sexuelle des femelles démontre que certains indices sexuels ne sont pas uniquement présents dans les chants naturels des mâles adultes, mais également dans les chants cristallisés des mâles isolés, alors qu'aucun indice sexuel n'est présent dans le chant plastique des isolés (Kreutzer et al. 1996). D'autre part, tous les chants spontanés de femelles

canaris enregistrés à Nanterre et Seewiesen (Vallet et al. 1996), n'ont suscité que de faibles postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) chez les femelles canaris domestiques, alors que la plupart des chants de femelles traitées à la testostérone ont suscité d'importantes postures (PSA). Néanmoins, aucune réelle syllabe sexy bipartite, (à deux notes) (Vallet et al. 1998 ; Vallet et al. 2006 ; Suthers et al. 2012) produite par les mâles en utilisant les deux côtés de la syrinx, n'a été mise en valeur ni au sein des chants de mâles isolés acoustiquement, ni dans la production vocale des femelles. De toute évidence, la testostérone permet les patterns temporels des chants de mâles chez toutes les femelles, mais les indices sexuels de meilleure qualité ne sont présents que dans le chant de quelques femelles canaris et pas dans d'autres. Hartley et al. (Hartley et al. 1997) ont clairement démontré que les femelles traitées à la testostérone peuvent produire des phrases « similaires aux mâles », mais la plupart d'entre elles (6 parmi 8) n'utilisait que le côté gauche de la syrinx.

Cela signifie que, chez les mâles isolés ainsi que chez les canaris femelles, les « phrases sexy » sont très rarement produites sans tuteur ou sans traitement hormonal. Ces phrases particulières, même si elles sont rarement produites, pourraient cependant, informer sur les compétences particulières ainsi que sur le système de contrôle du chant de l'émetteur (Leitner & Catchpole 2007 ; Suthers et al. 2012). L'objectif de la présente étude est d'illustrer l'apparition de syllabes sexy dans les chants des mâles canaris et des femelles élevés dans des environnements sociaux restreints.

Matériel et méthode

Nos analyses sont centrées sur les caractéristiques des «syllabes sexy» sur la base des critères de Vallet et al. (Vallet et al. 1998) et Suthers et al. (Suthers et al. 2012) à savoir: 1) une structure complexe syllabique (structure bipartite, à deux notes), 2) le taux de répétition d'au moins 15 Hz, 3) la modulation à large bande de fréquence (couvrant au moins 1 kHz). Concernant l'analyse, les enregistrements étudiés proviennent des mâles et femelles canaris domestiques communs qui ont été élevés, soit à l'Université Paris Ouest Nanterre la Défense en France, soit à l'Institut Max Planck d'ornithologie à Seewiesen en Allemagne.

Les animaux ont reçu de l'eau et de la nourriture *ad libitum*. Ces derniers sont maintenus dans des volières (320 x 140 x 300 cm) pendant une photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit). Durant les enregistrements, les oiseaux ont été placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) placées à l'intérieur de caissons insonorisés (68 x 51 x 51 cm).

- Sujets et conditions d'élevage

Le premier échantillon était composé de 40 oiseaux. Ils ont grandi avec des stimulations sexy (suscitant un haut niveau de réceptivité sexuelle chez les femelles canaris) (Vallet & Kreutzer 1995) et avec les deux parents. Les individus ont été placés dans une pièce d'élevage en volières (320 x 140 x 300 cm) avec leurs parents et la fratrie. Seuls huit d'entre eux ont pu être enregistrés (les femelles ne chantent pas et les autres mâles n'ont produit que des cris).

Le deuxième échantillon était composé de 20 oiseaux qui grandirent sans le père (la mère seule) et sans stimulations sexy (seulement avec des stimulations non sexy) et, pareillement au premier échantillon, ils ont été placés dans une pièce d'élevage en volières (320 x 140 x 300 cm) avec leur mère et la fratrie. Seuls quatre d'entre eux ont pu être enregistrés (les femelles ne chantent pas et les autres mâles n'ont produit que des cris).

- Protocole expérimental

♪ Groupe de pairs

Pendant les enregistrements, les oiseaux ont été placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) à l'intérieur de caissons insonorisés (68 x 51 x 51 cm). Cela a été réalisé avec un PMD670 Marantz ® et un micro Sennheiser ® EMU 4535. Cela a débuté par une diffusion « d'un signal familier », enregistré au sein de la pièce d'élevage. Ce signal a été diffusé durant 10 minutes. Pendant ce temps, le mâle était maintenu dans une cage individuelle (dans un caisson insonorisé), afin de diminuer le stress de l'oiseau. Ensuite, ce dernier a été enregistré pendant 3 heures.

Durant cet enregistrement, le mâle pouvait voir ses congénères grâce à la porte vitrée du caisson d'isolement acoustique.

♪ Mâles isolés

Afin de contrôler si l'apparition des syllabes sexy n'est pas seulement induite par la seule présence d'un pair, le nombre de syllabes sexy a également été étudié chez des mâles isolés, à partir d'un ensemble de données publiées antérieurement (Leitner & Catchpole 2007). Dans le but de minimiser l'impact de l'isolement sur les animaux, il n'y a pas eu de nouvel élevage de mâles isolés, mais une utilisation d'enregistrements de chants, d'études précédentes brièvement expliquées ci-dessous. Les canaris mâles et femelles ont été choisis à partir de la colonie de Seewiesen en Allemagne. Ils sont maintenus dans deux pièces insonorisées (65 x 43 x 56 cm^3 à l'intérieur) avec des réceptacles à nids, ainsi que des matériaux de nidification, ce qui a permis aux femelles de fabriquer un nid et de pondre leurs œufs. Au maximum, deux jours après l'éclosion, le mâle a été retiré et seules les femelles assuraient les soins parentaux. Dès l'âge de six semaines, six jeunes mâles ont été hébergés individuellement dans des cages à l'intérieur de chambres insonorisées. A ce moment, ils ont reçu 30 minutes de diffusion de sons naturels contrôlés (tels que l'ondulation de l'eau, le son de la mer ou le bruit du vent) par jour. La photopériode a été modifiée selon les variations saisonnières (14:10 J /N au printemps et 09:15 J /N en hiver et retour à 14h10 J /N au printemps suivant), ceci pour simuler une photopériode saisonnière naturelle. Lorsque les oiseaux étaient âgés d'environ un an , leurs chants ont été enregistrés à l'aide de microphones Vivanco EM 216 Condenser (Vivanco GmbH, Ahrensburg, Allemagne) avec un enregistreur cassette TC- D5M Sony (Sony Corp , Tokyo , Japon).

Concernant l'analyse des chants, les logiciels Canary 1.2.4 et Raven Software Pro 1.4 (Laboratoire d'ornithologie de Cornell, Ithaca, NY, USA) ont été utilisés. Le taux d'échantillonnage était à une fréquence de 22 kHz avec une taille d'échantillon de 16 bits. La résolution de la fréquence / temps a été fixée à 342 Hz avec une longueur de trame de 256 FFT. Un catalogue des différentes syllabes par oiseau a été établi afin d'identifier le répertoire syllabique, et le nombre de syllabes sexy qui avaient été sélectionnées en fonction de Vallet et al. (Vallet et al. 1998). L'analyse est centrée sur

les caractéristiques d'une phrase contenant des syllabes « sexy », sur la base des critères de Vallet et al. (Vallet et al. 1998) et Suthers et al. (Suthers et al. 2012) à savoir: 1) une structure complexe syllabique (structure bipartite, à deux note), 2) le taux de répétition d'au moins 15 Hz et 3) la modulation à large bande de fréquence (couvrant au moins 1 kHz). Pour caractériser les syllabes sexy, le taux de répétition (Hz), la durée fréquencielle (kHz) ainsi que le nombre de répétitions des syllabes ont été mesurés.

Résultats

♪ Groupe de pairs

Les oiseaux du groupe élevé avec stimulations sexy, produisent plus de chants contenant des phrases sexy que les **oiseaux élevés** dans le groupe sans stimulations sexy. Pour chaque oiseau, des chants et phrases « A » ont été dénombrés au cours de la période d'enregistrement (3 heures). Pour chaque oiseau un score a été obtenu (proportion de phrases « A » sur la totalité du chant). **Sont exclus** les individus présentant des phrases « A » **inattendues** (femelle B96 et mâle V63). Une moyenne pour le groupe a été obtenue avec un intervalle, et les oiseaux produisant des phrases « A » inattendues (B96 et V63) sont en dehors de cet intervalle. Ces derniers sont donc à considérer comme valeurs aberrantes (puisqu'inattendues) (voir Figure III A: B96 moyenne du groupe: 29,84 [-21,45; 81,13] et B: V63 moyenne du groupe 1 [-2,38; 4,31]). Le mâle V63, élevé dans le groupe « sans présence du père et sans des stimulations sexy », produit des phrases « A » alors que tous les autres jeunes mâles de son groupe n'émettent que des chants plastiques et, par conséquent, n'ont pas pu l'influencer au moment où il a produit des phrases sexy dans un contexte de chants cristallisés. Concernant la femelle, élevée dans le groupe « avec présence du père et avec stimulations sexy », cette dernière produit une phrase « A » d'excellente qualité et sans implant de testostérone (Figure III.1).

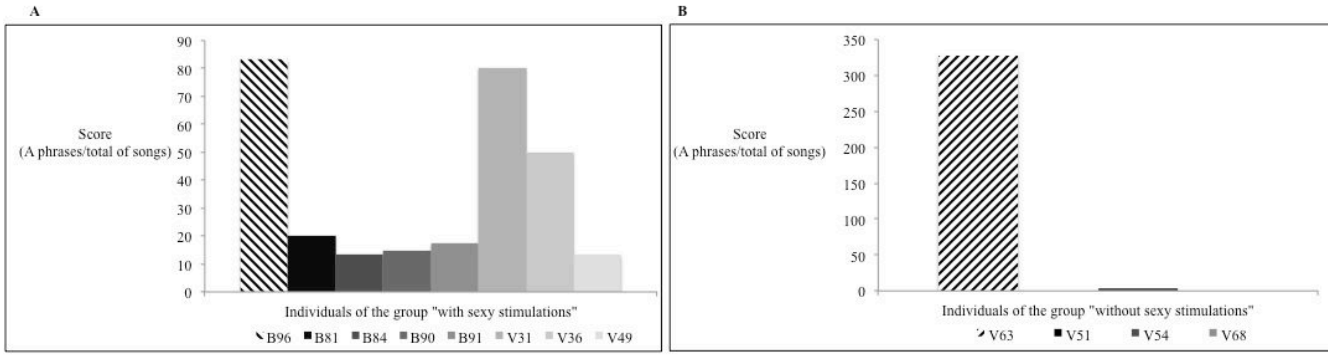


Figure III: Nombre de phrases « A » chez deux groupes différents d'oiseaux

Nombre de phrases « A » chez A) les oiseaux élevés avec des stimulations sexy, B) les oiseaux élevés sans stimulations sexy. B96: femelle canari, B81, 84, 90, 91, V31, 36, 49, 51, 54, 63, 68: mâles canaris.

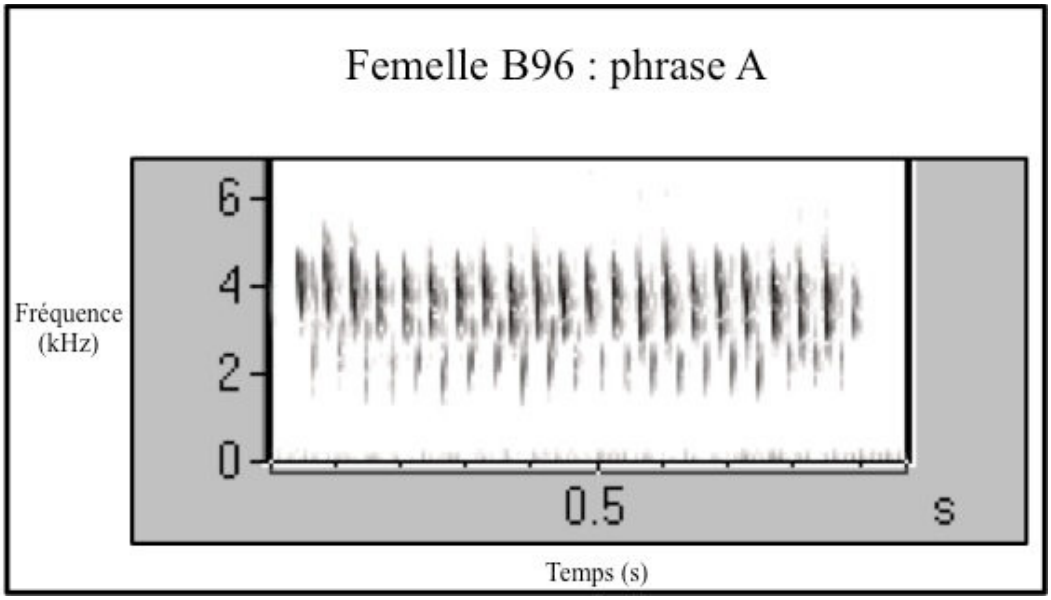


Figure III.1: Exemple de phrases « A » chez la femelle B96 élevée dans la condition « avec présence du père et avec stimulations sexy »

♪ Mâles isolés

Les six mâles isolés ont une taille de répertoire qui varie de 39 à 62 syllabes (moyenne 52,7 ± 8,1). Tous les mâles isolés produisent au moins une phrase A (i.e. syllabe sexy) avec une fréquence moyenne de 2 ± 0,9, comprenant 1.8 à 7.7% de leur répertoire totale syllabique (moyenne de 4,0 ± 2,2%), (Figure III.2). Les diverses syllabes sexy clairement différentes dans leurs structures et leur taux de répétition

varient de 16,5 à 56,1 Hz (moyenne 24,5 ± 7,7 Hz) avec une gamme de fréquence moyenne de 2,9 ± 0,4 kHz. Dans une phrase ces syllabes sont répétées entre 10 et 20 fois avec une moyenne de 13,5 ± 3,6 répétitions.

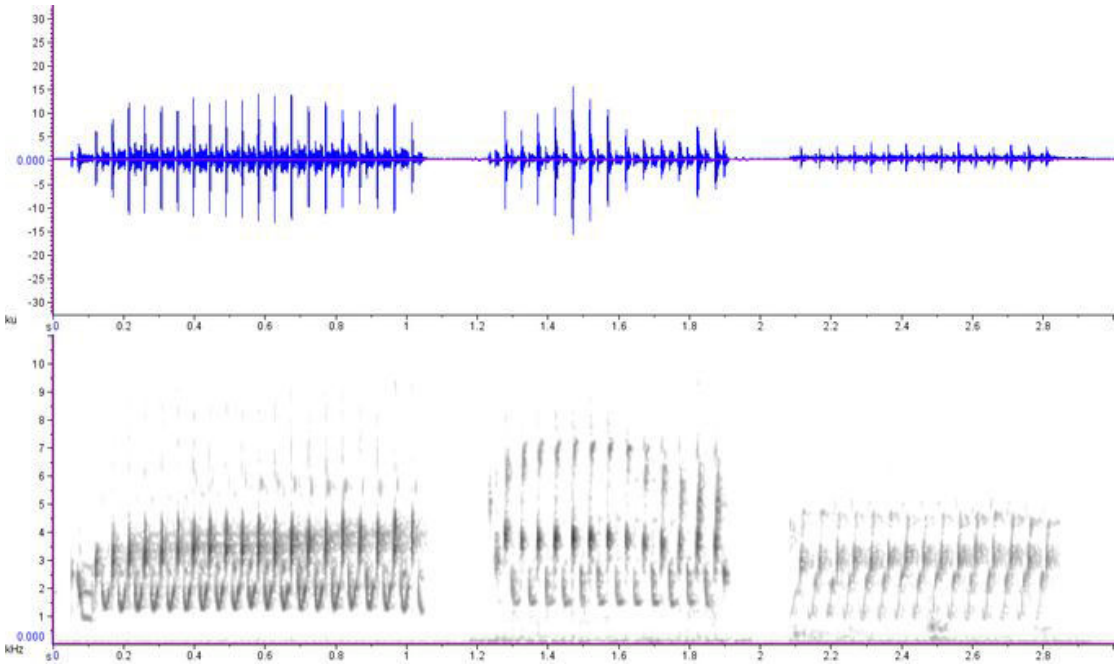


Figure III.2: Exemple de phrases « A » présentes dans les chants des sujets isolés

Discussion

Dans cette étude, **l'apparition de syllabes sexy dans des chants de canaris domestiques mâles et femelles a pu être illustré dans des contextes inattendus**. Tout d''abord, elles peuvent être émises par des mâles élevés sans tuteur adulte et d'autre part par des femelles exposées précocément à la diffusion de syllabes sexy. Ces dernières sont des structures vocales complexes ayant émergé spontanément dans les chants des canaris mâles d'origine génétique différente. **Ce résultat est remarquable** puisque ces syllabes sont apparemment produites sans qu'intervienne le modèle d'apprentissage du chant. Généralement, l'apprentissage du chant d'oiseaux n'implique pas seulement l'acquisition des éléments de chants spécifiques à l'espèce, mais également le développement des structures de chants complexes élaborés à partir de l'improvisation d'éléments simples de chants innés. Cependant, alors que certains jeunes oiseaux peuvent produire une copie parfaite du chant leurs pères (Catchpole & Slater 2008), dans certaines circonstances, c'est à dire lorsque le modèle de chant

apparaît inapproprié, les oiseaux peuvent copier uniquement une petite partie du répertoire de chant de leurs pères (Belzner et al. 2009). Néanmoins, les oiseaux chanteurs mâles élevés en isolement acoustique peuvent encore produire des chants tout à fait normaux et peuvent également posséder une taille de répertoire syllabique conséquente , cela a été démontré dans les études antérieures sur les fauvettes, *Sylvia,* et les canaris (Leitner et al. 2002 ; Leitner & Catchpole 2007). Lorsque ces individus isolés sont transférés au sein d'un nouvel environnement avec des congénères de chant, ces derniers sont en mesure d'augmenter le nombre de syllabes sexy. En outre, les oiseaux élevés dans un groupe de pairs juvéniles ne produisant pas de syllabes sexy, ont commencé à chanter ces syllabes lorsqu'ils étaient exposés à des congénères dont les chants étaient normaux, bien que ces syllabes soient tout de même moins fréquentes par rapport aux canaris chantant normalement (non isolés) (Leitner & Catchpole 2007). Il est donc probable que ces syllabes ne sont pas acquises à travers un processus d'apprentissage, mais sont plutôt activées par des stimuli sociaux.

Une femelle produisait des syllabes sexy après une stimulation précoce de diffusions contenant ces syllabes. Ceci est remarquable, puisque les femelles canaris ne produisent normalement aucun chant ou bien vont chanter une production vocale assez simple et ceci en dehors de la saison de reproduction (Pesch & Güttinger 1985). Les femelles implantées avec de la testostérone commencent à produire un chant plus élaboré, malgré l'absence de syllabes complexes remplissant les critères comme étant "sexy" (Gahr & Garcia-Segura 1996). En outre, nos diffusions n'ont pas transmis d'informations sur le contexte social dans lequel ces syllabes sont habituellement produites (i.e. mâles suscitant des PSA chez les femelles en produisant ces syllabes) (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998).

En somme, les stimuli sociaux pourraient induire ce type de production de chant, mais la respiration et la coordination spéciale entre l'hémisphère droit et gauche pourraient être très importantes dans l'émission de cette production (Suthers et al 2012) même si l'apprentissage préalable n'est pas nécessaire chez quelques (rares) individus. Il serait très intéressant de comprendre comment certains individus parviennent à produire ce type de phrase sans avoir aucune information sur le récepteur. Il a été démontré que les femelles canari peuvent prendre des postures (PSA) en écoutant certains types de phrases chantées par des femelles sous testotérone

(Vallet et al. 1996), mais ces phrases ne sont pas clairement « sexy » (tempo plus lent, nombre d'éléments/seconde inférieur à 15, empan fréquentiel moins important). Chez les canaris, comme chez certains rares humains musiciens, une certaine virtuosité peut certainement apparaître et se maintenir sans nécessité d'un « feed back » lié au récepteur. Des facteurs génétiques pourraient être impliqués et cette piste pourrait être suivie ultérieurement en relation avec l'institut Max Planck.

Conclusion

Ce premier chapitre concernant la production vocale telle que le chant met en évidence l'utilisation de cette caractéristique individuelle dans le choix de stratégies de fourragement puisque cette dernière véhicule des informations concernant la familiarité et le statut social de l'émetteur. Les phrases « A » possédent des caractéristiques acoustiques que seuls les individus présentant un haut rang hiérarchique parviennent à produire. Néanmoins, contre toute attente, alors que la production vocale telle que le chant nécessite un apprentissage au préalable, des individus soustraits de cet apprentissage (i.e. mâles isolés et élevage monoparental sans pères) et une femelle qui chez cette espèce ne devrait pas produire de chant, parviennent à émettre des chants contenant des phrases complexes à produire. Il serait interessant d'explorer les causes de ce phénomène, pourquoi pas une piste génétique.

Les dominants et les subordonnés diffèrent dans la production vocale, mais qu'en est-il pour une autre caractéristique individuelle telle que la personnalité ou profils comportementaux ?

Chapitre II :

Profils comportementaux ou personnalité chez le canari domestique (*Serinus canaria*)



Expérience 1 : Etude des différent traits de personnalité et influence de la photopériode

Résumé

Le profil comportemental ou « personnalité » se caractérise par les différents traits comportementaux d'un individu constants à travers le temps et ce, quel que soit le contexte. De nombreuses études sur la personnalité sont publiées afin de mieux comprendre l'écologie et l'évolution des espèces. Ces expériences sur le canari domestique, chez le mâle et la femelle en captivité, se sont focalisées sur l'observation des variations individuelles de certains traits de personnalité tels que l'agressivité, la témérité, la néophobie, la sociabilité, l'obstination et l'activité générale, afin d'observer une influence du statut social. La personnalité a été étudiée au cours des photopériodes hivernale et estivale afin de mettre en évidence leur influence. Enfin, cette expérience a été renouvelée deux fois afin d'évaluer le caractère répétable des différents traits et de montrer les corrélations entre ces derniers. Cette étude a mis en évidence l'existence de syndromes comportementaux chez le canari domestique commun adulte ainsi que chez les jeunes. Le genre ainsi que le rang hiérarchique ont une influence sur les profils comportementaux ou personnalité puisque les résultats diffèrent selon le sexe des individus.

Introduction

Les individus réagissent différemment face à la même situation ou à la même expérience (Groothius et al. 2005). Cette différence de réaction dépend du profil comportemental ou « personnalité » de chacun. Les traits de personnalité d'un individu influencent son comportement selon le contexte environnemental (absence/présence de prédateurs, beaucoup/peu de ressources alimentaires) et selon le contexte social (interactions sociales avec les congénères) (Réale et al. 2007).

La personnalité se caractérise par les différents traits comportementaux d'un individu. Ces derniers sont constants (ou répétables) à travers le temps et ce, quel que soit le contexte (Réale et al. 2007). La constance d'un trait ne signifie pas que le comportement lié à ce trait soit fixe mais plutôt que, quel que soit le contexte, les

différences entre les individus pour ce trait seront maintenues (Biro et al. 2008), cependant ce dernier sera exprimé à un degré différent le long d'un continuum comportemental (Wilson et al. 1994; Gosling & John 1999; Groothuis & Carere 2005). Les traits de personnalité ont une influence significative sur l'écologie d'une espèce, telle que la formation de niches écologiques, la dispersion, l'organisation sociale (Réale et al. 2007) mais ils influencent également l'évolution de l'espèce (réponse des individus face à un changement environnemental par exemple) (Sih et al. 2004). Ces différences entre les traits de personnalité chez les individus d'une même espèce sont maintenues par la sélection naturelle (David et al. 2011) et peuvent avoir une origine adaptative (Wilson et al. 1998). En effet, les variations de la personnalité entre les individus sont liées aux variations génétiques (Drent et al. 2003), cela démontre l'héritabilité des traits de personnalité. Des études ont mis en évidence une influence de l'épigénétique, telles que les hormones maternelles prénatales, sur les variations des traits de personnalité mais également l'influence de l'histoire de l'individu, comme l'apprentissage (Réale et al. 2007). La personnalité a principalement été étudiée chez diverses espèces animales (telles que: les amphibiens (Koprivnikar et al. 2012), les oiseaux (Quinn & Creswell 2005; Herborn et al. 2010), les poissons (Bell 2005; Brown et al. 2005a, 2005b), les invertébrés (Riechert & Hedrick 1993; Johnson & Sih 2007; Briffa et al. 2008), les mammifères (Réale et al. 2000, Martin & Réale 2008), les reptiles (Cote & Clobert 2007; Carter et al. 2010)). Ces nombreux travaux mettent en lumière des corrélations entre certains traits de personnalité. Cela a pu être démontré chez les oiseaux tels que la mésange charbonnière, *Parus major,* chez laquelle les différences de comportement exploratoire étaient liées à l'agressivité de l'individu (Verbeek et al. 1996). Ces différentes corrélations entre les traits de personnalité mettent en évidence un « syndrome comportemental » se définissant par un ensemble de traits de personnalité liés les uns aux autres et constants chez l'individu à travers les situations (Sih et al. 2004). Ce dernier a un impact sur la fitness ou valeur sélective (Danchin et al. 2005) puisque celui-ci implique une limitation de la plasticité des comportements, ce qui explique pourquoi les individus ne peuvent exprimer un comportement optimal dans toutes les situations (Sih et al. 2004).

De nombreuses études ont montré que les traits de personnalité étaient hautement répétables, la répétabilité permettant de montrer la cohérence d'un trait à travers les situations (Réale et al. 2007). En effet, si un trait n'est pas répétable, il ne peut pas être considéré comme étant de la personnalité (David et al. 2011). De manière générale, les traits de personnalité étudiés sont les tendances exploratrices, la néophobie, l'activité, la témérité, la sociabilité et l'agressivité (David et al 2011). Bien souvent, seuls quelques traits sont étudiés selon un axe comportemental « exploration – agressivité » (Verbeek et al. 1996).

Ces différences comportementales ont une influence sur la formation d'une organisation sociale et, par conséquent, sur les rang sociaux (David et al. 2011). En effet, les individus d'un groupe respectent une hiérarchie où chacun d'entre eux est caractérisé par son statut hiérarchique (Chase et al. 2002) qui est lié à certains traits de la personnalité.

Cette étude consiste à mettre en évidence, en conditions contrôlées, les profils comportementaux, ou la personnalité, chez les canaris domestiques communs adultes ainsi que chez des jeunes, mâles et femelles. Les syndromes comportementaux ont été démontrés chez différentes espèces d'oiseaux mais aucun chez le canari domestique commun. Il s'agira de mettre en évidence une héritabilité stricte (h^2) des profils comportementaux ou personnalité (Van Oers et al. 2005b ; Van Oers & Sinn 2011), ainsi qu'une influence de l'ontogénèse. Comme cela a été démontré chez d'autres espèces d'oiseaux chanteurs tels que la mésange charbonnière, *Parus major,* (Verbeek et al. 1996) ou le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* (David et al. 2011), nous nous attendons à ce que le canari domestique commun possède différents traits de personnalité et que ces derniers soient répétables.

Les traits de personnalité étudiés chez le canari sont la **sociabilité** soit la réaction d'un animal en l'absence de ses congénères (Réale et al. 2007), la **témérité** caractérisée par le comportement d'un individu au cours d'une situation présentant des risques (Réale et al. 2007), la **néophobie** qui est la peur de la nouveauté testée en cage avec un nouvel objet (Nilsson et al. 2010), l'**obstination** caractérisée par un comportement de fuite face à un prédateur (David et al. 2011), l'**agressivité** (Natarajan et al. 2009b) et l'activité (Chappell et al. 2007). Ces observations permettent d'établir des corrélations entre les traits de personnalité afin de démontrer

l'existence d'un syndrome comportemental et de montrer une influence possible du rang hiérarchique.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

Le premier échantillon était composé de 28 adultes (20 mâles et 8 femelles) nés entre 2007 et 2009 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Les individus sont maintenus en batterie d'élevage (118 x 50 x 50 cm) par groupe de six individus maximum. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines ou de sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant les deux photopériodes: estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit) et hivernale (8 heures de jour et 16 heures de nuit).

Le second échantillon est composé de 60 jeunes canaris nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet échantillon, il y a deux groupes distincts: le premier groupe (i.e. avec « stimulations sexy ») concerne 40 jeunes (14 femelles et 26 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 20 jeunes (11 femelles et 9 mâles) élevés par leur parent maternel jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.
Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Comme pour les adultes (leurs parents), les tests se sont déroulés durant les deux photopériodes: estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit) et hivernale (8 heures de jour et 16 heures de nuit).

- Protocole expérimental

  - Statut social

Le rang de chaque individu a été établi sur une journée soit, le premier jour de chaque semaine de tests. Une cloison opaque a été placée afin de séparer la batterie d'élevage en deux parties. La partie droite vide avec uniquement une gamelle appétente (pâtée aux œufs et 1/8 de pomme) et la partie gauche contenant tous les oiseaux. La nourriture a été retirée et les sujets ont été affamés pendant deux heures avant les tests de compétition alimentaire (il n'y a pas de différence significative de poids, cela n'a donc aucune incidence sur leur santé). La cloison opaque a ensuite été ôtée. Chaque test de compétition alimentaire dure 15 minutes durant lesquelles l'expérimentateur a relevé 4 items tels que: les interactions agonistiques gagnées, le nombre d'accès à la mangeoire, le rang d'accès, le temps passé à s'alimenter (Parisot 2004). Le rang social a pu ainsi être déterminé: les individus dominants obtiennent les scores les plus élevés (passent plus de temps à s'alimenter, arrivent les premiers, gagnent plus d'interactions agonistiques et ont un nombre d'accès à la mangeoire supérieur) et les scores les plus faibles sont imputés aux subordonnés (par conséquent, passent moins de temps à s'alimenter, arrivent les derniers, perdent plus d'interactions agonistiques et ont un nombre d'accès à la mangeoire inférieur).

  - Personnalité

Préparation des expériences

Avant de débuter les premières observations, les oiseaux ont été habitués à la présence de l'expérimentateur durant deux jours (i.e. tests de compétition alimentaire). La batterie a été séparée avec une cloison opaque et les oiseaux ont été transférés dans la partie droite (Figure I). La nourriture a été ôtée de la partie gauche de la batterie d'élevage et positionnée dans la partie droite de celle-ci. Une mangeoire contenant de la pâtée aux œufs et 1/8 de pomme a été préparée pour les tests et une chaise a été placée en face de la batterie, à une distance d'environ 1m50. La pâtée aux œufs représente pour les oiseaux une nourriture très appétente qui renforce leur motivation. Il en est de même pour la pomme qui leur est donnée quotidiennement mais qui reste cependant très appréciée. Pour chaque oiseau, les différents tests de personnalité ont

été effectués le même jour, les uns à la suite des autres. De plus, le jour de passage des individus a été maintenu d'une semaine à l'autre. Lorsqu'un oiseau était testé le matin lors de la première session, il était testé l'après-midi pour la seconde.

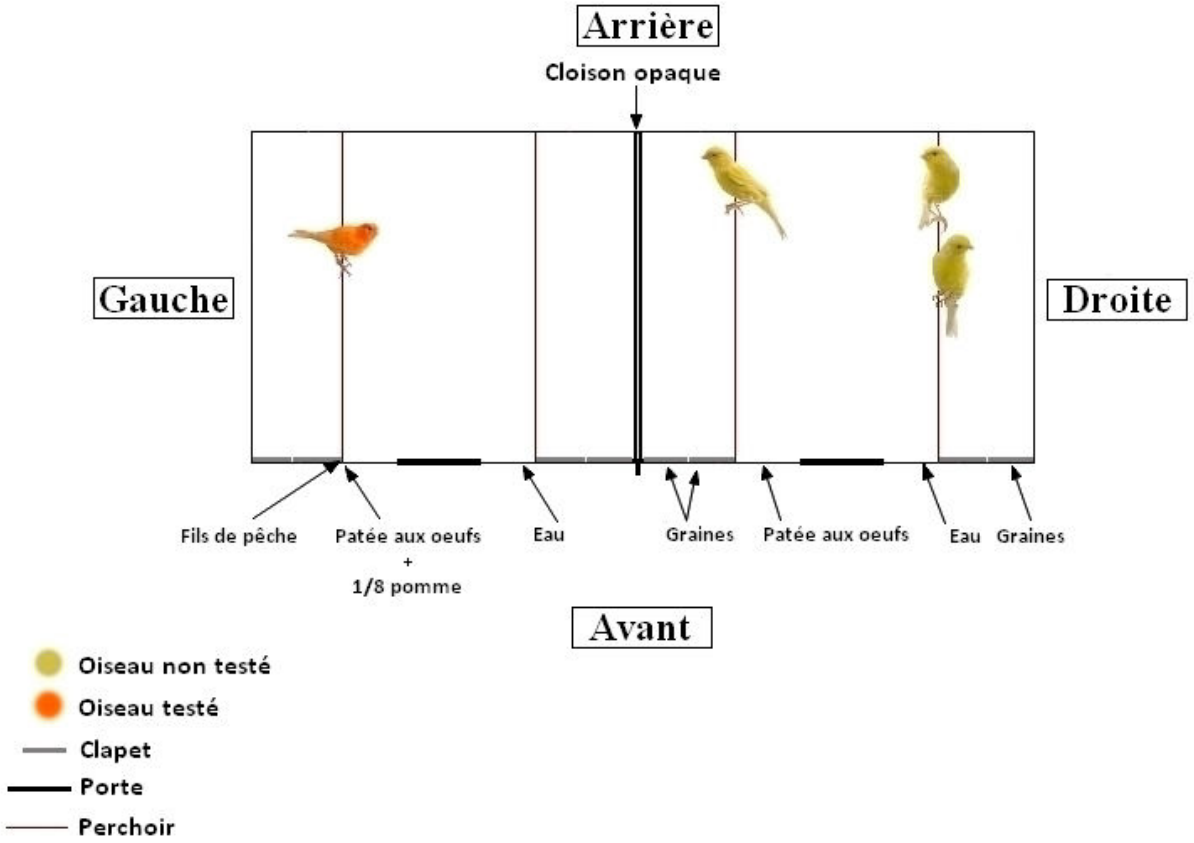


Figure I: Schéma de la batterie et du dispositif expérimental utilisés pour les tests de personnalité

Première phase

◦ Obstination

Le chronomètre a été déclenché et l'expérimentateur tente de se saisir de l'oiseau à tester. Le nombre d'essais nécessaires ainsi que le temps mis pour attraper l'animal ont été notés (David et al. 2011).

◦ Agressivité

L'oiseau a été maintenu dans la paume de la main gauche de façon à ce que la tête et le cou soient libres. À l'aide d'un stylo de couleur bleue (la présentation des couleurs ont été randomisée pour chaque sujet et, entre deux sessions, l'ordre

d'utilisation des deux stylos de couleur dans les tests d'agressivité a été inversé), sept allers-retours, à partir d'une distance de 10 cm jusqu'au contact du bec, ont été réalisés successivement de face, de profil gauche et de profil droit, sur une durée d'environ une minute. Le nombre de coups de bec donnés a été relevé.

◦ Sociabilité

L'animal testé a été placé dans la partie isolée de la batterie (Figure I). Le temps affiché sur le chronomètre a été retenu après que l'expérimentateur se soit assis sur la chaise et le nombre de cris de contact émis pendant les cinq puis les dix premières minutes par l'individu a été noté. Le chronomètre a ensuite été arrêté.

Privation alimentaire

Toutes les mangeoires (excepté celle contenant l'eau) ont été retirées à l'oiseau testé pendant deux heures. Le « porte-étiquette » contenant les fiches d'identification des individus a été positionné sur la porte placée au-dessus des clapets situés le plus à gauche. La chaise a été déplacée à droite de la batterie de façon à ce que les pieds avant soient à une distance d'environ 1m70 de la cloison opaque. Un fil de pêche (Ø 0,4 mm), d'une longueur suffisante pour pouvoir s'en saisir une fois assis sur la chaise, a également été noué sur le bord d'un clapet gauche (Figure I).

Seconde phase

◦ Témérité

Après deux heures de privation alimentaire, la mangeoire contenant la pâtée aux œufs et le morceau de pomme a été accrochée au plus proche du clapet gauche sur lequel est noué le fil de pêche (Figure I). Le chronomètre a été déclenché une fois l'expérimentateur assis sur la chaise et en possession de l'extrémité du fil. Une première mesure a alors été effectuée: la latence L0 (max = 5 min) nécessaire pour que l'animal vienne à la mangeoire (contact bec/nourriture). Au même moment, le clapet gauche a été déclenché par l'expérimentateur en tirant au maximum sur le fil de pêche, le bruit et les vibrations provoqués faisant fuir le sujet. La latence L1 (max = 5 min) pour que l'oiseau revienne se nourrir a été relevée (David et al. 2011). Cette dernière permet d'évaluer la témérité; plus la latence L1 est élevée et moins l'individu

est téméraire.

◦ Néophobie

Un nouvel objet (1 bouchon rouge Ø 30 mm, épaisseur 15 mm ou un porte-clé balle de baseball jaune Ø 3,5 cm) a ensuite été accroché à l'intérieur de la cage, derrière le « porte-étiquette » pour de ne pas être visible des oiseaux présents dans les batteries situées en face (ceci afin d'éviter tout biais d'habituation). Le temps affiché par le chronomètre lorsque l'expérimentateur se rassoit a été noté afin d'en déduire la valeur L2 (max = 10 min), temps nécessaire pour que le sujet revienne s'alimenter (Greenberg 2003) (la présentation des objets nouveaux a été randomisée pour chaque sujet).

À la fin de cette expérience, le test d'obstination a été de nouveau effectué suivi du test d'agressivité, avec l'utilisation d'un stylo identique au premier mais de couleur rouge (la présentation des couleurs a été randomisée pour chaque sujet et, entre deux sessions, l'ordre d'utilisation des deux stylos de couleur dans les tests d'agressivité a été inversé). L'oiseau a été ensuite relâché dans sa batterie d'élevage, la cloison a été retirée et les mangeoires ont été replacées.

◦ Activité

L'activité a été mesurée sur une journée, à la fin de chaque semaine de tests, en utilisant le même protocole que celui de Martin et al. (Martin & Bateson 1993). La nourriture a été ôtée. L'expérimentateur a attendu pendant 10 minutes en face de la batterie avant de commencer les observations de façon à habituer les animaux à sa présence. L'activité a été mesurée pendant 10 minutes en utilisant une grille découpée en fenêtres de cinq secondes. Le score 1 a été attribué lorsque l'individu sautait entre deux perchoirs (ou pour une distance équivalente au sol) dans les cinq secondes et le score 0 si ce dernier ne se déplaçait pas dans la fenêtre des cinq secondes. Même si l'oiseau se déplaçait plusieurs fois en cinq secondes, le score attribué était de 1. Sur les dix minutes d'observation, le score maximal pouvant être obtenu a été fixé à 120 et le score minimal à 0.

Analyses statistiques

Concernant l'évaluation du rang hiérarchique, deux Analyses en Composante Principale (ACP), une en jours courts (photopériode hivernale) et une en jours longs (photopériode estivale), ont été réalisées sur les moyennes des comportements relatifs au test de compétition alimentaire en utilisant le logiciel R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche). Les scores de dominance de chaque individu ont été ensuite relevés.

Le coefficient de répétabilité des traits a été calculé selon la méthode de Lessells et Boag (Lessels & Boag 1987) avec le logiciel SigmaPlot version 11.0 (Systat Software, Inc. 2008), en effectuant une One-Way ANOVA pour chaque trait de personnalité.

De plus, les moyennes par traits comportementaux et pour chaque individu ont été calculées et des corrélations ont été effectuées en utilisant le coefficient de corrélation de Spearman si les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk $p < 0,05$) et Pearson si les données suivent une distribution normale (test de Shapiro-Wilk $p > 0,05$). Pour ce qui est des corrélations des différents traits de personnalité, seules les corrélations significatives des traits répétables peuvent être prises en compte pour mettre en évidence un syndrome comportemental (**les traits non répétables ne sont pas considérés comme étant de la personnalité pour ces individus**).

Afin d'étudier l'influence de la photopériode sur la personnalité, des tests de Wilcoxon ont été réalisés entre les moyennes des comportements en jours courts et celles en jours longs, entre deux sessions d'une même photopériode et entre la dernière session en jours courts et la première session en jours longs, en utilisant de nouveau le logiciel R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche). Seuls les traits répétables peuvent être pris en compte.

En ce qui concerne les différences entre (i) parents/petits, (ii) petits élevés avec/sans stimulations sexy et (iii) l'influence de la photopériode (jours courts/jours longs), des tests de sommes de rangs de Mann-Whitney ont été réalisés si les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk $p < 0,05$) et des t-tests si

les données suivent une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p >0,05). **Seuls les traits répétables peuvent être pris en compte.**

Enfin, pour ce qui est de l'héritabilité, les individus ont été regroupés par nids, l'échantillon est de 16 nids. Une méthode pour mesurer l'héritabilité (h^2) d'un trait est d'estimer la variance intra-nids par rapport à la variance inter-nids en utilisant une ANOVA avec comme facteur, les nids. L'héritabilité a été calculée comme étant le coefficient de corrélation intra-classes au carré (Falconer & Mackay 1996). L'héritabilité a été calculée en divisant la réponse à la sélection cumulative par l'intensité de la sélection cumulative (Falconer & Mackay 1996; Lynch & Walsh 1998). L'héritabilité évalue la part des facteurs génétiques dans la probabilité d'apparition d'un trait phénotypique donné au sein d'une population. Autrement dit, la part de variance phénotypique relevant de la variance génotypique. L'héritabilité sert, par conséquent, à quantifier la part des facteurs environnementaux et des facteurs génétiques dans la constitution du phénotype d'une population. L'héritabilité mesure donc la proportion de la variance totale qui est attribuable à l'effet des gènes. Ceci est défini comme étant le rapport entre la variance génétique additive (VA) sur la variance phénotypique (VP), c'est à dire h^2 = VA / VP (Falconer & Mackay 1996). Le coefficient de répétabilité et d'héritabilité des traits ont été calculés selon la méthode de Lessells et Boag (Lessels & Boag 1987) et de Van Oers et al. (Van Oers et al. 2003) avec le logiciel SigmaPlot version 11.0 (Systat Software, Inc. 2008), en effectuant une One-Way ANOVA pour chaque trait de personnalité. Lorsque les caractères sont à forte héritabilité: $h^2 > 0,45$ cela signifie que l'influence du milieu est faible et la transmission est forte. Lorsque les caractères sont à faible héritabilité: $h^2 < 0,20$, cela signifie que l'influence du milieu est forte et la transmission est faible. Enfin, lorsque les caractères peuvent être à héritabilité moyenne: $0,25 < h^2 < 0,40$.

Résultats

- Adultes

  - Mâles

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,33±SE, F=1,976, p= 0,07) (Annexe 2 Tableau de répétabilité I.1).

Concernant l'analyse statistique des données pour les adultes mâles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que les individus les plus obstinés sont également les plus sociables (r = 0,51 ; p = 0,02), les plus téméraires (r = -0,58 ; p = 0,007 cela signifie que la latence d'arrivée à la ressource alimentaire suite à un événement effrayant est moins élevée) et les plus subordonnés (r = -0,51 ; p = 0,02 cela signifie que le score de dominance en compétition alimentaire est moins important). Les résultats obtenus démontrent également que plus les individus sont sociables, moins ces derniers sont dominants (r = -0,50 ; p = 0,03) et plus ils sont téméraires (r = -0,47 ; p = 0,04) (Figure I.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations I.1).

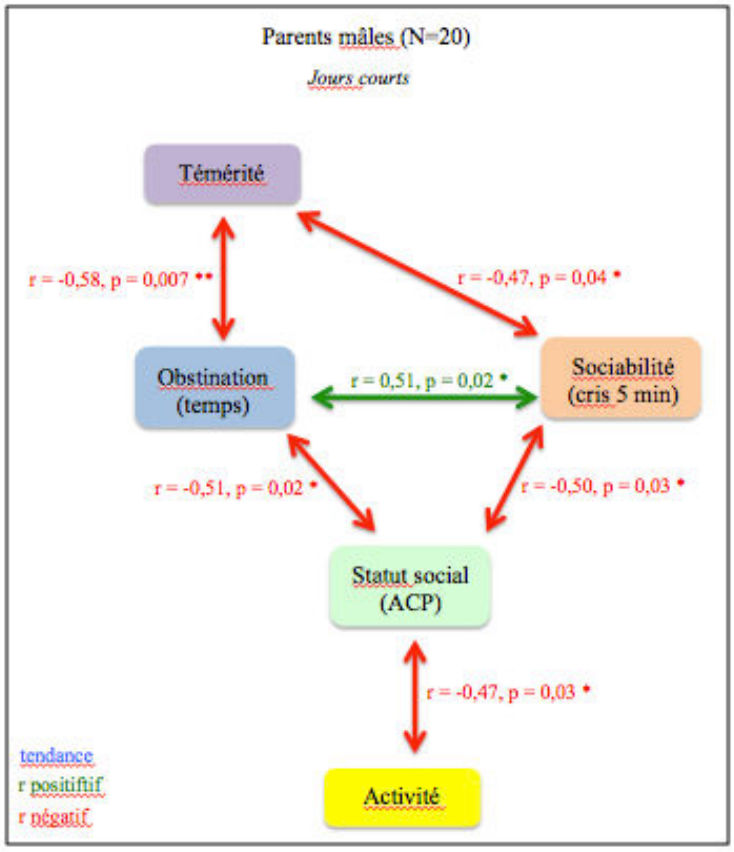


Figure I.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la témérité (R_A = 0,24 ; F = 1,63 ; p = 0,15) et la néophobie (R_A = -0,07 ; F = 0,87 ; p = 0,61) (Annexe 2 Tableau de répétabilité I.2).

Concernant l'analyse statistique des données pour les adultes mâles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,05).
Les résultats mettent en évidence que les individus les plus actifs sont également les moins sociables (r =- 0,50 ; p = 0,02) (Figure I.2 et Annexe 3 Tableau de corrélations I.2).

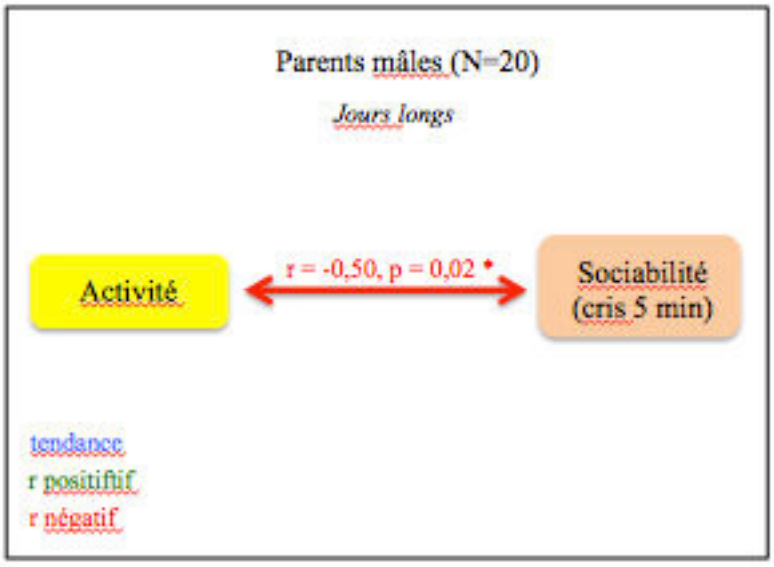


Figure I.2: Corrélations des différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours longs

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,07 ; F = 1,15 ; p = 0,38) et l'activité (R_A = 0,21 ; F = 1,52 ; p = 0,18) (Annexe 2 Tableau de répétabilité I.3).

Concernant l'analyse statistique des données pour les adultes mâles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,01).
Les résultats mettent en évidence que les individus les plus téméraires sont les plus agressifs (r = 0,51 ; p = 0,02) et les plus obstinés (r = -0,51 ; p = 0,02) (Figure I.3 et Annexe 3 Tableau de corrélations I.3).

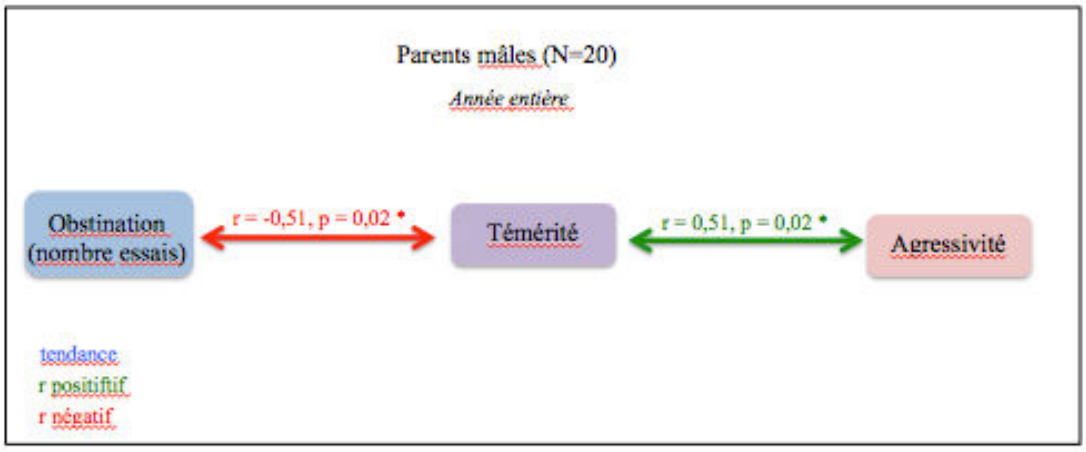


Figure I.3: Corrélations des différents traits de personnalité chez les mâles adultes durant une année entière (jours courts et jours longs)

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Concernant l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant l'obstination (ni le temps, ni le nombre d'essais) (temps: t = -1,11 ; p = 0,027 ; n = 20 ; nombre d'essais: u = 171 ; p = 0,44 ; n = 20), l'agressivité (u = 148,5 ; p = 0,17 ; n = 20), la sociabilité (ni les cris 5 min, ni les cris 10 min) (cris 5 min: u = 178 ; p = 0,95 ; n = 20 ; cris 10 min: u = 179 ; p = 0,97 ; n = 20) et le statut social (t <-0,001 ; p = 1 ; n = 20). En revanche, la photopériode influence significativement l'activité (t = 2,45 ; p = 0,019 ; n = 20).

- Femelles

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules sont répétables l'agressivité (R_A = 0,56 ; F = 6,03 ; p <0,001) et la sociabilité (cris 5 min: R_A = 0,62 ; F = 4,25 ; p = 0,03 ; cris 10 min: R_A = 0,70 ; F = 5,60 ; p = 0,013) tous les autres traits ne sont pas répétables (Annexe 2 Tableau de répétabilité II.1).

Concernant l'analyse statistique des données pour les adultes mâles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,05).
Les résultats mettent en évidence que les individus dominants sont les plus sociables (r = 0,51 ; p = 0,02) (Figure II.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations II.1).

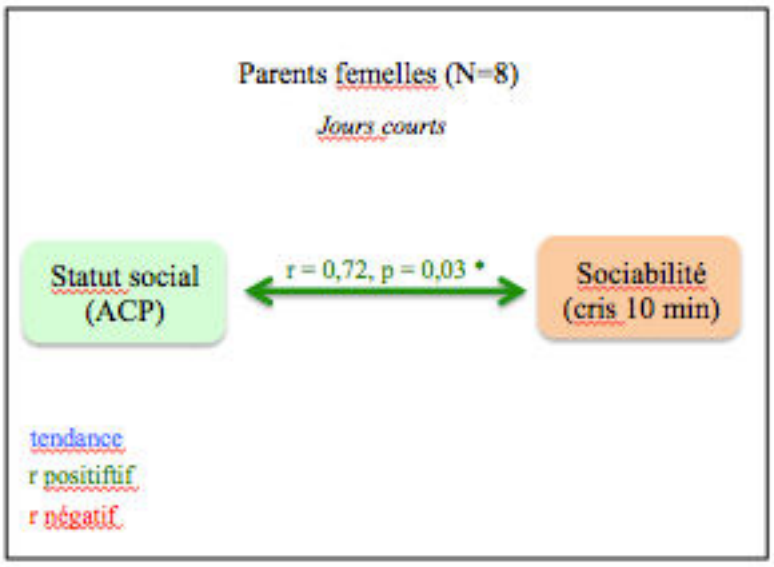


Figure II.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,23 ; F = 1,59 ; p = 0,28) (Annexe 2 Tableau de répétabilité II.2).

Pour ce qui est de l'analyse statistique des données pour les femelles adultes en jours longs, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,05).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est actif, moins il est obstiné (r = -0,69 ; p = 0,04) et que, plus il est dominant, moins il est sociable (r = 0,69 ; p = 0,04) (Figure II.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations II.2).

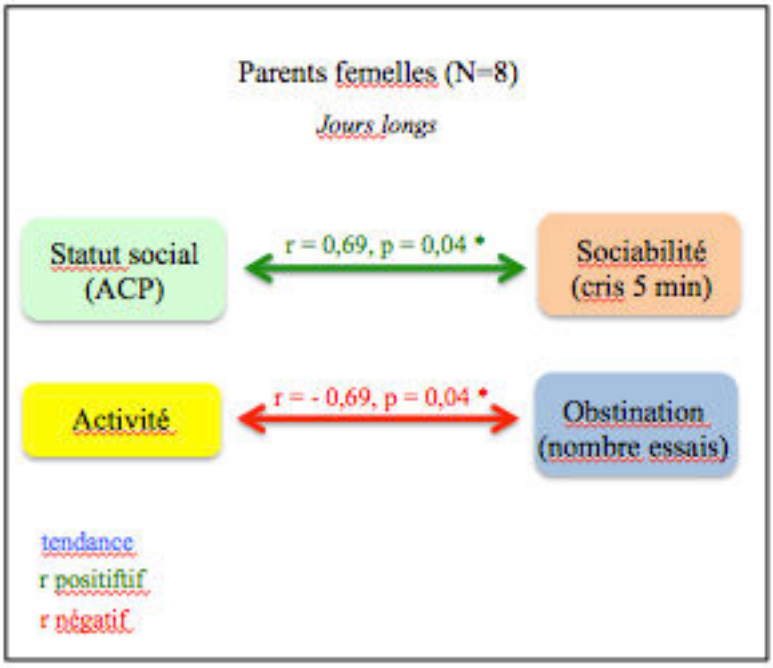


Figure II.2: Corrélations des différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours longs

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules sont répétables l'obstination avec le nombre d'essais (R_A = 0,58 ; F = 3,80 ; p = 0,04), l'agressivité (R_A = 0,85 ; F = 12,27 ; p = 0,001) et la sociabilité (cris 5 min: R_A = 0,92 ; F = 23,33 ; p < 0,001 ; cris 10 min: R_A = 0,88 ; F = 15,81 ; p < 0,001). Tous les autres traits ne sont pas répétables (Annexe 2 Tableau de répétabilité II.3).

Les corrélations entre les différents traits de personnalité, durant l'année entière, mises en évidence ne concernent pas de traits répétables, **aucun syndrome comportemental ne peut être illustré** (Annexe 3 Tableau de corrélations II.3).

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Concernant l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant l'agressivité (u = 28,5 ; p = 0,72 ; n = 8), la sociabilité (ni les

cris 5 min, ni les cris 10 min) (cris 5 min: u = 30,5 ; p = 0,88 ; n = 8 ; cris 10 min: t = -0,48 ; p = 0,63 ; n = 8) et le statut social (t <0,001 ; p = 1 ; n = 8).

- Parents (mâles et femelles)

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la témérité (R_A = 0,30 ; F = 1,84 ; p = 0,06) (Annexe 2 Tableau de répétabilité III.1).

Pour ce qui est de l'analyse statistique des données pour les adultes en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que plus un individu est obstiné, plus il est sociable (r = 0,57 ; p = 0,002) et plus il est actif (r = 0,40 ; p = 0,03). Enfin, plus un individu est actif et plus il est sociable (r = 0,39 ; p = 0,04) (Figure III.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations III.1).

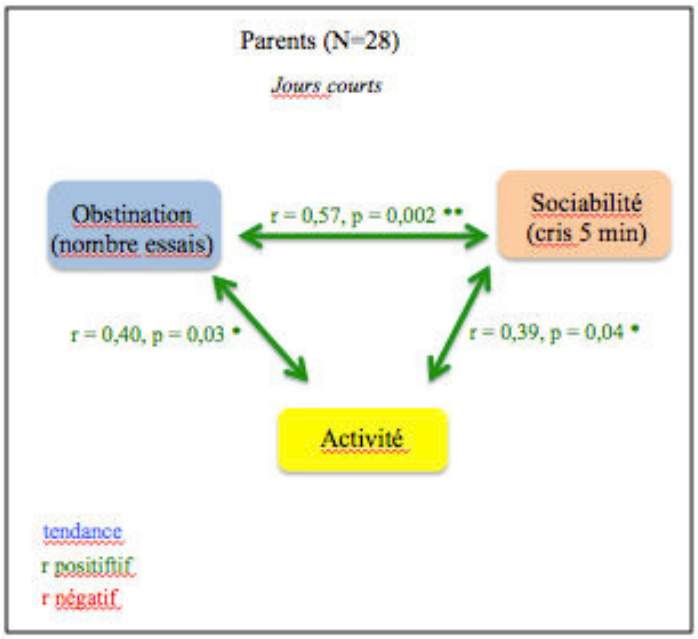


Figure III.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,22 ; F = 1,57 ; p = 0,13) (Annexe 2 Tableau de répétabilité III.2).

Pour ce qui est de l'analyse statistique des données pour les adultes en jours longs, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,01).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est téméraire, moins il est agressif (r = 0,45 ; p = 0,018). Ensuite, moins un individu est téméraire, plus il est néophobe (r = 0,58 ; p = 0,0014) et moins il est actif (r = -0,42 ; p = 0,03). De même, plus un individu est actif, plus il est dominant (r = 0,40 ; p = 0,03) et moins il est néophobe (r = -0,39 ; p = 0,04). Enfin, plus un individu est néophobe et plus il est agressif (r = 0,56 ; p = 0,002) (Figure III.2 et Annexe 3 Tableau de corrélations III.2).

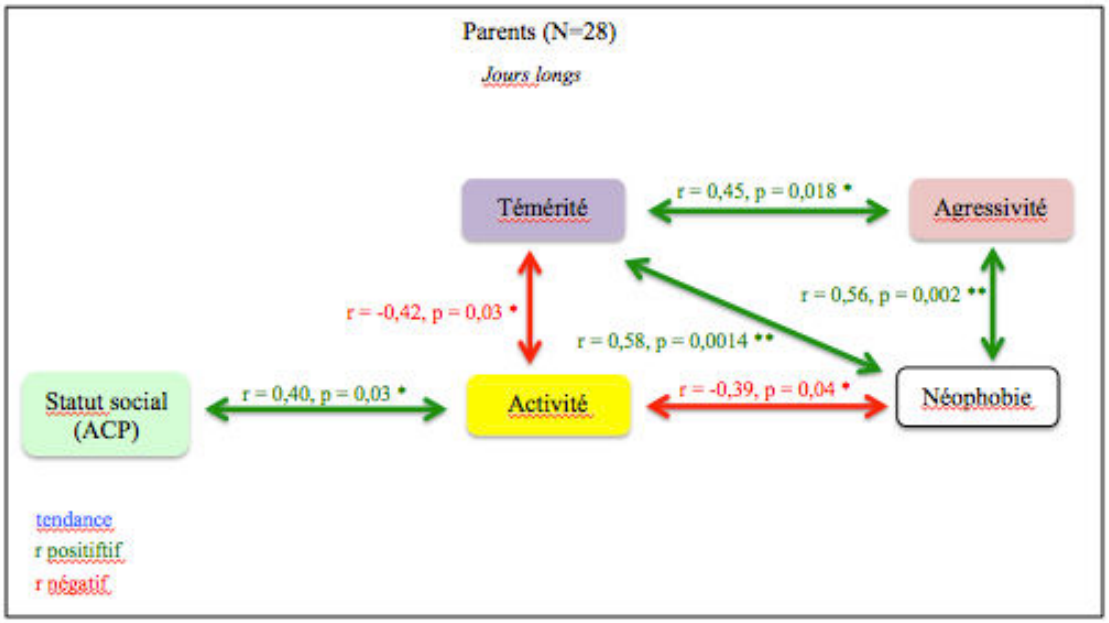


Figure III.2: Corrélations des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours longs

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,29 ; F = 1,81 ; p = 0,066) (Annexe 2 Tableau de répétabilité III.3).

Pour ce qui est de l'analyse statistique des données pour les adultes durant l'année entière, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,05).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné, plus il est sociable (r = 0,51 ; p = 0,02), actif (r = 0,47 ; p = 0,012) et moins il est téméraire (r = -0,38 ; p = 0,04). Une tendance se démarque, plus obstiné est l'individu et moins il est néophobe (r = -0,37 ; p = 0,054). Ensuite, moins un individu est téméraire, plus il est néophobe (r = 0,58 ; p = 0,012) et plus il est agressif (r = 0,47 ; p = 0,011). Enfin, plus un individu est néophobe et plus il est agressif (r = 0,44 ; p = 0,018) (Figure III.3 et Annexe 3 Tableau de corrélations III.3).

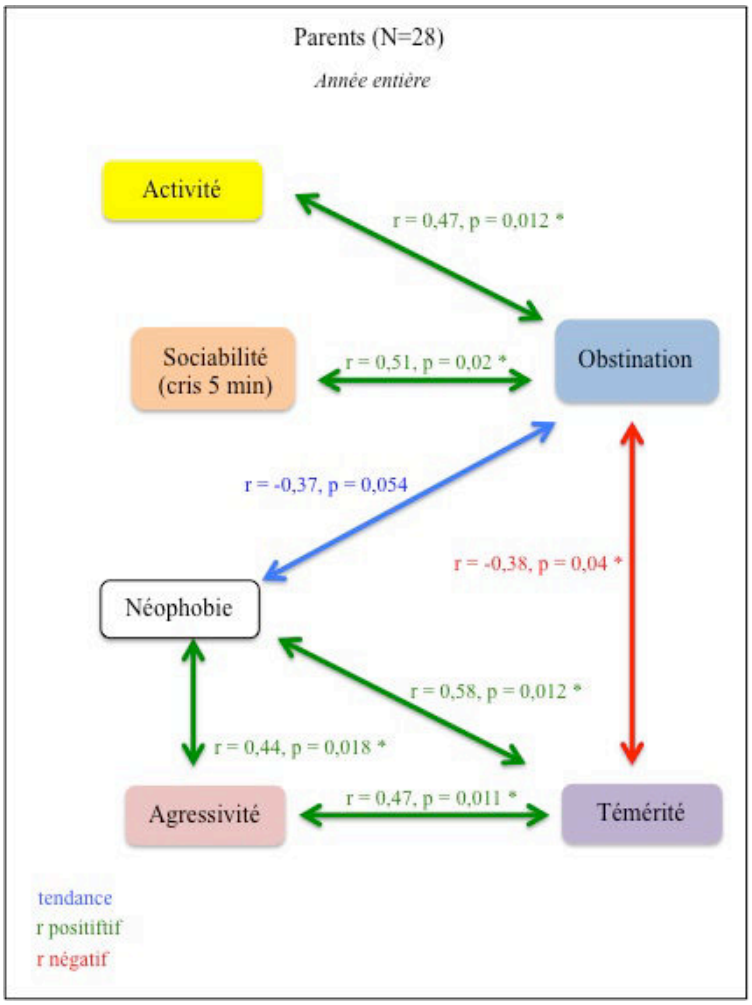


Figure III.3: Corrélations des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est de l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant l'obstination (ni le temps, ni le nombre d'essais) (temps: u = 293,5 ; p = 0,11 ; n = 28 ; nombre d'essais: u = 317,5 ; p = 0,22 ; n = 28), l'agressivité (u = 309,5 ; p = 0,18 ; n = 28), la sociabilité (ni les cris 5 min, ni les cris 10 min) (cris 5 min: u = 364 ; p = 1 ; n = 28 ; cris 10 min: u = 361 ; p = 0,96 ; n = 28) et le statut social (t <-0,001 ; p = 1 ; n = 28). En revanche, la photopériode influence significativement l'activité (t = 2,33 ; p = 0,024 ; n = 28).

- Jeunes

  - Mâles

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules la sociabilité (cris 5 min) (R_A = 0,31 ; F = 1,92 ; p = 0,057), la néophobie (R_A = 0,17 ; F = 1,42 ; p = 0,15) et l'activité (R_A = -0,07 ; F = 1,86 ; p = 0,67) ne sont pas répétables (Annexe 2 Tableau de répétabilité IV.1).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes mâles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné, moins il est agressif (r = -0,52 ; p = 0,0012). Enfin, plus un individu est dominant et plus il est téméraire (r = 0,51 ; p = 0,012) (Figure IV.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations IV.1).

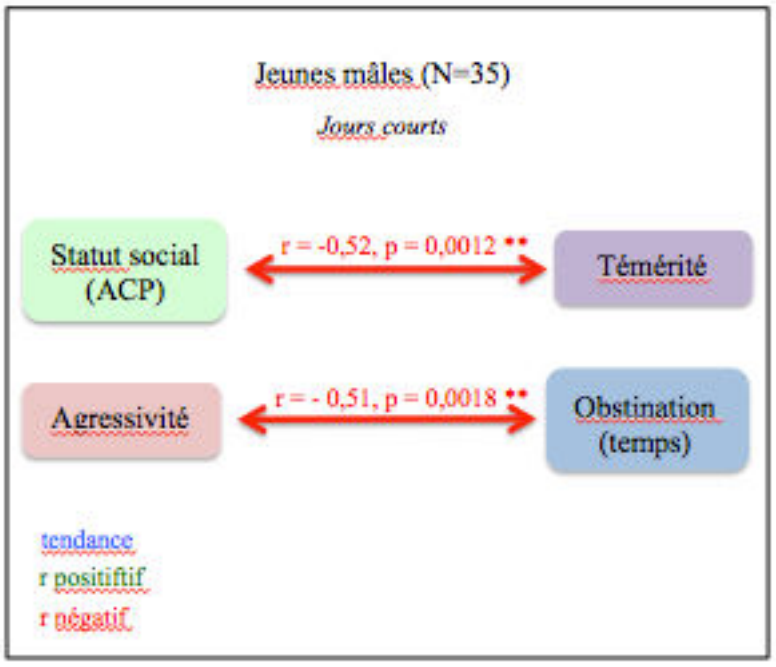


Figure IV.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules ne sont pas répétables l'obstination (nombre d'essais) (R_A = 0,04 ; F = 1,18 ; p = 0,28), la témérité (R_A = 0,24 ; F = 1,62 ; p = 0,10) et la néophobie (R_A = -0,19 ; F = 1,68 ; p = 0,84) (Annexe 2 Tableau de répétabilité IV.2).

Les corrélations entre les différents traits de personnalité durant la photopériode estivale mises en évidence ne concernent pas de traits répétables; **aucun syndrome comportemental ne peut être illustré** (Annexe 3 Tableau de corrélations IV.2).

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules sont répétables la sociabilité (cris 5 min) (R_A = 1,58 ; F = 2,23 ; p = 0,018) et la témérité (R_A = 1,80 ; F = 2,29 ; p = 0,014) (Annexe 2 Tableau de répétabilité IV.3).

Les corrélations entre les différents traits de personnalités durant l'année entière mises en évidence ne concernent pas de traits répétables; **aucun syndrome comportemental ne peut être illustré** (Annexe 3 Tableau de corrélations IV.3).

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est de l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant l'obstination (temps) (temps: u = 418,5 ; p = 0,23 ; n = 35). En revanche, la **photopériode a une influence significative sur l'agressivité** (u = 177 ; p < 0,001 ; n = 35).

- Femelles

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous les différents traits sont répétables (Annexe 2 Tableau de répétabilité V.1).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes femelles en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné, moins il est agressif (r = -0,52 ; p = 0,0012). Enfin, plus un individu est dominant et plus il est téméraire (r = 0,51 ; p = 0,012) (Figure V.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations V.1).

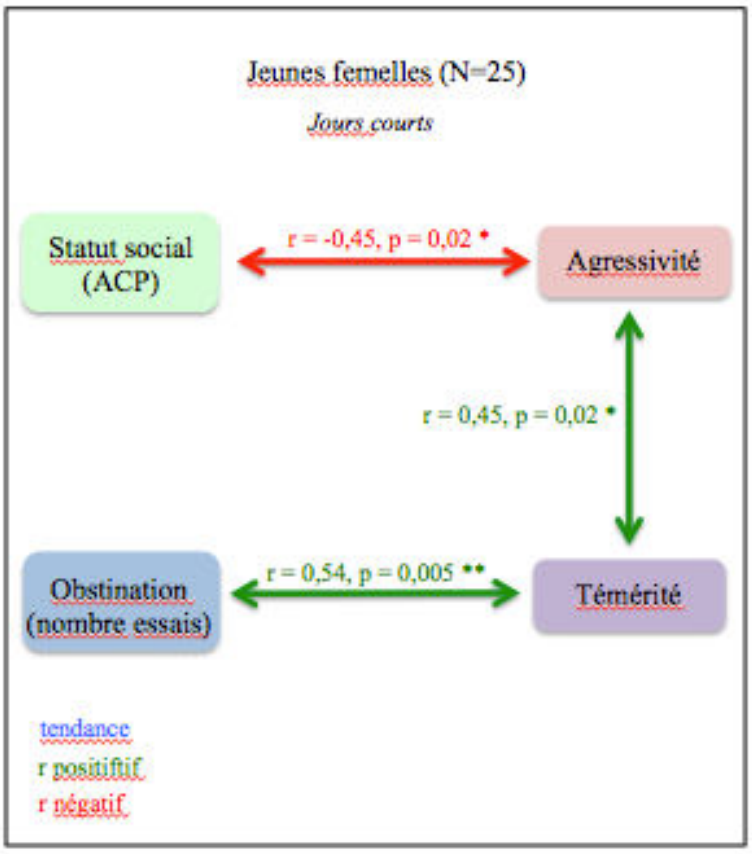


Figure V.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = 0,12 ; F = 1,26 ; p = 0,33) (Annexe 2 Tableau de répétabilité V.2).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes femelles en jours longs, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est sociable et plus il est téméraire (r = -0,56 ; p = 0,015) (Figure V.2 et Annexe 3 Tableau de corrélations V.2).

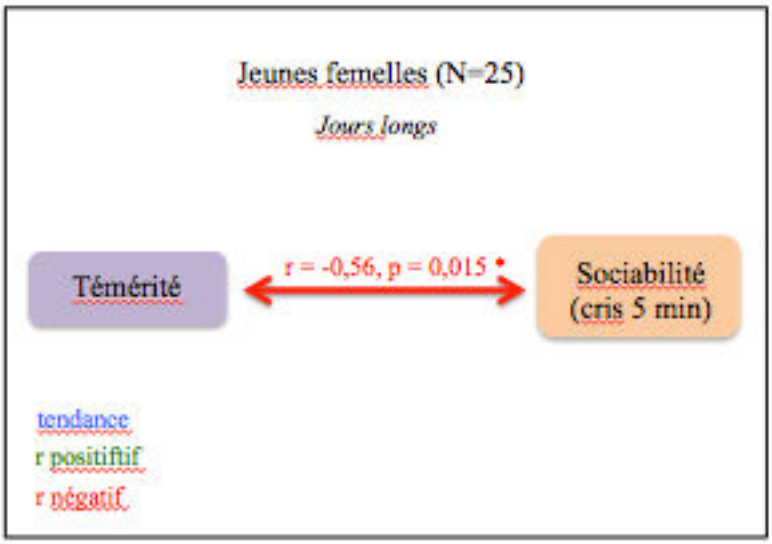


Figure V.2: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours longs

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules sont répétables l'obstination (temps) (R_A = 1,55 ; F = 3,43 ; p = 0,004) et l'agressivité (R_A = 0,70 ; F = 5,67 ; p < 0,001) (Annexe 2 Tableau de répétabilité V.3).

Les corrélations entre les différents traits de personnalités, durant l'année entière, mises en évidence ne concernent pas de traits répétables; **aucun syndrome comportemental ne peut être illustré** (Annexe 3 Tableau de corrélations V.3).

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est de l'influence de la photopériode sur les différents traits répétables de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant l'obstination (temps) ($u = 243$; $p = 0,88$; $n = 25$), la sociabilité (cris 5 min) ($u = 209$; $p = 0,79$; $n = 25$), la témérité ($u = 145,5$; $p = 0,052$; $n = 25$) et le statut social ($t < -0,001$; $p = 1$; $n = 25$). En revanche, la photopériode influence significativement l'obstination (nombre d'essais) ($u = 27,5$; $p < 0,001$; $n = 25$) ainsi que l'agressivité ($u = 108$; $p = 0,027$; $n = 25$).

- Jeunes (mâles et femelles)

Photopériode hivernale (jours courts)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie ($R_A = 0,12$; $F = 1,27$; $p = 0,18$) (Annexe 2 Tableau de répétabilité VI.1).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes en jours courts, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk $p < 0,001$).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné et moins il est agressif ($r = -0,46$; $p < 0,001$). De même, plus il est agressif, moins il est téméraire ($r = 0,26$; $p = 0,04$). Enfin, plus il est téméraire et moins il est dominant ($r = -0,36$; $p = 0,004$) (Figure VI.1 et Annexe 3 Tableau de corrélations VI.1).

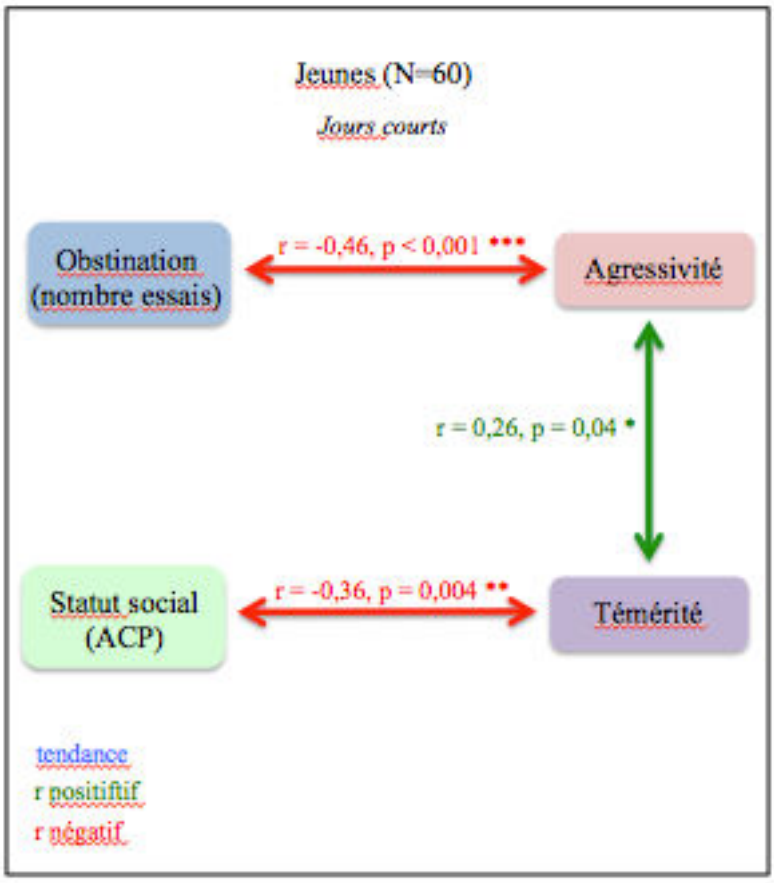


Figure VI.1: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours courts

Photopériode estivale (jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, tous sont répétables excepté la néophobie (R_A = -0,09 ; F = 0,84 ; p = 0,72) (Annexe 2 Tableau de répétabilité VI.2).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes en jours longs, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné et moins il est sociable (r = -0,43 ; p = 0,002). De même, plus il est sociable, plus il est téméraire (r = -0,34 ; p = 0,02) et plus il a tendance à être agressif (r = 0,29 ; p = 0,053). Enfin, plus il est téméraire et moins il est agressif (r = -0,32 ; p = 0,03) (Figure VI.2 et Annexe 3 Tableau de corrélations VI.2).

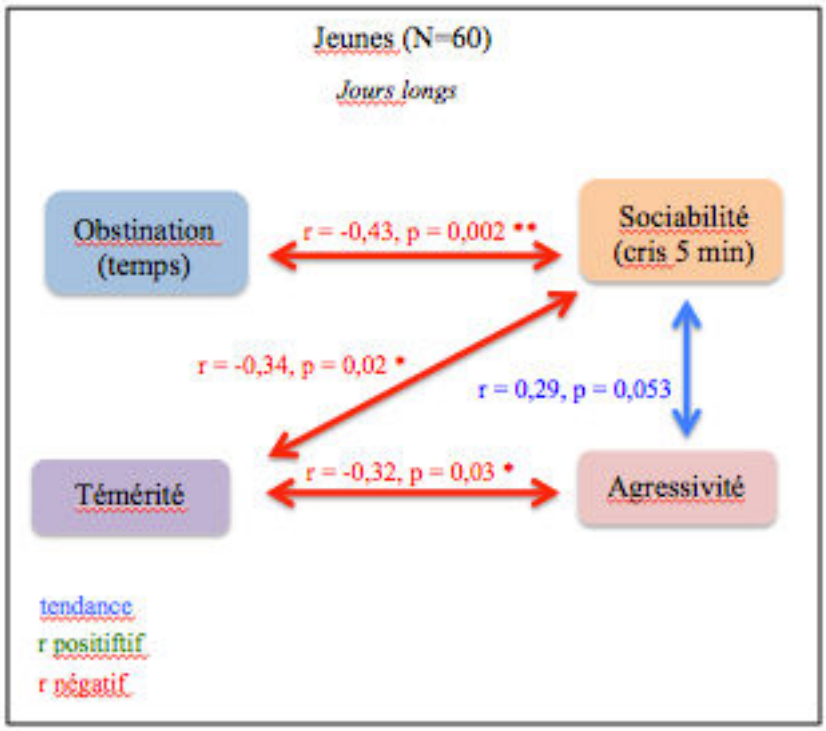


Figure VI.2: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours longs

Année entière (jours courts et jours longs)

Concernant la répétabilité des différents traits de personnalité, seules sont répétables l'obstination temps (R_A = 0,41 ; F = 2,41 ; p = 0,001), la sociabilité (5 min) (R_A = 0,38 ; F = 2,24 ; p = 0,003) et la témérité (R_A = 0,33 ; F = 1,99 ; p = 0,01) (Annexe 2 Tableau de répétabilité IV.3).

Concernant l'analyse statistique des données pour les jeunes durant l'année entière, ce sont des corrélations de Spearman qui ont été effectuées puisque les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk p <0,001).
Les résultats mettent en évidence que, plus un individu est obstiné et moins il est sociable (r = -0,31 ; p = 0,02) (Figure VI.3 et Annexe 3 Tableau de corrélations VI.3).

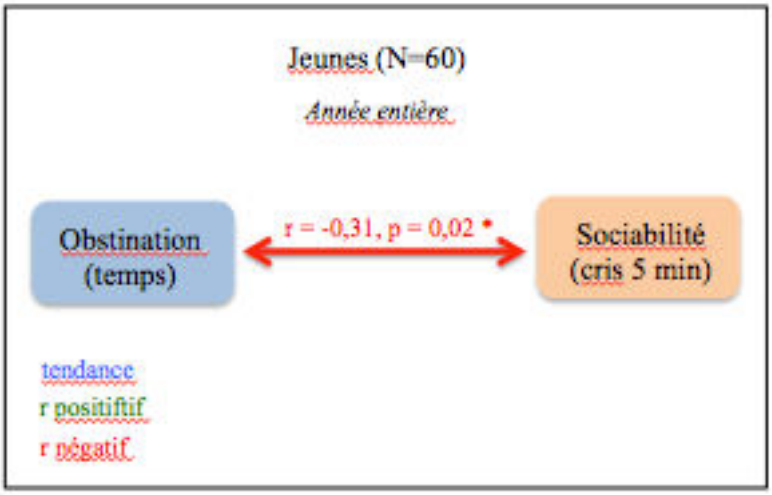


Figure VI.3: Corrélations des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Photopériode hivernale (jours courts) vs photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est de l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que la photopériode n'a aucune influence significative puisqu'il n'y a pas de différence entre les jours courts et les jours longs concernant: l'obstination (temps) ($u = 1273,5$; $p = 0,23$; $n = 60$), la sociabilité (cris 5 min) ($u = 1130,5$; $p = 0,09$; $n = 60$) et le statut social ($u = 1705$; $p = 0,62$; $n = 60$). En revanche, la photopériode influence significativement l'obstination (nombre d'essais) ($u = 86$; $p < 0,001$; $n = 60$), l'agressivité ($u = 570,5$; $p < 0,001$; $n = 60$) ainsi que la témérité ($u = 1114$; $p = 0,044$; $n = 60$).

- Adultes versus jeunes

  - Pères/fils

Photopériode hivernale (jours courts)

Pour ce qui est des **différences entre les pères et leurs fils** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que, globalement, il n'y a pas de différence entre les pères et leurs fils concernant l'obstination (nombre d'essais) ($u = 188$; $p = 0,6$; $n = 55$), la sociabilité (cris 10 min) ($u = 156$; $p = 0,35$; n

= 55) et le statut social (t = -0,21 ; p = 0,83 ; n = 55). En revanche, il **existe une différence significative pour l'obstination** (temps) (t = 4,47 ; p < 0,001 ; n = 55) **et l'agressivité** (u = 99 ; p = 0,007 ; n = 55).

Photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est des **différences entre les pères et leurs fils** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que, globalement, il n'y a pas de différence entre les pères et leurs fils concernant l'obstination (temps) (u = 132,5 ; p = 0,24 ; n = 55), la sociabilité (cris 5 min) (u = 106 ; p = 0,11 ; n = 55), l'agressivité (t = -1,55 ; p = 0,13 ; n = 55) et le statut social (u = 183 ; p = 0,52 ; n = 55). En revanche, il **existe une différence significative pour l'activité** (u = 41 ; p < 0,001 ; n = 55).

Année entière (jours courts et jours longs)

Pour ce qui est des **différences entre les pères et leurs fils** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que, globalement, il n'y a pas de différence entre les pères et leurs fils concernant la témérité (u = 152,5 ; p = 0,45 ; n = 55) et le statut social (u = 175 ; p = 0,40 ; n = 55). En revanche, il existe une **différence significative pour la sociabilité** (cris 5 min) (u = 81 ; p = 0,018 ; n = 55).

- Mères/filles

Photopériode hivernale (jours courts)

Pour ce qui est des **différences entre les mères et leurs filles** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que, globalement, il n'y a pas de différence entre les mères et leurs filles concernant la sociabilité (cris 5 min) (t = -1,25 ; p = 0,22 ; n = 33) et le statut social (t <-0,001 ; p = 1 ; n = 33). En revanche, il **existe une différence significative pour l'agressivité** (u = 39,5 ; p = 0,012 ; n = 33).

Photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est des **différences entre les mères et leurs filles** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence que, globalement, il n'y a pas de différence entre les mères et leurs filles concernant la sociabilité (cris 5 min) ($u = 62$; $p = 0,37$; $n = 33$), l'activité ($u = 54,5$; $p = 0,45$; $n = 33$), la témérité ($u = 31$; $p = 0,056$; $n = 33$), l'agressivité ($t = -0,98$; $p = 0,34$; $n = 33$), l'obstination (temps) ($u = 55,5$; $p = 0,22$; $n = 33$) et le statut social ($t < -0,001$; $p = 1$; $n = 33$). En revanche, il **existe une différence significative pour l'obstination** (nombre d'essais) ($u = 11,5$; $p < 0,001$; $n = 33$).

Année entière (jours courts et jours longs)

Pour ce qui est des **différences entre les mères et leurs filles** au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a **pas de différence entre les mères et leurs filles concernant l'agressivité** ($t = -1,62$; $p = 0,12$; $n = 33$) **et le statut social** ($t < -0,001$; $p = 1$; $n = 33$).

- Jeunes élevés « avec stimulations sexy » versus « sans stimulations sexy »

  - Jeunes mâles

Photopériode hivernale (jours courts)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes mâles élevés « avec stimulations sexy » et ceux « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant la sociabilité (cris 10 min) ($u = 96$; $p = 0,44$; $n = 35$), la témérité ($t = 0,41$; $p = 0,69$; $n = 35$), l'obstination (temps) ($t = 0$; $p = 1$; $n = 35$) et le statut social ($t = 0,41$; $p = 0,69$; $n = 35$). En revanche, il **existe une différence significative pour l'obstination** (nombre d'essais) ($t = 5,65$; $p < 0,001$; $n = 35$) **et l'agressivité** ($u = 40,5$; $p = 0,004$; $n = 35$).

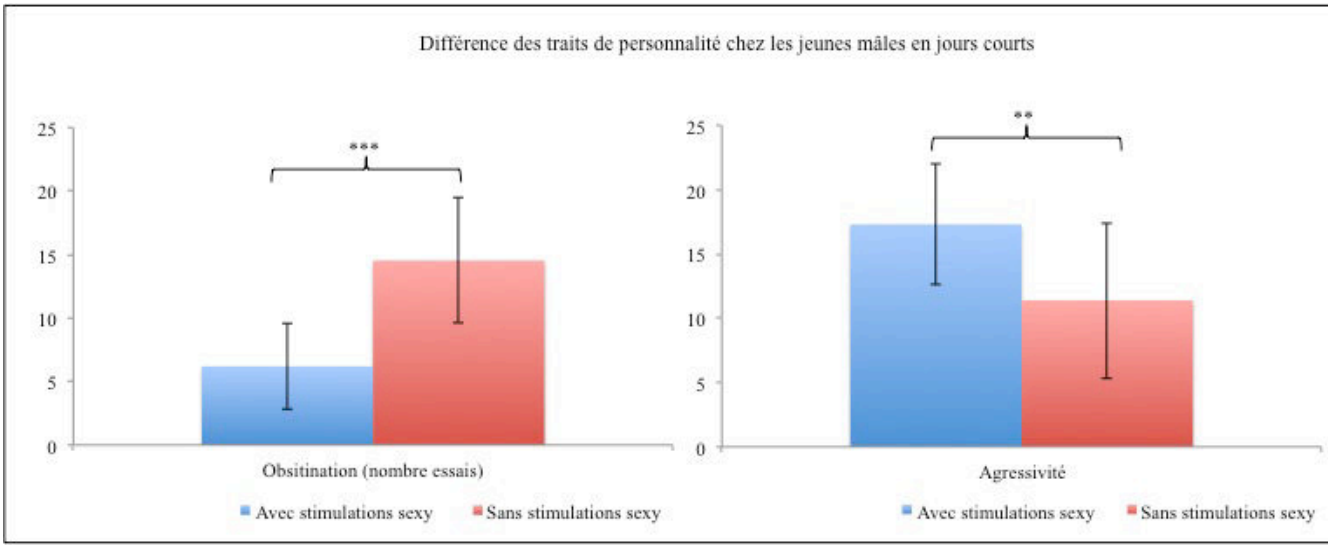


Figure VII.1: Différences entre les jeunes mâles élevés « avec stimulations sexy » et ceux « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits répétables de personnalité tels que l'obstination (nombre d'essais) et l'agressivité en jours courts

Concernant l'obstination (nombre d'essais), les données suivant une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: $p = 0,85$) un t-test a été effectué ($t = 5,65$; $p < 0,001$; $n = 35$). Pour ce qui est de l'agressivité, les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: $p < 0,05$) un test de sommes des rangs de Mann-Whitney a été effectué ($u = 40,5$; $p = 0,004$; $n = 35$).

Photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes mâles élevés « avec stimulations sexy » et ceux « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant la sociabilité (cris 5 min) ($u = 46$; $p = 0,44$; $n = 35$), l'agressivité ($t = 1,27$; $p = 0,21$; $n = 35$), l'obstination (temps) ($u = 32,5$; $p = 0,12$; $n = 35$), l'activité ($t = 0,65$; $p = 0,52$; $n = 35$) et le statut social ($u = 76$; $p = 0,13$; $n = 35$).

Année entière (jours courts et jours longs)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes mâles élevés « avec stimulations sexy » et ceux « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant la sociabilité (cris 5 min) (u = 59 ; p = 0,98 ; n = 35), la témérité (u = 50,5 ; p = 0,28 ; n = 35) et le statut social (u = 76 ; p = 0,13 ; n = 35).

- Jeunes femelles

Photopériode hivernale (jours courts)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant la sociabilité (cris 5 min) (u = 50,5 ; p = 0,55 ; n = 25), la néophobie (u = 76 ; p = 0,98 ; n = 25), l'obstination (temps) (u = 69,5 ; p = 0,70 ; n = 25) et le statut social (t = -1,98 ; p = 0,060 ; n = 25). En revanche, il **existe une différence significative pour l'obstination** (nombre d'essais) (u = 40,5 ; p = 0,048 ; n = 25), **la témérité** (u = 32,5 ; p = 0,016 ; n = 25) **et l'agressivité** (u = 25 ; p = 0,005 ; n = 25).

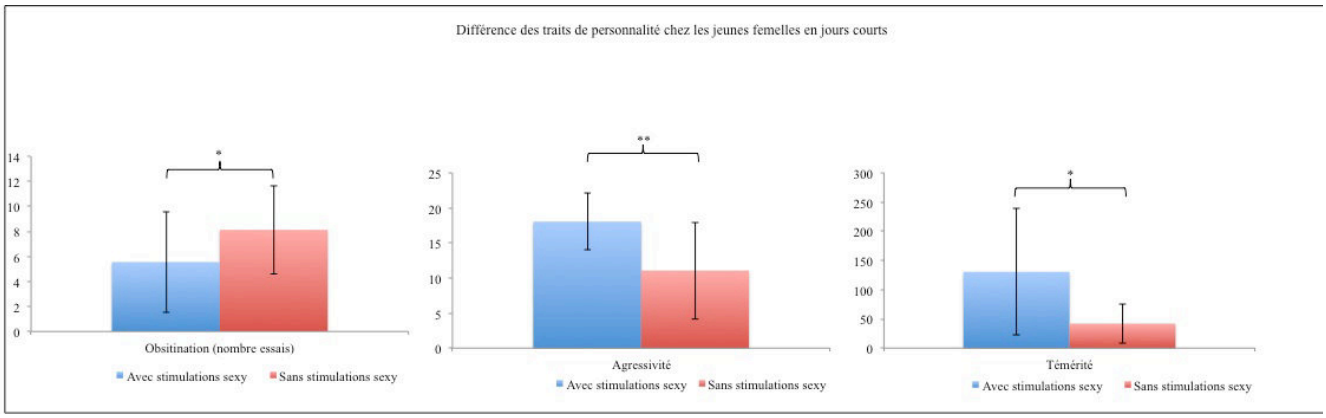


Figure VII.2: Différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits répétables de personnalité tels que l'obstination (nombre d'essais), l'agressivité et témérité en jours courts

Concernant l'obstination (nombre d'essais), les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: $p < 0,05$) un test de sommes des rangs de Mann-Whitney a été effectué ($u = 40,5$; $p = 0,048$; $n = 25$). Pour ce qui est de l'agressivité, les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: $p < 0,05$) un test de sommes des rangs de Mann-Whitney a été effectué ($u = 25$; $p = 0,005$; $n = 25$). Enfin, concernant la témérité, les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: $p < 0,05$) un test de sommes des rangs de Mann-Whitney a été effectué ($u = 32,5$; $p = 0,016$; $n = 25$).

Photopériode estivale (jours longs)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant la sociabilité (cris 5 min) ($u = 41$; $p = 0,52$; $n = 25$), la témérité ($u = 35$; $p = 0,69$; $n = 25$), l'obstination (temps) ($u = 49,5$; $p = 1$; $n = 25$), l'agressivité ($t = -2,05$; $p = 0,061$; $n = 25$) et l'activité ($u = 15,5$; $p = 0,054$; $n = 25$). En revanche, il **existe une différence significative pour le statut social** ($t = 2,11$; $p = 0,046$; $n = 25$).

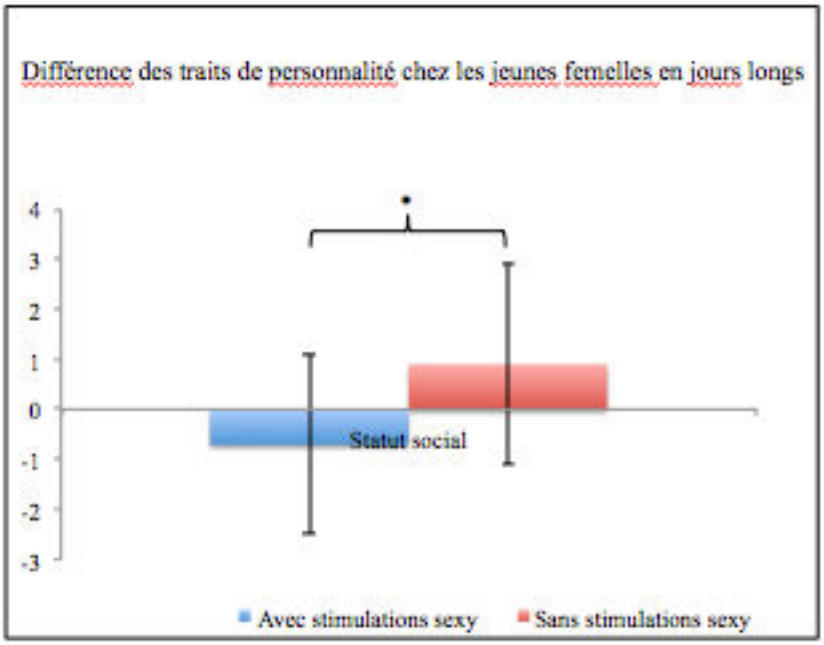


Figure VII.3: Différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits répétables de personnalité tels que le statut social en jours longs

Concernant le statut social, les données suivent une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: p = 0,89) un t-test a été effectué (t = 2,11 ; p = 0,046 ; n = 25).

Année entière (jours courts et jours longs)

Pour ce qui est des différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits de personnalité, les résultats mettent en évidence qu'il n'y a pas de différence entre les jeunes concernant l'obstination (nombre d'essais) (u = 45 ; p = 0,73 ; n = 25). En revanche, il **existe une différence significative pour le statut social** (t = 2,54 ; p = 0,018 ; n = 25) **et l'agressivité** (t=-3,51, p=0,004, n=25).

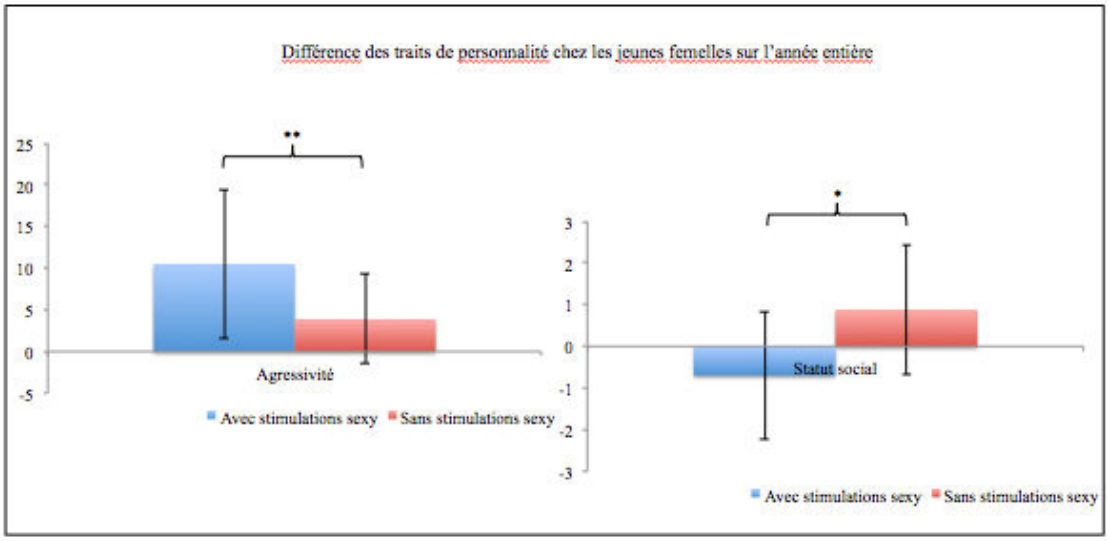


Figure VII.4: Différences entre les jeunes femelles élevées « avec stimulations sexy » et celles « sans stimulations sexy » au niveau des différents traits répétables de personnalité tels que l'agressivité et le statut social en jours longs

Concernant l'agressivité et le statut social, les données suivent une distribution normale (test de Shapiro-Wilk: agressivité: p = 0,61 ; statut social: p = 0,28) un t-test a été effectué (agressivité: t = -3,51 ; p = 0,004 ; n = 25 ; statut social: t = 2,54 ; p = 0,018 ; n = 25).

Discussion

Les résultats de cette étude démontrent l'existence de profils comportementaux, ou personnalité, chez le canari domestique commun. En effet, des

syndromes comportementaux, se définissant comme étant des corrélations entre différents traits de personnalité, (Sih et al. 2004) ont été mis en valeur chez le canari domestique commun des deux sexes adultes et jeunes, ainsi que cela a été mis en évidence chez diverses espèces d'oiseaux (Quinn & Creswell 2005; Herborn et al. 2010).

Ces corrélations ne concernent que les traits répétables de la personnalité. Ces derniers diffèrent selon la photopériode ainsi que l'âge (adulte/jeune) et le sexe (mâle/femelle) de l'individu. Les résultats mettent en lumière une répétabilité globale pour les différents traits de personnalité excepté pour la témérité et la néophobie. Cette dernière n'est pas répétable sauf durant la photopériode hivernale (parents et jeunes femelles). Cela pourrait s'expliquer par le matériel utilisé dans le protocole expérimental. En effet, une étude sur l'écureuil tamia rayé, *Tamias striatus,* a démontré que les individus ne manifestaient aucune néophobie (peur de la nouveauté) face à une balle de petite taille alors même qu'une latence d'approche plus élevée était observée concernant une chaussette en laine (Réale et al. 2007). Ces travaux ont démontré que la néophobie s'exprimerait davantage face à un objet s'apparentant le plus à un prédateur (Réale et al. 2007).

Concernant la témérité, dans notre étude ce trait de personnalité n'est pas répétable contrairement à ce qui a été démontré chez diverses espèces telles que les poissons (les guppy, *Poecilia reticulata,* (Godin & Dugatkin 1996), la crapet-soleil ou perche soleil, *Lepomis gibbosus,* (Coleman & Wilson 1998) et les oiseaux (le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* (David et al. 2011). Différentes hypothèses peuvent alors être proposées pour expliquer ce résultat. En premier lieu, **la domestication peut avoir potentiellement une influence sur la témérité**. En effet, des études ont démontré un impact de la domestication sur ce trait de personnalité chez plusieurs souches de poissons zèbres, *Danio rerio.* Il peut s'agir d'un syndrome de domestication (Moretz et al. 2007). En second lieu, la taille de l'effectif pourrait avoir une influence sur la répétabilité des différents traits de personnalité. Ceci expliquerait également la raison pour laquelle, chez les femelles adultes, très peu de traits sont répétables quelle que soit la photopériode (Wilson & Godin 2009). Le caractère non répétable de la témérité chez toutes les femelles (adultes et jeunes) durant une année entière (photopériodes estivale et hivernale) pourrait s'expliquer par le fait que, durant la photopériode estivale, ces dernières sont moins téméraires que durant la

photopériode hivernale. Dans ce contexte de reproduction, les femelles sont potentiellement plus « prudentes » face à une situation nouvelle pouvant présenter des risques. Se mettre plus en retrait leur permettrait d'acquérir un maximum d'informations par rapport à l'environnement (Groothuis & Carere 2005) et ainsi évaluer les coûts et bénéfices de cette prise de risques. En effet, selon la théorie de la sélection sexuelle (Darwin 1859), en période de reproduction les femelles, investissant plus que les mâles en termes de production de gamètes (Schuett et al. 2010), ont tout intérêt à maximiser leur propre chance de survie ainsi que celle de leur descendance afin de transmettre leurs gènes. Chez les diamants mandarins, *Taeniopygia guttata,* mâles et femelles diffèrent dans leur comportement exploratoire. Les mâles sont plus constants que les femelles, ce qui sous-entend une sélection plus importante pour les mâles (Schuett et al. 2009). En effet, il serait plus avantageux pour une femelle d'avoir un partenaire constant et, par conséquent, prévisible concernant son comportement exploratoire. Cela permet l'accès aux ressources de manière continue, ce qui présenterait un avantage non négligeable dans les soins parentaux.

De même, l'activité n'est pas répétable durant la photopériode hivernale chez les femelles adultes ainsi que chez les jeunes mâles. Chez ces derniers, cela pourrait s'expliquer par l'apprentissage du chant. En effet, durant la photopériode hivernale les jeunes mâles commencent à émettre leur production vocale avec le chant plastique (Voigt & Leitner 2008). Cela suggère que les ressources énergétiques demandées pour l'activité soient attribuées à l'apprentissage de la production vocale. Lors de la photopériode estivale, lorsque le chant est cristallisé (Voigt & Leitner 2008), les ressources énergétiques peuvent, de nouveau, être attribuées à l'activité, d'autant que cela est nécessaire en période de reproduction dans la recherche de partenaire. Ces ressources énergétiques sont allouées selon les différentes demandes physiologiques ainsi qu'en fonction des différentes activités comportementales de l'organisme dans un ultime dessein, celui de développement de l'individu et, *in fine,* de survie. Cela se retrouve chez les femelles. En effet, en comparaison avec le chant plastique en photopériode hivernale et le chant cristallisé en période de reproduction chez les jeunes mâles (Voigt & Leitner 2008), les femelles peuvent présenter une activité « désorganisée » durant la photopériode hivernale. En effet, il a déjà été démontré qu'en période non reproductive les femelles construisent un nid de manière désordonnée. Cependant, sous l'influence d'hormones neuroendocriniennes

(œstrogène, prolactine …) sécrétées durant la saison de reproduction, la construction du nid est structurée (Steel & Hinde 1972) et leur activité est de nouveau « organisée ».

Contrairement à la néophobie, la témérité et l'activité, les résultats de cette étude suggèrent que **l'obstination, l'agressivité et la sociabilité sont répétables, de manière significative, durant les deux photopériodes (hivernale et estivale).** Cela confirme les résultats d'un certain nombre de travaux. En effet, il a été mis en évidence que l'obstination était constante au cours de tests successifs chez le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* (David et al. 2011). Chez la gambusie, *Gambusia affinis*, la sociabilité est répétable (Cote et al. 2010) et une forte répétabilité a été décrite pour l'agressivité chez diverses espèces telles que chez les oiseaux (l'oie cendrée, *Anser anser,* (Kralj-Fišer et al. 2007) et la mésange charbonnière, *Parus major,* (Carere et al. 2005)), les rongeurs (Benus et al. 1991) ou les primates (Fairbanks et al. 2004).

Concernant l'influence de la photopériode sur les différents traits de personnalité, les résultats de cette étude suggèrent que, globalement, il n'y pas de différence entre les photopériodes hivernale et estivale en ce qui concerne l'obstination, la sociabilité, la témérité, la néophobie et le statut social. En revanche, il **existe une influence de la photopériode pour l'agressivité et l'activité.**

Le statut social est stable durant l'année. Chez le canari domestique commun, la photopériode estivale correspond à la période de reproduction, période de forte compétition au cours de laquelle le taux de testostérone augmente (Parisot et al. 2005) stimulant ainsi les comportements agressifs (Wingfield et al. 1987). Or, des études sur le moineau domestique, *Passer domestic*us, n'ont montré aucune corrélation entre le niveau de testostérone et la hiérarchie sociale (Hegner & Wingfield 1986).

L'activité diffère selon la photopériode. Ainsi, en période de reproduction, le mâle serait plus actif qu'en photopériode hivernale. Ce résultat est en accord avec la littérature démontrant que l'augmentation de la testostérone, associée aux jours longs, entraîne une augmentation de l'activité (Wingfield & al. 1990 ; Cavigelli & Peirera 2000).

De même, l'agressivité est soumise à l'influence de la photopériode. En effet, les résultats de cette étude suggèrent que les sujets sont moins agressifs en photopériode estivale qu'en photopériode hivernale. Cela pourrait s'expliquer par le fait que le

statut social ne diffère pas d'une photopériode à l'autre de la même année. En revanche, lorsque ce dernier change c'est durant la photopériode hivernale d'une année sur l'autre [données non publiées]. Cela signifierait donc une augmentation de l'agressivité en jours courts. Cela a été démontré chez d'autres espèces telles que le hamster russe, *Phodopus sungorus*, plus agressif durant la photopériode hivernale (Jasnow et al. 2000) puisqu'il existe une corrélation négative entre ces deux variables. Néanmoins, des travaux n'ont mis en évidence aucune relation entre ces deux variables (Nieuwenhuijsen et al. 1987).

En conclusion, la photopériode n'influence pas le statut social de l'individu mais agit sur l'intensité de certains traits de personnalité.

En ce qui concerne les syndromes comportementaux, les résultats de cette étude les ont mis en évidence globalement dans toutes les photopériodes (hivernale, estivale et année entière) chez le canari domestique commun adulte et jeune, des deux sexes. Néanmoins, chez les femelles adultes, il n'y pas de corrélation entre les différents traits répétables de personnalité durant l'année entière (photopériodes estivale et hivernale). Cela peut s'expliquer par le fait que les différents traits ne sont pas toujours répétables en raison d'un faible échantillon. De plus, si un trait n'est pas répétable, il ne peut être considéré comme étant de la personnalité (Réale et al. 2007), et, par conséquent, intégrer un syndrome comportemental (corrélation entre les différents traits répétables (Sih et al. 2004)). Il existe également une différence entre les jeunes et les adultes, les jeunes présentant moins de syndromes comportementaux. Ceci, potentiellement en raison de **différences inter-individuelles trop marquées ainsi qu'une labilité caractéristique des jeunes en développement** (Davies & Green 1976 ; Greenberg 2003).

Concernant ces syndromes comportementaux, les résultats de cette étude mettent en évidence une corrélation positive entre le nombre d'essais et le temps pour attraper le sujet (plus le nombre d'essais augmente et plus le temps pour attraper le sujet augmente) et les cris à 5 min et 10 min, cela pour les deux photopériodes, ce qui semble cohérent.

Pour ce qui est de la témérité, celle-ci est corrélée négativement avec la sociabilité. Ce qui signifie que, plus un individu est sociable, plus il est téméraire. Ces résultats concernent mâles et femelles, jeunes et adultes durant les photopériodes estivale et

hivernale. Cela a été mis en évidence chez la gambusie ou guppy sauvage, *Poecilia reticulata,* (Cote et al. 2010) ainsi que chez diverses espèces d'oiseaux et vertébrés (Boogert et al. 2006). La témérité est également corrélée positivement à la néophobie chez les adultes, ce qui signifie que, plus téméraire est l'animal, moins il est néophobe. Ces deux traits comportementaux sont certainement relatifs à l'exploration et/ou à une stratégie anti-prédatrice (Réale et al. 2007). En effet, un individu qui tend à explorer plus facilement son environnement va découvrir de nouvelles ressources, ce qui diminuera sa néophobie (Greenberg 2003). De plus, ce résultat est soutenu par des études menées en laboratoire chez diverses espèces d'oiseaux et de poissons. En effet, des travaux ont démontré que les individus plus « audacieux » avaient, en général, de faibles latences d'approche face à un nouvel objet (Budaev et al. 1999 ; Hollander et al. 2008) et retournaient plus rapidement à la source de nourriture après avoir été surpris (Van Oers et al. 2004). Cette observation est confortée par les résultats mis en évidence chez les coyotes, *Canis latrans,* ainsi que chez les mésanges de Gambel, *Poecile gambeli*, espèces dont les plus téméraires sont également les moins néophobes et les plus dominants (Mettler et al. 2007; Fox et al. 2009). Cela a été mis en lumière par les résultats de cette étude. En effet, durant la photopériode hivernale, les jeunes canaris dominants sont plus téméraires et plus agressifs. Les résultats de cette étude suggèrent que la témérité est corrélée positivement à l'agressivité, ce qui signifie que les individus agressifs sont les moins téméraires. Cela se retrouve chez les adultes et les jeunes durant les deux photopériodes et l'année entière. Cette corrélation a été démontrée chez l'araignée, *Agelenopsis aperta,* (Riechert et al. 1993). Ces résultats sont cohérents avec la corrélation entre l'agressivité et la néophobie à savoir que, plus un individu est agressif, plus il est néophobe et par conséquent moins il est téméraire. Ceci a été mis en valeur chez les adultes durant la photopériode estivale et durant l'année entière. De même, le statut social est corrélé négativement avec l'agressivité chez les jeunes femelles en jours longs, ce qui signifie que, plus l'oiseau est dominant, moins il est agressif. Cela est pertinent avec le résultat précédent, à savoir que les individus agressifs étaient néophobes et moins téméraires. Cela peut s'expliquer par le fait que les dominants et les subordonnés sont conscients de leur statut social et, par conséquent, les individus présentant un haut rang hiérarchique n'ont pas besoin d'avoir recours à l'agressivité et aux comportements agonistiques (attaques) pour maintenir leur rang social (Larson et al. 2005). Le subordonné a accès à quelques ressources alimentaires, de temps en

temps (Forrester 1991; Alcock 2001). De plus, des études sur le moineau domestique, *Passer domestic*us, n'ont montré aucune corrélation entre le niveau de testostérone (stimulant l'agressivité Wingfield et al. 1990) et le statut social (Hegner & Wingfield 1986, Wingfield et al. 1987). Ce dernier est corrélé avec la sociabilité. En effet, les résultats de cette étude suggèrent que chez les mâles adultes, durant la photopériode hivernale, plus ils sont dominants et moins ils sont sociables. Cela peut s'expliquer par la mise en place du statut social qui se fait en jours courts [données non publiées]. En effet, les mâles dominants, en tentant d'asseoir et de conserver leur statut social avec tous les avantages associés (accès prioritaire aux ressources, meilleur territoire... (Hogstad 1989, Fox et al. 2009)), sont en compétition avec leurs congénères ce qui est incompatible avec la sociabilité. A l'inverse, en ce qui concerne les femelles durant les deux photopériodes, les résultats suggèrent que, plus elles sont dominantes, plus elles sont sociables. Cela s'expliquer au regard des différentes stratégies de fourragement. En effet, les individus présentant un rang hiérarchique inférieur s'alimentent seuls alors que les dominants suivent les subordonnés et engagent plus de fourragement social comme cela a été démontré chez les juncos ardoisés, *Junco hyemalis*, (Caraco et al. 1989). Ainsi, contrairement aux subordonnés, les dominants ont besoin d'un contact social complet pour fourrager comme cela a été mis en évidence chez chez les poules domestiques, *Gallus domesticus,* (Tolman 1964). Les résultats de cette étude démontrent que la sociabilité est également corrélée avec l'activité. En effet, durant la photopériode hivernale, plus les parents sont sociables, plus ils sont actifs. En revanche, durant la photopériode estivale les mâles adultes les moins sociables sont les plus actifs. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait, qu'en jours courts, l'activité est allouée dans la recherche alimentaire dans laquelle la sociabilité n'a pas ou peu sa place. En effet, les individus subordonnés sont souvent considérés comme étant des chapardeurs et les dominants comme étant des producteurs, cela signifie qu'ils recherchent activement de la ressource alimentaire (Barta & Giraldeau 1998; Parisot et al. 2004; Beauchamps 2008; Kurvers et al. 2010). A l'inverse, durant la période de reproduction, la sociabilité est indispensable dans la recherche de partenaires sexuels.

Concernant l'obstination, les résultats de cette étude vont à l'opposé des travaux sur les diamants mandarin, *Taeniopygia guttata,* (David et al. 2011) qui ne mettaient en évidence aucune corrélation avec les autres traits de personnalité. Les résultats de cette étude suggèrent que, durant la photopériode hivernale, plus les mâles adultes

sont obstinés, moins ils sont dominants. Cela s'explique par la définition même de l'obstination qui est un comportement de fuite et a des conséquences importantes sur le comportement anti-prédateurs ou lors d'une compétition intra-spécifique (David et al. 2011). En effet, plus un individu est obstiné plus il tentera de s'échapper face à un prédateur et, selon les résultats obtenus, celui-ci sera subordonné. Cela va à l'encontre de ce qui a été mis en évidence chez les oies bernaches femelles, *Branta leucopsis,* puisque ce sont les dominantes qui sont davantage vigilantes lorsqu'elles recherchent de la nourriture afin d'éviter une potentielle prédation (Stahl et al. 2001).

Après la répétabilité, l'héritabilité est souvent l'étape suivante dans l'étude des profils comportementaux ou personnalité (Van Oers et al. 2005b). Cela a été démontré dans des études longitudinales chez la mésange charbonnière, *Parus major,* à travers plusieurs lignées (Drent et al. 2003). Les traits de personnalité ont généralement une héritabilité modeste, 0,3, voire moins (Réale et al. 2007, Van Oers et al. 2011). Cela signifie donc qu'il y a, certes, une part génétique mais surtout une part environnementale comprenant l'expérience précoce.

Les résultats présentés maintenant vont mettre en évidence les **similitudes entre les parents et leur progéniture** (pouvant s'apparenter à la part génétique de cette héritabilité) et les différences entre les jeunes (ayant les mêmes parents mais à des cycles différents) élevés dans un environnement acoustique, riche en phrases hautement réactogènes et ceux élevés dans un environnement acoustique, pauvre en phrases « A » (cela peut s'apparenter à la part environnementale de l'héritabilité).
Les résultats de cette étude mettent en évidence que globalement les pères et leurs fils ne diffèrent significativement pas durant la photopériode hivernale. En effet, seules l'obstination et l'agressivité sont différentes. Concernant cette dernière, cela peut s'expliquer par le fait qu'elle soit stimulée par une hormone neuroendocrinienne telle que la testotérone (Wingfield et al. 1987). Le taux de testostérone dépend davantage de l'âge, de l'expérience, du contexte social et autres influences environnementales (Wingfield et al. 1987) comme cela a été démontré chez les rongeurs (Schuurman 1980 ; Brain 1983 ; Sachser & Prove 1984) et les primates (Eaton & Resko 1974 ; Dixson 1980 ; Phoenix 1980 ; Bernstein et al. 1983 ; Sapolsky 1984).
Concernant l'obstination, cela peut s'expliquer par le fait que celle-ci soit corrélée à l'agressivité. En effet, cette hormone stimulée par la testostérone peut expliquer les

variations inter-individuelles dans les traits de personnalité (Koolhaas et al. 1997). De même, les réponses au stress impliquant souvent la corticostérone peuvent être le principal mécanisme physiologique expliquant les variations de la personnalité ou profils comportementaux (Korte et al. 2005 ; Cockrem 2007).

Une différence au niveau de l'activité a également été mise en évidence durant la période de reproduction. Chez la bécasse des bois, *Scolopax rusticola*, une différence au niveau de l'activité dans la recherche alimentaire a été démontrée entre les adultes et les jeunes. En effet, étant moins expérimentés et, par conséquent, moins efficaces, les jeunes sont plus actifs que les adultes concernant les comportements de fourragement (Duriez et al. 2005).

Durant l'année entière (photopériodes estivale et hivernale), les résultats de cette étude ont mis en évidence une différence, entre les pères et leurs fils, au niveau de la sociabilité. Ils ont démontré que la sociabilité était corrélée avec l'obstination et l'activité, ces dernières semblent dépendre du contexte social et physiologique. En effet, il a été mis en valeur que l'expérience et les taux hormonaux sont la principale explication des variations inter-individuelles.

Ces différences se retrouvent également chez les femelles. En effet, les résultats de cette étude mettent en évidence une différence au niveau de l'agressivité entre les mère et leurs filles durant la photopériode hivernale. L'agressivité parents-petits a été démontrée chez la galinule poule d'eau, *Gallinula chloropus*. En effet, les mères peuvent se montrer agressives envers leurs filles puisqu'il y a une corrélation positive entre les comportements agonistiques maternels et le nourrissage des jeunes (Léonard et al. 1988). De même, lorsque le phénotype, tel que la couleur du plumage est liée au statut social et aux comportements agonistiques, les adultes possédant un plumage plus coloré que les juvéniles sont d'un rang hiérarchique plus élevé que ces derniers. Cela a été démontré chez le junco ardoisé (Holberton et al. 1990).

Les différences au niveau de l'obstination durant la période de reproduction, entre les mères et leurs filles, peuvent s'expliquer, comme pour les mâles, par le fait que ce trait de personnalité soit corrélé avec l'agressivité. Globalement, l'agressivité et l'activité sont peu héritables comme cela a été mis en évidence chez l'écureuil roux américain, *Tamiasciurus hudsonicus*, (Taylor et al. 2012).

Afin de vérifier la part génétique et celle environnementale de chaque trait de personnalité, un coefficient d'héritabilité stricte (h^2) a été mesuré. Les résultats obtenus mettent en évidence que seules l'obstination, la sociabilité et la témérité sont

héritables. Cela est cohérent avec l'héritabilité de la personnalité puisque cette dernière reste modérée (0,3). Au niveau des nids, l'obstination apparaît comme étant très héritable ($h^2 = 0,58$). Cela signifie une faible influence du milieux ($h^2 > 0,45$), ce qui n'est pas très pertinent avec les résultats obtenus chez les pères/fils en photopériode hivernale et chez les mères/filles en période de reproduction. Cela peut s'expliquer par le fait que l'héritabilité stricte (h^2) concerne l'année entière avec une influence de la photopériode, comme l'ont démontré les résultats précédents. Pour ce qui est de la sociabilité, ce trait possède une héritabilité moyenne ($h^2 = 0,42$). Cela signifie que le milieux joue un rôle non négligeable ($0,25 < h^2 > 0,45$), ce qui peut expliquer la raison pour laquelle une différence au niveau de ce trait a été mise en valeur par les résultats précédents chez les pères/fils. Enfin, la témérité apparaît comme étant héritable ($h^2 = 0,35$), mais d'une héritabilité modérée ($0,25 < h^2 > 0,45$). Cela est cohérent avec les travaux sur la mésange charbonnière, *Parus major*, (Van Oers et al. 2003) ainsi qu'avec les résultats précédents démontrant aucune différence entre les pères/fils et les mères/filles (Annexe 4 Tableau VII.1).

La part génétique est importante dans les variations de profils comportementaux ou personnalité mais, également, la part environnementale. Les expériences précoces ont un impact sur l'individu à long terme telles que l'influence de l'histoire de l'individu, comme l'apprentissage (Réale et al. 2007).

Nos résultats suggèrent une différence chez les jeunes (mâles et femelles) entre la couvée élevée par les deux parents (ayant donc entendu les chants riches en phrases hautement réactogènes des pères) et celle élevée par la mère uniquement (n'ayant jamais entendu de phrases « A »). Durant la photopériode hivernale, une différence au niveau de l'agressivité et du statut social a été mise en valeur. En effet, des études ont démontré que l'expérience sociale précoce, durant le développement des jeunes, est cruciale dans la détermination du rang social ainsi que dans les comportements agressifs. Cela a été démontré chez les oiseaux (la mésange charbonnière, *Parus major,* et la mésange bleue, *Parus caeruleus*, (Hansen & Slagsvold 2004)), les insectes (les fourmis d'Argentine, *Linepithema humile,* (Van wilgenburg et al. 2010)) ou les poissons (les cichlidés, *Neolamprologus pulcher*, (Arnold et al. 2010).

La différence au niveau de l'obstination chez les jeunes (mâles et femelles) entre la couvée élevée par les deux parents (ayant donc entendu les chants riches en phrases hautement réactogènes des pères) et celle élevée par la mère uniquement (n'ayant jamais entendu de phrases "A") durant la photopériode hivernale est cohérente avec le fait que ce trait soit corrélé avec l'agressivité et le statut social.

En conclusion, le canari domestique commun possède des syndromes comportementaux quel que soit son âge, son sexe et la photopériode. Ces traits de personnalité sont répétables, ce qui est cohérent avec les différents travaux antérieurs sur les oiseaux et diverses espèces animales. De plus, des similitudes ont été mises en évidence entre les parents et leur progéniture, ce qui est pertinent avec l'**héritabilité** de la personnalité. En revanche, cette dernière reste modérée (0,3), ce qui est cohérent avec les coefficients d'héritabilité stricte (h^2) obtenus ainsi qu'avec les différences concernant certains traits entre parents et jeunes. Ces différences sont la part environnementale dans les variations inter-individuelles des profils comportementaux (par exemple: taux hormonaux tels que la testostérone ou la corticostérone). Les différents traits de personnalité ont une influence sur divers comportements. Qu'en est-il de la production vocale ?

Expérience 2 : Influence des traits de personnalité sur la production vocale telle que le chant

Résumé

La personnalité influence les réponses d'un individu aux stimulations environnementales. L'existence de la personnalité à travers les syndromes comportementaux a été mise en évidence chez le canari domestique commun. Parmi les différents traits de personnalité, il y a le statut social qui présente un impact non négligeable sur la production vocale telle que le chant. Il était tout à fait pertinent d'étudier l'influence des autres traits de personnalité sur le répertoire vocal des canaris domestiques communs. Les résultats de cette étude ont révélé que seuls l'obstination, la témérité et le statut social ont un impact sur les différents paramètres acoustiques tels que l'empan fréquentiel et la fréquence maximale.

Introduction

Les résultats du précédent chapitre ont mis en évidence des liens importants entre les paramètres acoustiques des chants et le statut social chez le canari domestique commun. La production vocale telle que le chant donne au récepteur des indications sur l'émetteur. Cela s'est vérifié dans cette étude puisque les corrélations obtenues prouvent qu'elles peuvent indiquer le rang hiérarchique. La taille du répertoire mais également la durée des chants sont des révélateurs du rang social des individus. Les phrases « A », hautement réactogènes jouent un rôle très important dans le statut social. La durée de ces phrases ainsi que le temps qui leur est imparti durant la production vocale sont des éléments-clés caractérisant un rang hiérarchique élevé. Les résultats de la précédente expérience ont mis en évidence différents traits de personnalité chez le canari domestique commun. Parmi ces derniers, se trouve le statut social qui est corrélé au répertoire vocal (Chapitre I). Il est tout à fait légitime de se demander si d'autres traits de personnalité peuvent être également corrélés à la production vocale telle que le chant.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

Les sujets sont 14 canaris domestiques mâles nés en 2010, dans le laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC), chez qui la personnalité a été mise en évidence (Chapitre II Expérience 1). Ils ont été élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage. **Les jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant**.

Les oiseaux sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines ou de sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. La photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit) a été sélectionnée puisque c'est lors de cette période de reproduction que les mâles chantent de manière plus conséquente afin de stimuler les femelles. Cette période est donc idéale pour constituer les répertoires

de chant.

- Protocole expérimental

L'analyse concerne les productions vocales, plus précisément le répertoire syllabique. Ce dernier est réalisé grâce à trois enregistrements d'une durée de deux heures chacun. Ces trois enregistrements sont nécessaires afin que les individus s'adaptent à leur condition de maintien et y soient suffisamment familiarisés pour chanter. En ce qui concerne les enregistrements, les oiseaux sont placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm) elles-mêmes installées dans des caissons insonorisés (69 x 51 x 51 cm). Le dispositif d'enregistrement est composé d'un micro unidirectionnel placé dans la cage, d'un haut-parleur Sony SRS-A35 (Sony Electronics Inc., Foster City, USA) au fond du caisson et d'un enregistreur PMD670 Marantz (D & M Holdings Inc. , Shirakawa , Japon). Sur le haut du caisson, se trouve un néon que l'on allume durant la période d'enregistrement. Une ambiance sonore familière, cette dernière enregistrée dans la salle d'hébergement des sujets, est diffusée dans le caisson au début de l'enregistrement durant dix minutes. De plus, durant toute la durée de l'enregistrement l'oiseau peut maintenir un contact social visuel avec ses congénères grâce à la porte transparente du caisson donnant sur les batteries. Ces différents facteurs contribuent à placer l'individu dans un contexte non stressant et motivant pour chanter.

Analyses statistiques

Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été effectué à l'aide de Tests de Tukey comme tests *post-hoc*. Le GLMM n°1 a: (i) la fréquence maximale comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Le GLMM n ° 2 était similaire mais réalisé sur l'empan fréquentiel. Le GLMM n ° 3 était similaire mais réalisé sur le nombre de phrases. Le GLMM n ° 4 était similaire mais réalisé sur la durée moyenne des chants et enfin le GLMM n ° 5 était similaire mais réalisé sur la durée totale des chants. Nous avons utilisé R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche) pour toutes les analyses statistiques.

Résultats

Les GLMM n°3, 4, 5 respectivement sur la durée moyenne et totale des chants ainsi que le nombre de phrases au sein du répertoire, ne suggèrent aucune corrélation avec les différents traits de personnalité.

En revanche, le GLMM n°1 montre que **le statut social est corrélé négativement avec la fréquence maximale**. Cela signifie que les individus dominants ont une fréquence inférieure aux individus subordonnés (q = 18,16 ; p = 0,022) (Figure I.1).

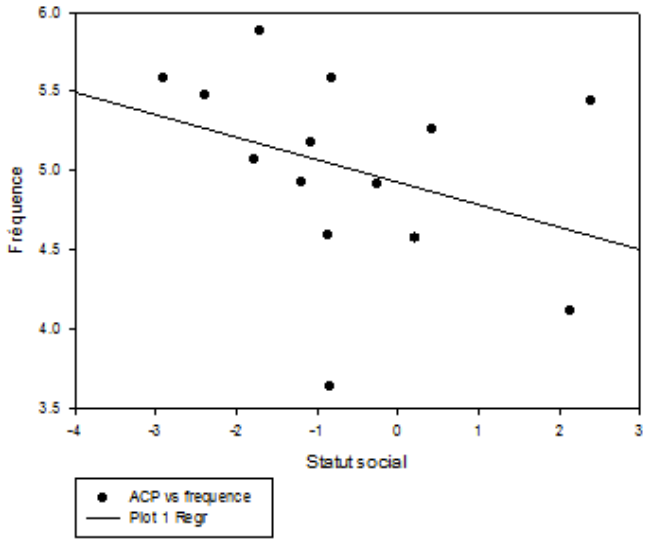


Figure I.1: Relation entre la fréquence maximale et le statut social

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) la fréquence maximale comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. * P =0,022.

Le GLMM n°2 montre que l'obstination et la témérité sont corrélées négativement avec l'empan fréquentiel. Cela signifie que les individus possédant un empan fréquentiel élevé sont plus téméraires et moins obstinés que ceux dont l'empan est inférieur (obstination : q = 8,31 ; p = 0,0052 ; témérité : q = 4,27 ; p = 0,026) (Figure I.2 et Figure I.3).

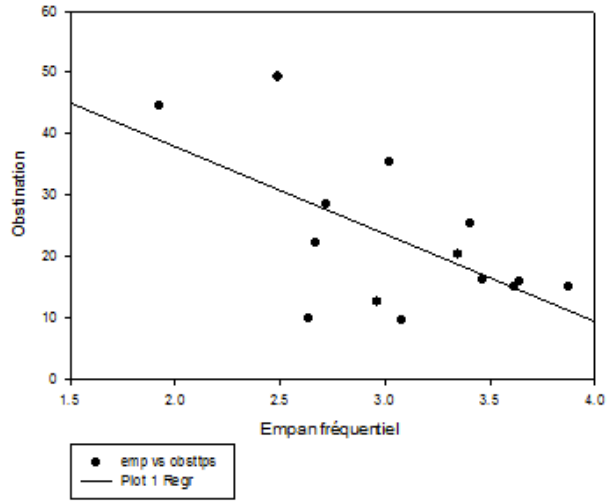


Figure I.2: Relation entre l'empan fréquentiel et l'obstination

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) l'empan fréquentiel comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. ** P =0,0052.

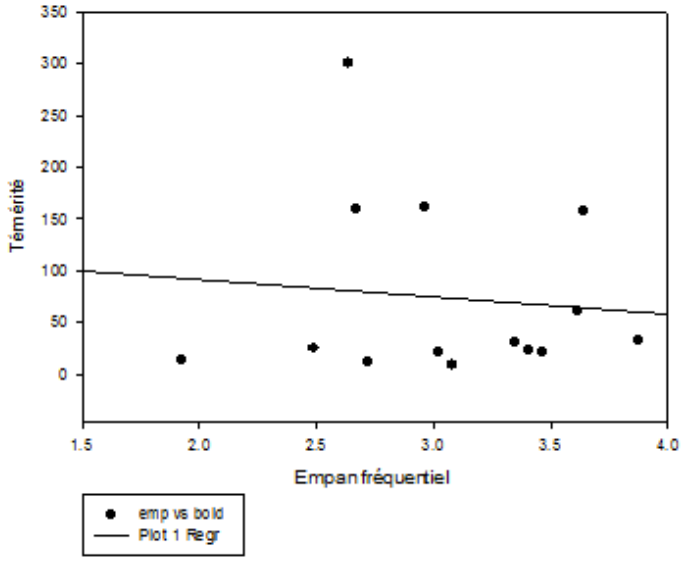


Figure I.3: Relation entre l'empan fréquentiel et la témérité

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) l'empan fréquentiel comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. * P =0,026.

Discussion

Les résultats de cette expérience suggèrent que des paramètres acoustiques peuvent être liés aux différents traits de personnalité. En effet, le GLMM n°1 met en évidence que les individus présentant un statut social élevé ont des fréquences maximales inférieures. Cela est cohérent avec ce qui a été démontré dans le chapitre I. En effet, les individus dominants produisent des phrases hautement réactogènes dont le tempo est rapide, avec une large bande de fréquence (Parisot et al. 2004) mais cela est aussi cohérent avec les travaux sur le canari domestique mettant en évidence une préférence des femelles pour les basses fréquences (Pasteau et al. 2004). Pour différentes raisons, les phrases « A » sont difficiles à produire et demandent des capacités phonatoires et respiratoires particulières, incluant l'aptitude à utiliser la partie gauche de la syrinx pour émettre des basses fréquences (Suthers et al 2012). Ce type de phrases est, par ailleurs, rare puisqu'il existe généralement une corrélation négative chez les oiseaux entre la capacité à émettre des phrases avec un tempo élevé et la capacité à produire des chants sur une large bande de fréquence (Podos 1997). Cela pourrait expliquer la raison pour laquelle les subordonnés émettent à des fréquences plus élevées. En effet, ces derniers, n'ayant pas de phrases « A » à leur répertoire, n'ont pas à coordonner les deux parties de leur syrinx pour chanter sur une large bande de fréquence ni à émettre à un tempo rapide.

Concernant les résultats des deux autres modèles, ils suggèrent que les animaux obstinés et peu téméraires ont un empan fréquentiel élevé. Cela est cohérent avec les résultats obtenus en personnalité. En effet, **l'obstination est un trait de personnalité des subordonnés** et ces derniers ne sont pas téméraires puisqu'ils sont néophobes. Les résultats obtenus sont cohérents avec les précédents, à savoir, que les subordonnés émettent à de plus hautes fréquences que les individus dominants. En effet, les fréquences les plus basses sont imputées aux oiseaux dont le rang hiérarchique est élevé. Cela a été démontré chez le mérion couronné, *Malurus coronatus coronatus*, dont la masse corporelle est négativement corrélée avec la fréquence vocale. Les fréquences basses demandent une lèvre syringale médiane plus large et plus longue (Riede & Goller 2010) ainsi qu'une expansion de l'extrémité supérieure de l'oesophage (Riede et al. 2006). Ainsi, les individus possédant une faible masse corporelle ne sont pas capables d'émettre de puissantes basses fréquences (Hall et al. 2013). Ces dernières seraient donc un signal « honnête » du tractus vocal (Maynard &

Harper 1995). Cela est cohérent avec les travaux sur le canari domestique mettant en évidence une préférence des femelles pour les basses fréquences (Pasteau et al. 2004). Les phrases hautement réactogènes produites par les individus dominants ont un large empan fréquentiel mais également un tempo rapide et, surtout, une durée importante comme cela a été mis en évidence dans le chapitre I (corrélation positive entre le statut social et la durée moyenne et totale des phrases « A »). Très peu d'études se sont intéressées à la relation entre la personnalité et les paramètres acoustiques du chant. Néanmoins, quelques travaux ont été effectués sur l'exploration et le chant des oiseaux. En effet, une étude sur la mésange à tête noire, *Poecile atricapillus* , a mis en évidence que le comportement exploratoire était associé positivement à la production de cris d'alarme (Guillette & Sturdy 2011). D'autres travaux ont démontré que le choix d'un site de chant dépendait des comportements exploratoires des individus ainsi que cela a été mis en évidence chez le gobemouche à collier, *Ficedula albicollis,* (Garamszegi et al. 2008). Il a été également été démontré que la défense du territoire était influencée par la personnalité (Amy et al. 2010).

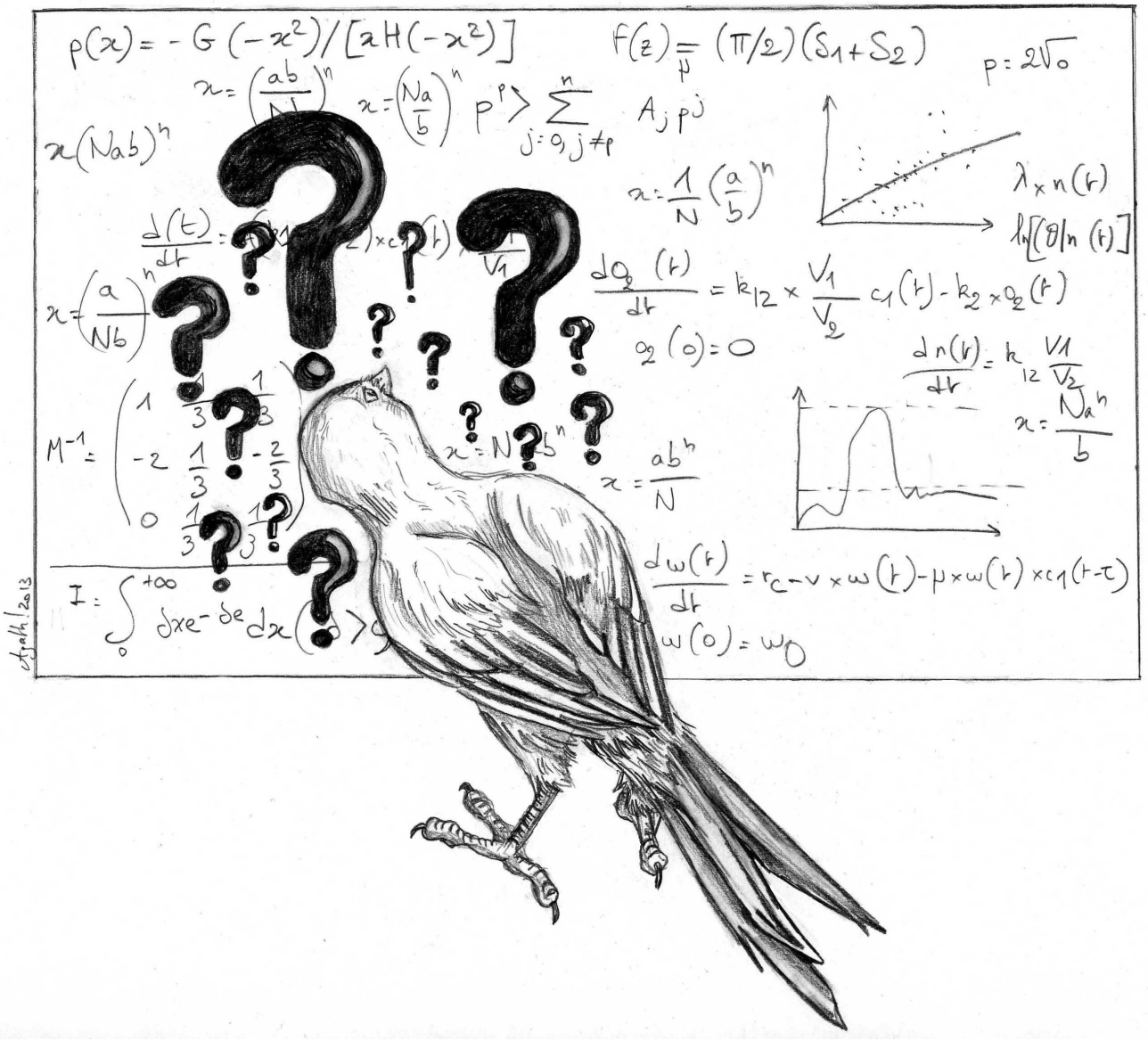
Conclusion

Cette étude a mis en évidence l'existence de syndromes comportementaux chez le canari domestique commun adulte et jeune, des deux sexes. Les résultats obtenus ont démontré une influence non négligeable de la photopériode sur les différents traits répétables de personnalité. La part génétique a été mise en lumière grâce au coefficient d'héritabilité stricte (h^2) ainsi qu'aux similitudes entre les parents et leur progéniture. En ce qui concerne la part environnementale, elle a été mise en évidence grâce aux disparités entre les jeunes élevés dans des conditions acoustiques différentes. Le statut social, étant considéré comme un trait de personnalité, influence le répertoire vocal. Bien que nos résultats ne soient pas tous probants, ils ont tout de même mis en évidence **des relations entre certains paramètres acoustiques du répertoire et des traits de personnalité.** Cela suggère que la production vocale pourrait être considérée comme partie intégrante de la personnalité, ce qui signifierait une part génétique dans l'émission de phrases hautement réactogènes.

Si la personnalité a un impact sur la production vocale, qu'en est-il des capacités cognitives ?

Chapitre III :

Capacités cognitives de recherche alimentaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)



Expérience 1 : Etude de la cognition dans la recherche alimentaire

Introduction

La variabilité comportementale, morphologique et physiologique au sein d'une population est un prérequis du mécanisme de la sélection naturelle (Darwin 1859). En effet, une partie de ces variations est héritée par voie génétique. Les avantages procurés par certains de ces caractères permettent aux individus les possédant, un plus important taux de survie ainsi qu'une meilleure transmission de leurs gènes. Même si ces variations inter-individuelles ont une part génétique, elles présentent également une part environnementale. En effet, les individus doivent fréquemment faire face à des changements de l'environnement nécessitant des réponses comportementales adaptées (Titulaer et al. 2012). Répondre de manière adéquate dépend, de la détection de ces changements, des capacités cognitives et de la flexibilité du comportement permettant de donner une réponse comportementale idoine (Nussey et al. 2007). La variabilité inter-individuelle concerne notamment les capacités cognitives. Parmi lesquelles, l'apprentissage, faisant référence à un processus cognitif au sein duquel un individu acquière de nouvelles compétences comportementales incluant de nouvelles associations entre les signaux environnementaux et les conséquences internes ou externes qu'il implique (Titulaer et al. 2012). De manière générale, la variabilité cognitive peut s'étendre aux performances en apprentissage (Boogert et al. 2006).

Pour évaluer les capacités d'apprentissage des animaux, une tâche impliquant la recherche alimentaire peut être adoptée. Le principe consiste à présenter à un individu motivé, une ressource alimentaire dont l'accès est partiellement ou totalement bloqué et exigeant par conséquent le recours à des capacités cognitives pour le déplacement d'obstacles. Ces derniers peuvent être de divers matériaux (tels que des morceaux de carton (Galsworthy et al. 2005 ; Boogert et al. 2008), des cure-dents (Mateos-Gonzalez et al. 2011), des couvercles de boîtes de Pétri (Boogert et al. 2006), des morceaux de feutre (Amy et al. 2012; Titulaer et al. 2012), des anneaux (Seferta et al. 2001)) mais toujours adaptés à l'espèce étudiée. De plus, certaines capacités cognitives demandent un apprentissage au préalable (utilisation d'outils par exemple (Tebbich et al. 2001, 2002)).

Cette étude a été réalisée dans le but d'explorer cette question des capacités cognitives dans une tâche de recherche alimentaire chez une espèce d'oiseaux chanteurs. Ces derniers sont connus pour avoir de relativement bonnes capacités cognitives. En effet, il a été montré qu'ils possèdent des capacités dans la résolution de problèmes tels que la recherche de ressource alimentaire cachée (Boogert et al. 2008). Le modèle utilisé dans cette étude est le canari domestique commun, *Serinus canaria*, en conditions contrôlées. Ces oiseaux représentent un bon modèle puisqu'ils sont connus pour avoir des capacités d'apprentissage et de résolution de problèmes remarquables (Pastore 1954 ; Zucca et al. 2005).

Dans l'étude des capacités cognitive d'une espèce animale, il convient souvent de procéder à un apprentissage par étapes auparavant. Cela oblige les individus à modifier leur technique à chaque essai, pour qu'au final ils réussissent l'étape la plus difficile. Adaptée de Boogert et al. (2008), une procédure de « shaping » systématique, c'est-à-dire la modification progressive d'un comportement par approximations successives (Pryor et al. 1969), a été employée afin de guider les oiseaux vers la production d'une nouvelle réponse. Cette dernière n'étant pas apprise, reflètera les capacités cognitives de l'oiseau dans la recherche alimentaire. Des expériences de ce type ont été menées, chez diverses espèces d'oiseaux telles que, le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*, (Boogert et al. 2008), le tarin des aulnes, *Carduelis spinus*, (Mateos-Gonzalez et al. 2011), l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, (Boogert et al. 2006), la mésange charbonnière, *Parus major*, (Amy et al. 2012 ; Titulaer et al. 2012). Si la littérature est abondante concernant la cognition animale, elle est cependant peu fournie pour ce qui est des capacités cognitives chez le canari domestique commun. Cette étude vise à apporter des informations sur la cognition de cet oscine.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

L'échantillon est composé de 27 jeunes (11 mâles et 16 femelles) canaris domestiques communs, *Serinus canaria*, nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet

échantillon il y a deux groupes distincts ; le premier groupe (i.e. « avec stimulations sexy ») concerne 20 jeunes (12 femelles et 8 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 7 jeunes (4 femelles et 3 mâle) élevés par leur parent maternel jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.
Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant la photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit).

- Protocole expérimental

Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental consistait en un plateau de polychlorure de vinyle gris (22 x 26 x 2,2 cm) avec 10 puits cylindriques (diamètre 12 mm, profondeur 10 mm) dont les centres étaient placés à 6 cm d'intervalle. Le plateau était recouvert d'une épaisseur de liège de 2 mm fixée avec du scotch transparent. Elle permettait aux canaris de ne pas glisser lorsqu'ils se posaient sur le dispositif. De la nourriture appétante était placée dans les puits pour maximiser la motivation des oiseaux à savoir de la pâtée aux œufs sous forme de cristaux. Les puits étaient recouverts chacun d'un morceau de feutre carré gris foncé (10 x 10 mm) et d'une pastille magnétique ronde (diamètre 15 mm) dont le poids de 0.0015 g évitait qu'elles ne soient emportées par des battements d'ailes. Ces pastilles étaient rouges d'un côté et noires de l'autre (Figure I.1).

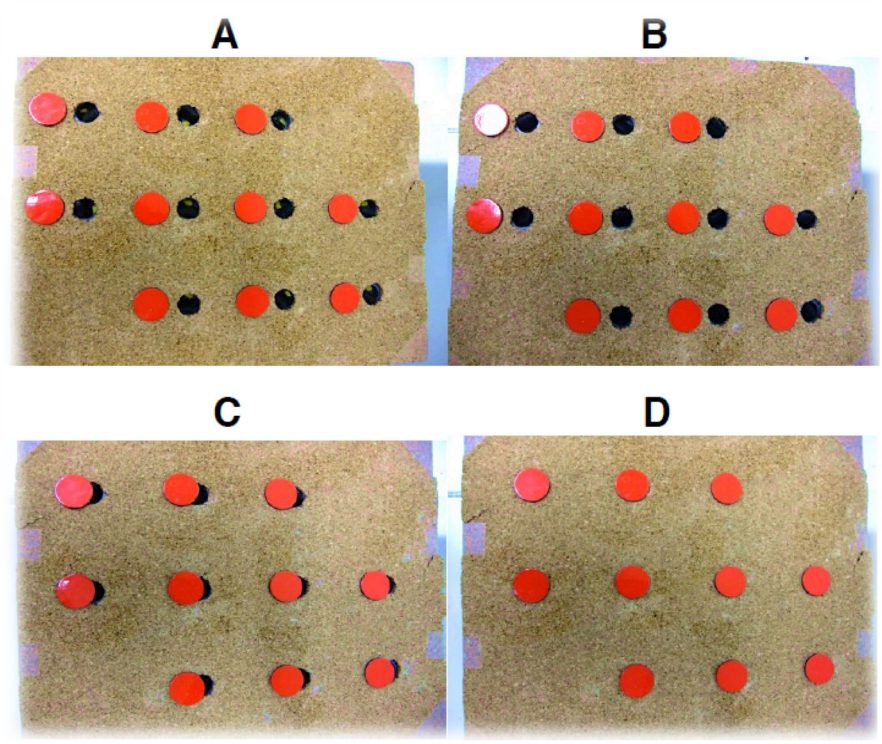


Figure I.1: Dispositif expérimental d'un test cognitif de recherche alimentaire

Le test cognitif comporte 4 niveaux d'apprentissage. **A)** Le niveau 1 (le plus facile) consiste à manger dans les puits de la nourriture appétente visible. **B)** Le niveau 2 rend cette tâche plus difficile puisqu'un petit morceau de feutre inséré dans le puit recouvre totalement la nourriture. **C)** Le niveau 3 augmente la difficulté puisqu'en plus du feutre à l'intérieur des puits, une pastille recouvre partiellement le puit. **D)** Enfin, le niveau 4 (le plus compliqué) consiste à retirer la pastille recouvrant totalement les puits, à ôter les petits morceaux de feutre insérés à l'intérieur des puits pour pouvoir accéder à la nourriture appétente.

Phases d'expérimentation

Afin de contrôler la néophobie des canaris, le protocole comportait deux phases: la première, consistait en une période de familiarisation avec le dispositif expérimental, puis la seconde, en une période d'apprentissage durant laquelle les oiseaux étaient testés.

- Phase de familiarisation

En plus de diminuer la peur des oiseaux pour le nouvel objet, la familiarisation avait pour but de leur apprendre à manger dans les puits. Chaque séance de familiarisation était précédée d'une privation alimentaire de 2 heures, suite à laquelle, le dispositif, avec de la pâtée aux oeufs très appétente disséminée sur toute la surface et dans les puits, était introduit dans le fond d'une cage individuelle (38 x 33 x 26 cm). Le sujet était considéré comme familiarisé lorsque sa latence pour se poser sur le dispositif et vider l'un des puits était inférieure à 30 minutes. Une fois que tous les sujets avaient passé cette phase, la période d'apprentissage débuta.

- Phase de test

Chaque sujet subissait un essai par jour. Ce dernier se composait de 2 heures de privation alimentaire suivie de 15 minutes de test durant lesquelles le dispositif était dans la cage individuelle (38 x 33 x 26 cm). Cette fois, il ne contenait qu'un seul cristal de pâtée aux oeufs par puits. Après les 15 minutes de test, les oiseaux devaient attendre au moins 10 minutes avant que les mangeoires qui leur avaient été retirées en début de privation alimentaire ne leur soient remises. Cela évitait que les oiseaux n'associent le retrait du dispositif avec le retour de la nourriture, phénomène qui risquerait de compromettre les tests suivants en diminuant leur motivation à rechercher la nourriture, les biais expérimentaux étaient par conséquent, controlés.

Les individus devaient passer par 4 niveaux de difficulté. Ces derniers différaient entre eux par; la position de la pastille et du morceau de feutre, la facilité d'accès au cristal de pâtée aux oeufs, et le comportement requis pour l'obtenir. Au niveau 1, le feutre était posé dans le puit à côté du cristal et la pastille à côté du puits (Figure I.1 A). Au niveau 2, le feutre recouvrait totalement le cristal, rendant celui-ci invisible pour le sujet, et la pastille était placée à côté du puits (Figure I.1 B). Au niveau 3, le feutre recouvrait totalement le cristal et la pastille recouvrait la moitié du puit (Figure I.1 C). Enfin, au niveau 4, le feutre recouvrait le cristal et la pastille placée sur la surface du puit, le rendait totalement invisible pour le sujet (Figure I.1 D). De cette façon, entre chaque niveau, les individus devaient innover dans leur méthode pour accéder au cristal de pâtée aux oeufs. Cela dans le but de parvenir, au

dernier niveau, à faire glisser la pastille et à déplacer suffisamment le feutre pour pouvoir manger le cristal de pâtée aux oeufs. Pour avancer dans les niveaux, l'individu devait vider deux puits au minimum sur les 10. S'il ne parvenait à vider qu'un seul puits ou s'il ne mangeait pas du tout, il revenait au niveau précédent. La mesure de la performance des oiseaux était le nombre cumulatif d'essais nécessaires à la résolution du niveau 4 (voir la Figure 2 pour un extrait vidéo de la passation d'un essai au niveau 4).

Il y avait trois sessions de test par jour: entre 9h et 10h pour les animaux privés la veille au soir juste avant l'extinction de la lumière à 17h (session A); entre 12h et 13h pour ceux ayant été privés à 10h (session B), et entre 15h et 16h pour les animaux privés à 14h (session C). L'ordre des sessions variait d'un jour à l'autre sous forme d'un carré latin sur 3 jours: ABC le jour 1, BCA le jour 2 et CAB le jour 3. Ainsi, l'ordre de passage était équilibré.

Résultats

Le Tableau I.1 décrit, pour chaque individu, le nombre d'essais nécessaires pour réussir chacun des niveaux ainsi que le niveau maximal qu'ils ont atteint. Un score de "nombre d'essais effectués + 1" fut assigné aux individus n'ayant pas réussi le dernier niveau auquel ils ont été testés. Vert 39, par exemple, n'avait toujours pas réussi le niveau 1 au bout de 8 essais, c'est pourquoi il obtient un score de 9. Les individus qui, comme Vert 39, ne réussirent jamais le niveau 1 furent assignés un niveau maximal de 0.

Seuls 9 sujets réussirent le niveau 4, complétant ainsi l'expérience, alors que 8 autres ne réussirent jamais le niveau 1. Les autres sujets sont répartis parmi les niveaux 1, 2 et 3. Certains progressèrent plus rapidement que d'autres jusqu'au niveau final (10 essais pour le plus rapide contre 40 pour le plus lent). Tous ont comme point commun d'avoir été confrontés au premier niveau, aussi est-il possible de les distinguer par le nombre d'essais qui leur fut nécessaire pour le réussir. Plus de la moitié des individus (15) y parvinrent au bout de 5 essais ou moins, 7 individus eurent besoin de 8 à 15 essais et les 5 derniers eurent besoin de 19 à 22 essais (Figure I.2).

D'après ces observations, il semble que l'échantillon puisse être divisé en 3 catégories (voir le Tableau I.1). Les « bons » sujets sont ceux qui réussirent rapidement le

premier niveau et sont parvenus jusqu'au dernier niveau. Les « moyens » mirent plus de temps pour réussir le niveau 1 et progressèrent plus lentement. Quant aux « mauvais », ils échouèrent au niveau 1 et ne progressèrent donc pas du tout.

Catégories	Sujets	sexes	élevés avec/sans stimulations sexy	niveau maximal	Nombre d'essais			
					Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Niveau 4
Bons	Vert 43	F	Avec	4	1	2	3	4
	Bleu 95	M	Avec	4	1	4	5	6
	Bleu 98	F	Avec	4	1	6	7	8
	Vert 47	F	Avec	4	2	4	5	4
	Vert 37	F	Avec	4	2	5	6	7
	Vert 63	M	Sans	4	3	4	5	6
	Vert 40	M	Avec	4	3	4	9	10
	Vert 38	M	Avec	4	3	8	11	12
	Bleu 82	F	Avec	4	8	9	10	13
Moyens	Vert 41	M	Avec	3	1	4	7	
	Vert 45	M	Avec	3	2	12	15	
	Vert 44	F	Avec	3	4	11	14	
	Bleu 99	F	Avec	3	5	6	9	
	Vert 51	M	Sans	3	14	17	20	
	Bleu 90	M	Avec	2	1	20		
	Bleu 96	F	Avec	2	2	7		
	Vert 54	M	Sans	2	10	15		
	Vert 64	F	Sans	1	2			
	Bleu 91	M	Avec	1	12			
Mauvais	Vert 39	M	Avec	0	9			
	Bleu 83	F	Avec	0	9			
	Vert 60	F	Sans	0	15			
	Vert 20	F	Avec	0	19			
	Vert 62	F	Sans	0	20			
	Vert 55	F	Sans	0	21			
	Vert 34	F	Avec	0	21			
	Vert 33	F	Avec	0	22			

Tabeau I.1: Niveau maximal atteint et nombre d'essais par sujet

Pour chaque sujet: le niveau maximal atteint et le nombre d'essais exécutés afin d'atteindre le critère de réussite pour chacun des niveaux (colonnes « niveau 1 » à « niveau 4 »). Si le critère de réussite n'a pas été atteint, le score attribué est « le nombre d'essais effectués + 1 ». Les sujets sont classés d'abord par le « niveau maximal », puis par le nombre d'essais pour réussir le « niveau 1 » A partir de ces scores, les sujets sont catégorisés en « bons », « moyens » et « mauvais ». Le sexe ainsi que les conditions de développement ont été précisés pour chaque sujet.

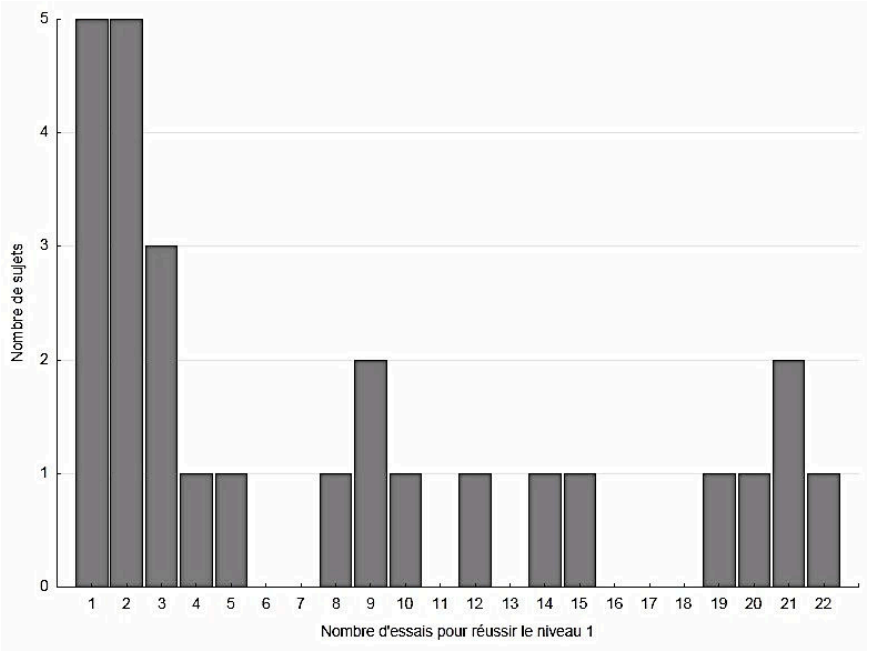


Figure I.2: Le nombre de sujets (fréquence absolue) en fonction du nombre d'essais nécessaires à la réussite du niveau 1

En plus de la rapidité et du niveau maximal atteint, le pattern de progression varie aussi de manière caractéristique. Prenons l'exemple des sujets Vert 63 et Bleu 99 (Figure I.3). Vert 63 avança directement parmi les niveaux successifs. Bleu 99, quant à elle, après avoir avancé jusqu'au niveau 3, commença à faire des aller-retour entre les niveaux, et ce, pendant la majeure partie des tests (19 jours sur 21). C'est ainsi que les sujets montrent soit une progression directe et plus ou moins rapide à travers les niveaux de difficulté, soit une progression tortueuse qui, selon l'individu et le temps disponible, aboutit ou non à la réussite de la tâche expérimentale dans son ensemble.

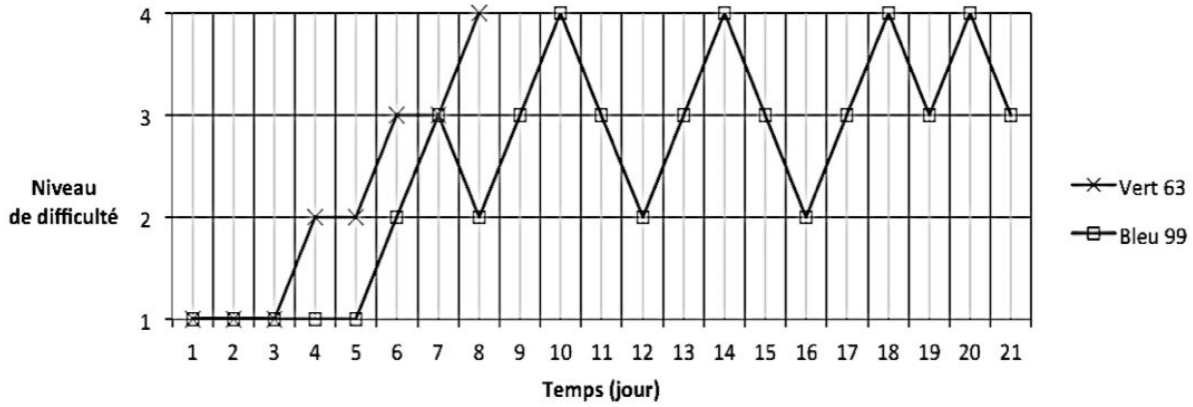


Figure I.3: Patterns de progression de deux canaris à travers 4 niveaux de difficulté sur une période de 21 jours

Discussion

Cette étude a mis en évidence une gradation dans les différences cognitives inter-individuelles de l'échantillon. Certains individus ont clairement manifesté plus de facilités pour aller chercher la nourriture cachée dans les puits. Cette aisance s'est traduite par plusieurs indices qui ont ensuite permis de catégoriser les individus. Il s'agit pour l'essentiel de la rapidité (en nombre d'essais) pour achever le test, de la rapidité à réussir la tâche dès le premier niveau de difficulté, du niveau maximal atteint, mais également de la façon d'évoluer parmi les niveaux – appelée ici pattern de progression.

Il est vrai néanmoins que nous ne possédions que peu d'indices quant aux mécanismes réellement à l'œuvre chez ces oiseaux. S'agit-il simplement d'un apprentissage associatif sous forme de conditionnement opérant? Les sujets ont-ils fait preuve de raisonnement pour inférer les relations causales entre la présence du dispositif et celle de la ressource alimentaire, et ce, même si celle-ci n'était pas visible? Adopter une approche centrée sur l'individu serait plus adaptée pour tenter de répondre à ces questions (Thornton et al. 2012). Contrairement à l'approche groupale différentialiste employée dans cette expérience, examiner de façon détaillée les actions des animaux à chaque essai permettrait de déceler les raisons pour lesquelles les individus réussissent, mais également celles pour lesquelles ils échouent, donnant ainsi une image plus complète des processus cognitifs impliqués dans la résolution de la tâche.

Expérience 2 : Influence du genre sur les capacités cognitives

Les résultats obtenus dans l'expérience précédente mettent en évidence des disparités dans les capacités cognitives des oiseaux. Ces différences inter-individuelles peuvent résulter d'une influence du genre.

Résumé

Au sein du règne animal, la cognition permet aux individus d'adopter des stratégies optimales pour leur survie. Plusieurs études ont montrées que les capacités

cognitives peuvent varier au sein d'une même espèce et qu'il existe notamment des différences dans les processus d'exploration et d'apprentissage.

Le canari domestique commun, *Serinus canaria*, est connu pour avoir des capacités d'apprentissage relativement bonnes. L'étude présentée a consisté à tester l'influence du genre dans l'apprentissage et l'exploration d'une tâche alimentaire chez cette espèce. A partir d'un dispositif à plusieurs niveaux de complexité, des données concernant le niveau maximal atteint, la vitesse d'apprentissage et les comportements exploratoires, ont été analysées.

Les résultats ne montrent pas de différences significatives selon les sexes dans l'apprentissage de la tâche. Cependant, les mâles ont tendance à être plus performants que les femelles. Enfin, aucune différence significative n'a été observée selon les sexes concernant l'exploration. Ces résultats ont été discutés au regard de la sélection sexuelle, du système d'appariement, de la compétition alimentaire et des statuts sociaux.

Introduction

Des études ont démontré que les performances d'apprentissage varient selon les sexes (Titulaer et al. 2012). En effet, des études ont mis en évidence que chez les corbeaux, *Corvus corax*, les différences liées au sexe pourraient influencer directement les capacités d'apprentissage individuelles lors de la mise en contact avec une nouvelle tâche (Range et al. 2006). De plus, il a été démontré chez certaines espèces que les mâles ont de meilleures performances d'apprentissage que les femelles (Mishima et al. 1986; Range et al. 2006). Enfin, chez le canari domestique commun, c'est essentiellement le mâle qui s'occupe du fourragement et de l'alimentation des jeunes (Cadieu & Cadieu 2002). A partir de ces éléments, il peut donc être prédit que les mâles seraient plus performants dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire que les femelles et qu'ils auraient, par conséquent, une vitesse d'apprentissage plus rapide.

Enfin, chez le poulet domestique, *Gallus gallus*, il a été démontré que les mâles exposent un plus grand nombre de comportements liés à l'alimentation que les femelles (Croney et al. 2007). Des travaux chez le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*, ont mis en évidence que l'exploration représente un trait comportemental

majeur des mâles qui est plus persistant que chez les femelles (Schuett & Dall 2009). Par conséquent, il se pourrait que les mâles soient plus performants que les femelles dans l'exploration d'un nouveau milieu.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

L'échantillon est composé de 34 jeunes (20 mâles et 14 femelles) canaris domestiques communs, *Serinus canaria*, nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet échantillon il y a deux groupes distincts ; le premier groupe (i.e. « avec stimulations sexy ») concerne 28 jeunes (9 femelles et 19 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 6 jeunes (5 femelles et 1 mâle) élevés par leur parent maternel jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.
Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant la photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit).

- Protocole expérimental

Il s'agit du même protocole employé dans l'expérience précedente.

Analyses statistiques

La normalité des données a été testée à partir d'un test de Shapiro-Wilk. Les données ont ensuite été comparées pour les différentes variables à l'aide de tests non paramétriques. Pour comparer les différents niveaux de complexité atteint selon le sexe, un test de Mann-Whitney a été réalisé. La vitesse d'apprentissage de la tâche pour chacun des niveaux selon le sexe a été analysée avec ce même test. Enfin, les données concernant l'exploration au sein d'un même sexe et entre les sexes, ont été comparées respectivement à l'aide de tests de Wilcoxon et de Mann-Whitney. Toutes les données ont été analysées à l'aide des logiciels STATISTICA 7.0 ® et XLSTAT 2013 ®.

Résultats

Les données ne suivent pas une distribution normale (test de Shapiro-wilk $p < 0,001$).

Niveaux atteints selon le sexe

Le niveau maximal atteint par les individus ne diffère pas significativement en fonction du sexe ($u = 153,5$; $p = 0,17$; $n = 31$). **Cependant, les mâles parvenant à réussir le dernier niveau sont, de manière générale, plus nombreux que les femelles**. En effet, 9 mâles sur 16 ont réussi ce dernier niveau, tandis que 4 femelles sur 15 y sont parvenues. De plus, sur l'ensemble des individus observés, 13 ont réussi à atteindre le niveau final. Par conséquent, au sein de chaque sexe, il existe une forte variabilité des niveaux maximums atteints (Figure I.1).

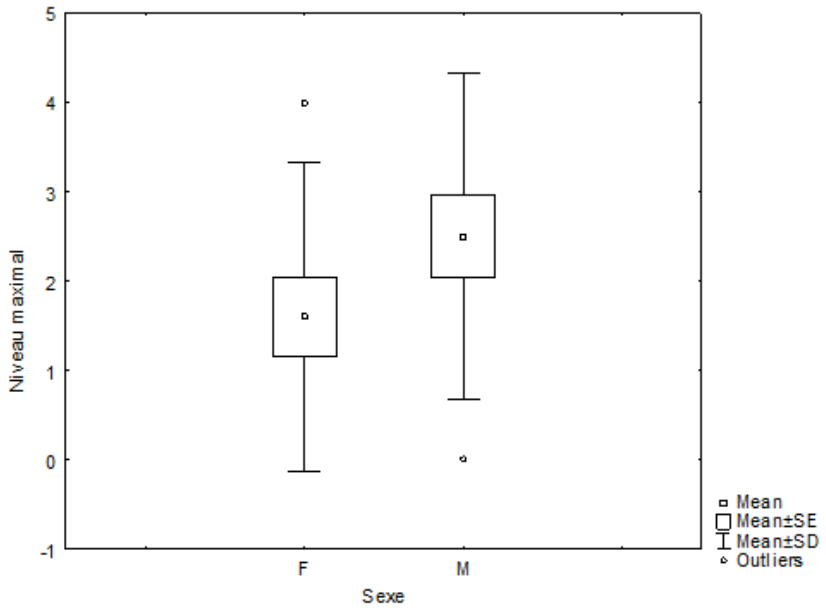


Figure I.1: Moyennes du niveau maximal atteint en fonction du sexe (n = 31 dont 15 femelles « F » et 16 mâles « M »). Barres: écart-type

Vitesse d'apprentissage de la tâche

Une diminution du nombre de jours nécessaires à l'apprentissage des niveaux avec un plus grand nombre de jours passés au premier niveau de complexité que pour les autres a été constatée chez les oiseaux testés. De plus, les écarts-types les plus importants ont été observés au premier niveau d'apprentissage (Figure I.2) tant pour les femelles (SD = 1,12) que pour les mâles (SD = 3,11).

Concernant le premier niveau d'apprentissage (Figure I.2)**, il n'y a pas de différence significative pour la vitesse d'apprentissage entre les mâles et les femelles** (u = 55,5 ; p = 0,94 ; n = 21).

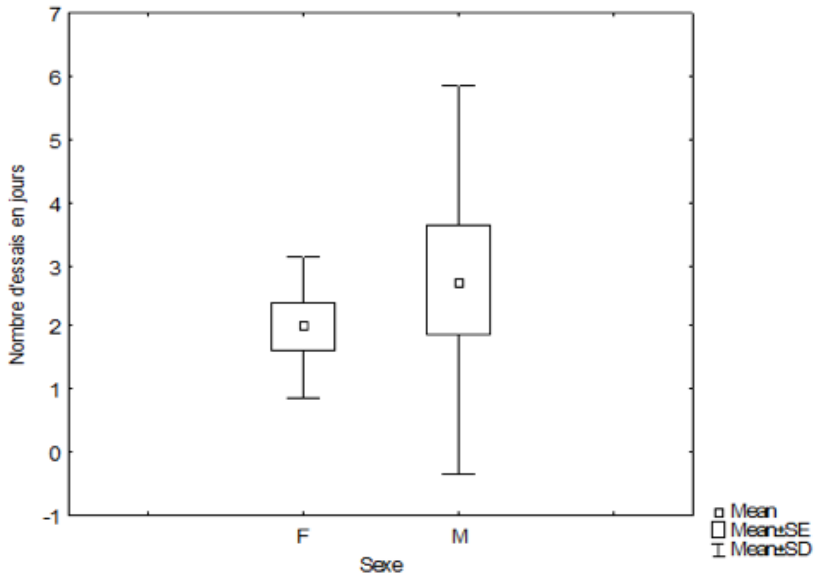


Figure I.2: Moyennes du nombre d'essais, en jours, nécessaires pour atteindre le niveau 1 en fonction du sexe (n = 21 dont 9 femelles « F » et 12 mâles « M »). Barres: écart-type

Pour les oiseaux parvenant à atteindre le niveau 2, le nombre de jours nécessaires diminue considérablement par rapport au niveau précédent. **La vitesse d'apprentissage du niveau 2** (Figure I.3) **ne diffère pas significativement selon les sexes** (u = 44,5 ; p = 0,09 ; n = 16).

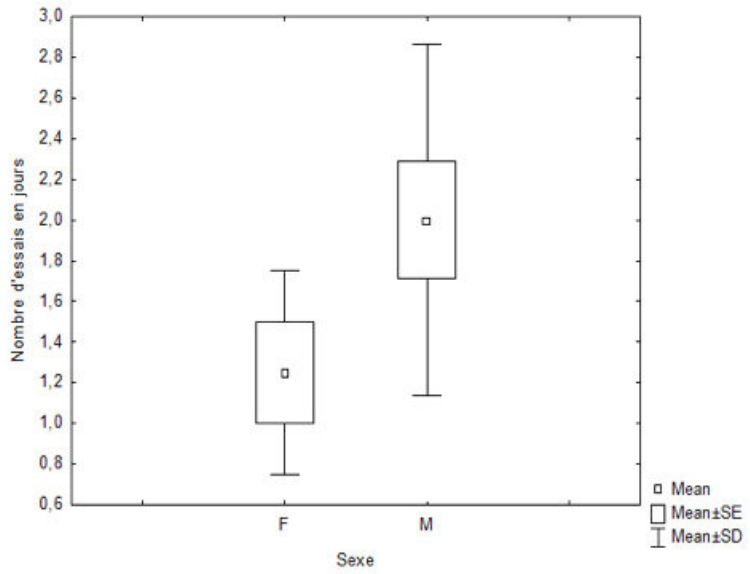


Figure I.3: Moyennes du nombre d'essais, en jours, nécessaires pour atteindre le niveau 2 en fonction du sexe (n = 16 dont 6 femelles « F » et 10 mâles « M »). Barres: écart-type

Au troisième niveau de complexité (Figure I.4), la vitesse d'apprentissage se stabilise entre 1 et 2 jours pour les deux sexes. **Pour ce niveau également, il n'y a pas de différence significative entre les deux sexes** (u = 28 ; p = 0,42 ; n = 14).

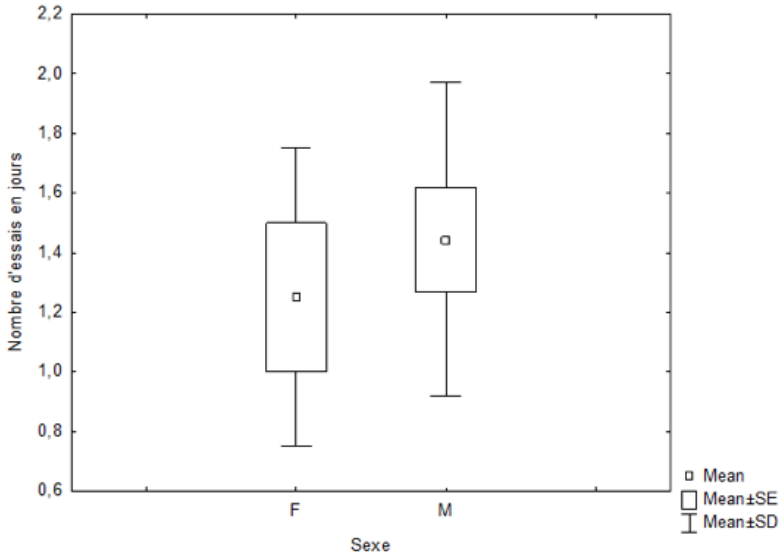


Figure I.4: Moyennes du nombre d'essais, en jours, nécessaires pour atteindre le niveau 3 en fonction du sexe (n = 14 dont 5 femelles « F » et 9 mâles « M »). Barres: écart-type

Enfin, au quatrième niveau de complexité de la tâche (Figure I.5), les écarts-types sont faibles pour les mâles (SD = 0,5) et même nuls en ce qui concerne les femelles. En effet, l'ensemble des femelles observées ont accompli le niveau en un jour. **Il n'y a pas de différence significative entre les deux sexes pour ce niveau** (u = 24 ; p = 0,25 ; n = 13).

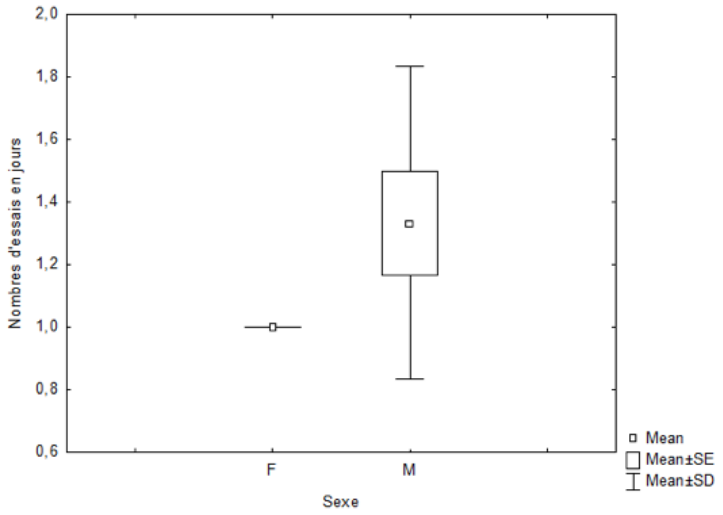


Figure I.5: Moyennes du nombre d'essais, en jours, nécessaires pour atteindre le niveau 4 en fonction du sexe (n = 13 dont 4 femelles « F » et 9 mâles « M »). Barres: écart-type

Nombre de puits visités au premier niveau

Au sein des deux sexes, une augmentation du nombre de puits visités est constatée entre le premier et le dernier essai du premier niveau (Figure I.6). Pour les femelles, cette différence n'est pas significative (v = 1,5 ; p = 0,073 ; n = 9). En revanche, le nombre de puits visités par les mâles lors du dernier essai de ce niveau est significativement supérieur au nombre de puits visités lors du premier essai (v = 11,5 ; p = 0,034 ; n = 12).

Au premier essai, il n'existe pas de différence significative entre les mâles et les femelles dans le nombre de puits visités (u = 52,5 ; p = 0,94 ; n = 21). De même, ce nombre ne diffère pas significativement pour le dernier essai (u = 41 ; p = 0,37 ; n = 21).

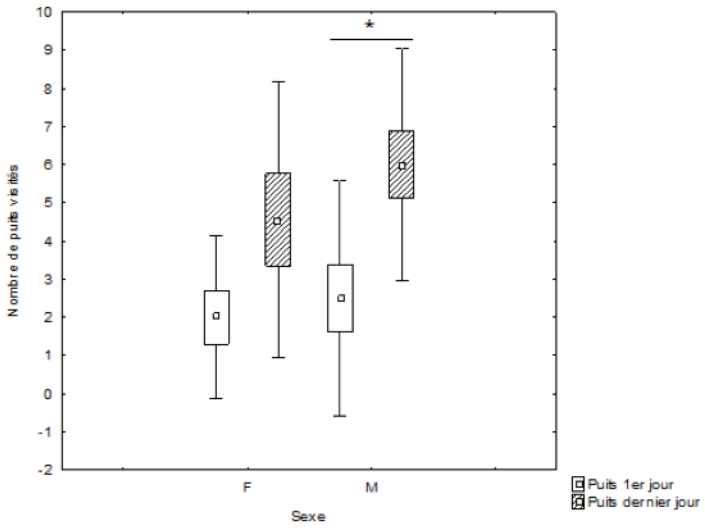


Figure I.6: Moyennes du nombre de puits visités au premier et au dernier essai du niveau 1 en fonction du sexe (n = 21 dont 9 femelles « F » et 12 mâles « M »). * : P < 0,05 ; Barres: écart-type

Discussion

Apprentissage de la tâche et traits de personnalité

Dans le domaine de la cognition, les tests d'apprentissage dans des tâches alimentaires représentent un très bon moyen d'expliquer les variations des capacités cognitives au sein d'une espèce animale (Boogert et al. 2008 ; Healy et al. 2009). En effet, les animaux ont besoin de processus cognitifs adaptés afin de détecter et se souvenir de la localisation de ressources nécessaires à leur survie telles que les denrées alimentaires (Amy et al. 2012).

Les tests cognitifs réalisés dans le cadre de cette étude révèlent que les canaris mâles semblent être plus performants dans l'apprentissage de la tâche alimentaire que les femelles. En effet, un nombre plus important de mâles parvient à atteindre le dernier niveau de complexité. Dans le milieu naturel, le canari domestique commun, *Serinus canaria*, est une espèce monogame au sein de laquelle le mâle est principalement impliqué dans la recherche alimentaire pour les jeunes et représente un modèle dans ce domaine (Cadieu et al. 2010). Par conséquent, les différences d'apprentissage liées au sexe pourraient ne pas être dues à la sélection

naturelle agissant sur les capacités cognitives mais au système d'appariement permettant ce type de variation (Healy et al. 2009). Ainsi, les mâles posséderaient des structures cérébrales impliquées dans la cognition plus développées qui leur permettraient d'assurer la survie de leur descendance.

De plus, des études chez les oiseaux chanteurs, ont mis en évidence que la sélection sexuelle tend à favoriser les capacités de fourragement des mâles leur procurant des bénéfices directs et indirects par rapport au choix sexuel des femelles (Boogert et al. 2010). En effet, ces dernières effectuent ce choix de partenaire en fonction de la qualité du chant des mâles, celui-ci correspondant à un indice « honnête » de leurs capacités d'exploitation de nouvelles ressources (Boogert et al. 2010). D'autre part, les mâles seraient plus enclins à prendre des risques concernant la recherche alimentaire (Range et al. 2006 ; Schuett & Dall 2009). En effet, les canaris mâles sont souvent en compétition pour les ressources disponibles et sont alors contraints de développer des stratégies opportunistes telles que le chapardage afin de pouvoir s'alimenter (Amy & Leboucher 2007). Il a notamment été reconnu qu'ils sont plus innovants que les femelles en ce qui concerne le fourragement (Cadieu et al. 2010). De plus, les femelles sont également plus sujettes au stress chronique que les mâles lorsqu'elles sont confrontées à ce type d'apprentissage (Healy et al. 2009). Les processus de compétition sexuelle pourraient donc conférer un avantage au développement de la cognition chez les mâles.

Dans la présente étude, il apparaît que lorsque les individus apprennent la tâche en franchissant les différents niveaux de complexité, le nombre de jours nécessaires aux sujets pour réussir un niveau, décroît au fil du temps. Malgré l'augmentation de la complexité, il se pourrait que les individus présentent une familiarisation vis-à-vis du dispositif leur permettant d'optimiser leur vitesse d'apprentissage dans le temps pour les niveaux suivants. Par ailleurs, **il semblerait que cette vitesse soit relativement identique entre les deux sexes pour l'ensemble des niveaux.** Néanmoins, la taille relativement faible des échantillons utilisés dans cette étude ne permet pas d'affirmer ces hypothèses. **Cet élément pourrait également expliquer le fait qu'aucune différence significative n'ait été détectée entre les sexes tant pour le niveau maximal atteint que pour la vitesse d'apprentissage de la tâche**.

Des travaux ont suggèré que les individus dominants apprennent plus rapidement une tâche puisqu'ils dépensent moins de temps dans l'émission de comportements de vigilance et sont alors plus disponibles pour s'engager dans la résolution de problèmes (Boogert et al. 2006). Ils seraient également plus rapides à s'alimenter dans un nouvel environnement (Boogert et al. 2006). La socialité aurait donc également un rôle à jouer dans la vitesse d'apprentissage d'une tâche de recherche alimentaire.

Au sein d'un même sexe, des différences inter-individuelles dans l'apprentissage de la tâche de recherche alimentaire ont également été constatées pour l'ensemble des individus, avec une variabilité du niveau maximal atteint. En effet, plusieurs études ont montré que l'apprentissage est influencé par les capacités cognitives mais également par la motivation et les caractéristiques individuelles (Regolin et al. 1994 ; Zucca et al. 2005 ; Healy et al. 2009 ; Amy et al. 2012). Il se pourrait notamment, que la privation alimentaire effectuée dans le cadre des tests ait eu un impact différent sur la motivation à résoudre la tâche selon les individus.

D'autre part, chez le canari domestique commun la transmission des informations concernant la nourriture apparaît chez les jeunes grâce à leurs parents qui accélèrent leur processus d'apprentissage en les mettant en contact avec des graines qu'ils consommeront à l'âge adulte (Cadieu & Cadieu 2002). Selon la qualité de cet apprentissage fourni par les parents, les canaris sont alors plus ou moins performants concernant la recherche de nourriture. Lors des tests cognitifs, ils ont effectivement besoin de reconnaître le dispositif présenté et d'acquérir une compétence d'analyse efficace (Cadieu et al. 2010). L'expérience des individus pourrait donc également expliquer ces différences cognitives intra-sexuelles.

Comportements exploratoires

Les différences inter-individuelles du comportement exploratoire peuvent affecter les performances d'apprentissage à travers les différences dans l'attention des signaux environnementaux (Carere & Locurto 2011). Il a notamment été mis en évidence chez les mésanges charbonnières, *Parus major*, que les performances d'apprentissage dans une tâche sont influencées par les comportements exploratoires

(Titulaer et al. 2012). Dans la présente étude, l'augmentation du nombre de puits visités au fil des essais permet de remarquer que l'exploration est également un élément important dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire chez le canari domestique commun. Cette augmentation des comportements exploratoires pour les deux sexes, pourrait être due à une familiarisation vis-à-vis du dispositif qui diminuerait la néophobie des individus. L'augmentation des comportements exploratoires apparaît comme étant similaire pour les deux sexes. Cependant, la taille relativement faible des échantillons analysés ne permet pas d'affirmer ce résultat. En effet, chez le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*, l'exploration est un trait majeur des mâles (Schuett & Dall 2009). De plus, chez la mésange charbonnière *Parus major*, les performances d'apprentissage augmentent avec les comportements exploratoires chez les mâles tandis qu'elles décroissent chez les femelles (Titulaer et al. 2012). L'exploration joue donc un rôle majeur dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire chez le canari domestique commun, mais il se pourrait qu'il existe également des différences selon le sexe.

Cette étude a permis de mettre en évidence une **tendance des canaris mâles à être plus performants dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire que les femelles**. Le système d'appariement, la compétition sexuelle ou encore les relations de dominance pourraient expliquer cet avantage cognitif. D'autre part, l'étude n'a pas montré de différences entre les sexes concernant la vitesse d'apprentissage. Au niveau intra-sexuel, des différences individuelles pouvant être liées aux traits de personnalité et à l'expérience ont été constatées. Enfin, il a été montré que les comportements exploratoires des oiseaux augmentent avec le nombre d'essais pour les deux sexes. Ceci pourrait notamment être dû à un phénomène de familiarisation.

La présente étude révèle des tendances concernant l'influence du sexe sur les capacités cognitives du canari domestique commun dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire. Cependant, la faible taille des échantillons observés n'a pas permis de détecter de différences significatives entre les sexes.

Les capacités cognitives telles que l'apprentissage dans la recherche alimentaire sont liées au statut hiérarchique. Par conséquent, il est tout à fait légitime de se demander si un lien existe entre capacités cognitives et répertoire vocal.

Expérience 3 : Cognition et production vocale telle que le chant

Introduction

Des études sur les capacités cognitives ont été menées chez diverses espèces telles que chez les oiseaux, le quiscale merle, *Quiscalus lugubris*, le sporophile rouge-gorge, *Loxigilla noctis,* et le vacher luisant, *Molothrus bonariensis,* (Webster & Lefebvre 2001), ainsi que sur des colombidés (Seferta et al. 2001 ; Webster & Lefebvre 2001). Ces recherches ont permis de découvrir des relations entre les capacités d'apprentissage et d'autres caractéristiques des oiseaux. Par exemple, des travaux ont mis en évidence que la performance d'apprentissage des mâles tarins des aulnes, *Carduelis spinus,* est liée à leur attractivité (Mateos-Gonzalez et al. 2011). Chez les mâles diamants mandarins, *Taeniopygia guttata,* les individus qui apprennent le plus rapidement sont aussi ceux qui présentent les chants les plus complexes (Boogert et al. 2008). Qu'en est-il chez le canari domestique commun ?

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

L'échantillon est composé de 34 jeunes (20 mâles et 14 femelles) canaris domestiques communs, *Serinus canaria*, nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet échantillon il y a deux groupes distincts ; le premier groupe (i.e. « avec stimulations sexy ») concerne 28 jeunes (9 femelles et 19 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 6 jeunes (5 femelles et 1 mâle) élevés par leur parent maternel jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.

Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant la photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit).

- Protocole expérimental

Concernant les tests cognitifs de recherche alimentaire, le protocole expérimental est le même que dans les expériences précédentes.

Pour ce qui est du **répertoire vocal**, l'analyse concerne les productions vocales, **plus précisément le répertoire syllabique**. Ce dernier est réalisé grâce à trois enregistrements d'une durée de deux heures chacun. Ces trois enregistrements sont nécessaires pour que les individus s'adaptent à leur condition de maintien et y soient suffisamment familiarisés pour chanter. En ce qui concerne les enregistrements, les oiseaux sont placés dans des cages individuelles (38 x 33 x 26 cm), elles-mêmes installées dans des caissons insonorisés (69 x 51 x 51 cm). Le dispositif d'enregistrement est composé d'un micro unidirectionnel placé dans la cage, d'un haut-parleur Sony SRS-A35 (Sony Electronics Inc., Foster City, USA) au fond du caisson et d'un enregistreur PMD670 Marantz (D & M Holdings Inc. , Shirakawa , Japon). Sur le haut du caisson se trouve un néon que l'on allume durant la période d'enregistrement. Une ambiance sonore familière, cette dernière enregistrée dans la salle d'hébergement des sujets, est diffusée dans le caisson au début de l'enregistrement durant dix minutes. De plus, durant toute la durée de l'enregistrement l'oiseau peut maintenir un contact social visuel avec ses congénères grâce à la porte transparente du caisson donnant sur les batteries. Ces différents facteurs contribuent à placer l'individu dans un contexte non stressant et motivant pour chanter.

Analyses statistiques

Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été effectué à l'aide de Tests de Tukey comme tests *post-hoc*. Le GLMM n°1 a: (i) le nombre d'essais comme variable dépendante, (ii) les divers paramètres acoustiques (i.e. la fréquence maximale, l'empan fréquentiel, la durée moyenne des chants, la durée totale des

chants et le nombre de phrases au sein du répertoire vocal) en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Le GLMM n ° 2 était similaire mais réalisé sur le niveau maximal atteint. Nous avons utilisé R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche) pour toutes les analyses statistiques.

Résultats

Les GLMM respectivement sur le niveau maximal atteint et le nombre d'essais ne suggèrent aucune corrélation avec les différents paramètres acoustiques du répertoire vocal.

Discussion

L'association entre le chant et la cognition est tout à fait pertinente puisque le chant impliquant un apprentissage et des capacités mnésiques est en lui même une tâche cognitive (Plonim 2001). Des études ont démontré que le stress développemental avait un impact non négligeable sur l'apprentissage du chant et les capacités mnésiques, cela a été mis en évidence chez les rongeurs tels que les rats, *Rattus norvegicus*, (Fukuda et al. 2002) et chez les oiseaux tels que le geai buissonnier, *Aphelocoma californica,* (Pravosudov et al. 2005). D'autres travaux ont démontré que le dégré de consanguinité avait un impact négatif sur la taille de répertoire, cela a été mis en évidence chez les bruants chanteurs, *Melospiza melodia*, (Reid et al. 2005a). De plus, les mâles ayant la période moyenne de chants la plus importante sont ceux qui ne commettent que très peu d'erreur lors de tâches cognitives, cela a été mis en évidence chez l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, (Farrell et al. 2012). La littérature est relativement fournie sur le sujet mais contrairement à ce qui a été mis en évidence cette expérience ne donne aucun résultat significatif. Cela peut s'expliquer par le faible échantillon. En effet, même si les tests cognitifs ont été effectués sur une trentaine d'oiseaux seuls une dizaine ont fourni des données concernant les paramètres acoustiques de leur répertoire vocal.

Augmenter la taille de l'échantillon donnerait probablement de meilleurs résultats, il serait par conséquent intéressant de recommencer l'expérience avec plus de sujets.

Les différentes expériences de cette étude ont mis en évidence des différences cognitives intra-sexuelles, ces dernières pouvant être liées aux traits de personnalité et à l'expérience comme cela a été démontré chez diverses espèces d'oiseaux. En effet, il a démontré que le stress avait un impact sur les capacités cognitives, il est par conséquent, cohérent de penser que les capacités cognitives dépendent des différents traits de personnalité telle que la néophobie ou la témérité.

Expérience 4 : Cognition et personnalité

Au vu des différents résultats obtenus dans les expériences précédentes, il est pertinent d'investiguer la relation entre les capacités cognitives et les traits de personnalité. Ceci est d'autant plus cohérent que des travaux ont mis en évidence que le statut social avait un impact sur les capacités cognitives d'un individu (Barnard & Luo 2002).

Introduction

Les différences individuelles des capacités d'apprentissage sont fréquentes et s'expliquent en partie par les différences génétiques, les conditions développementales et de manière générale par l'expérience (Amy et al. 2012). Les traits de personnalité des individus jouent donc un rôle important dans ce domaine. Il est prédit qu'il y aurait des différences d'apprentissage au sein d'un même sexe.

Parmi les traits de personnalité, la néophobie, est particulièrement pertinente en ce qui concerne l'apprentissage (Greenberg & Mettke-Hoffman 2001). Notamment, elle est associée à un lent apprentissage dans les tâches de recherche de nourriture (Carere & Locurto 2011). La néophobie est également un prédicteur significatif des différences observées dans les performances cognitives des pigeons bisets, *Columba livia,* et des tourterelles à queue carrée, *Zenaida aurita*, (Seferta et al. 2001). Des travaux ont mis en évidence que la néophobie intervient dans l'approche

d'un nouveau dispositif d'alimentation chez des espèces de passereaux et de colombidés, (Webster & Lefebvre 2001). Il est crucial de prendre en considération la personnalité des animaux, tant dans les études en laboratoire que sur le terrain (Carere & Locurto 2011). Le rang social joue également un rôle important sur les capacités cognitives. En effet, des travaux ont mis en évidence que les individus subordonnés plus sujets au stress (Blanchard et al. 1993) présentent de moins bonnes performances dans les tâches d'apprentissage (Barnard & Luo 2002) que les individus présentant un rang hiérarchique élevé. Chez diverses espèces, il a été démontré que les rangs sociaux sont corrélés avec d'autres variables comportementales telles que la réaction à la nouveauté ou les performances en apprentissage (Boogert et al. 2006). En effet, les individus présentant un haut rang hiérarchique auraient de meilleures performances puisqu' ils peuvent s'investir dans un processus d'apprentissage en toute circonstance, sans le moindre stress (Barnard & Luo 2002). De plus, leur rang social supérieur leur procurerait un avantage compétitif permettant une augmentation de la valeur reproductive de l'apprentissage (Barnard & Luo 2002 ; Pravosudov et al. 2003). D'après ces éléments, il semblerait donc que le rang social des individus ait un rôle important dans l'apprentissage d'une tâche alimentaire.

Il est donc pertinent d'envisager que les autres traits de personnalité puissent avoir une influence sur les capacités cognitives. De même, que le stress précoce constitue une expérience négative impactant les capacités mnésiques (Kogan & Richter-Levin 2010). Par conséquent, cela associé au fait que les capacités cognitives soient liées à la production vocale (Plonim 2001), il est légitime de prédire que l'expérience acoustique précoce (i.e avec/sans stimulations sexy) puisse avoir une influence sur les capacités cognitives d'un individu.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

L'échantillon est composé de 34 jeunes (20 mâles et 14 femelles) canaris domestiques communs, *Serinus canaria*, nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet échantillon il y a deux groupes distincts ; le premier groupe (i.e. « avec stimulations sexy »)

concerne 28 jeunes (9 femelles et 19 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 6 jeunes (5 femelles et 1 mâle) élevés par leur parent maternel jusqu' à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.
Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant la photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit).

- Protocole expérimental

Concernant les tests cognitifs de recherche alimentaire, le protocole expérimental est le même que dans les expériences précédentes.

Pour ce qui est des tests de personnalité, le protocole est celui utilisé par David et al. (David et al. 2011) fortement détaillé dans le chapitre II.

Analyses statistiques

Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été effectué à l'aide de Tests de Tukey comme tests *post-hoc*. Le GLMM n°1 a: (i) le nombre d'essais comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Le GLMM n ° 2 était similaire mais réalisé sur le niveau maximal atteint. Nous avons utilisé R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche) pour toutes les analyses statistiques.

Résultats

Les données ne sont pas normalement distribuées (test Shapiro-Wilk p <0,001).

Le GLMM n°1 montre que **le statut social est corrélé négativement avec le nombre d'essais. Cela signifie que les individus dominants ont un nombre d'essais inférieur aux individus subordonnés** (q = 3,92 ; p = 0,016 ; n = 34) (Figure I.1).

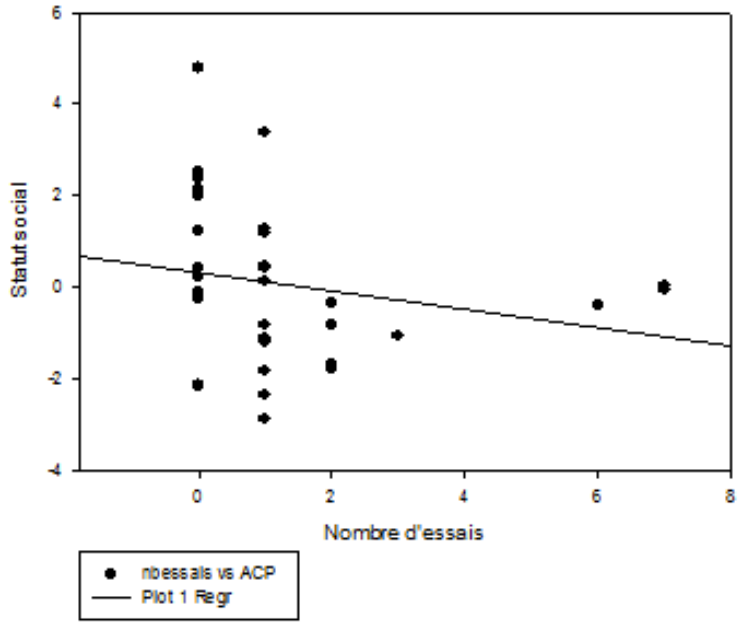


Figure I.1: Relation entre le nombre d'essais et le statut social

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) le nombre d'essai comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. * P = 0,016.

Le GLMM n°2 montre que le statut social est corrélé négativement avec le niveau maximal atteint. Cela signifie que les individus dominants ont un niveau maximal inférieur aux individus subordonnés (q = 18,16 ; p = 0,018 ; n = 34) (Figure I.2). **Le niveau maximal atteint est positivement corrélé à l'agressivité, ce qui signifie que plus un individu est agressif, plus son niveau maximal atteint est élevé** (q = 6,04 ; p = 0,008 ; n = 34) (Figure I.3).

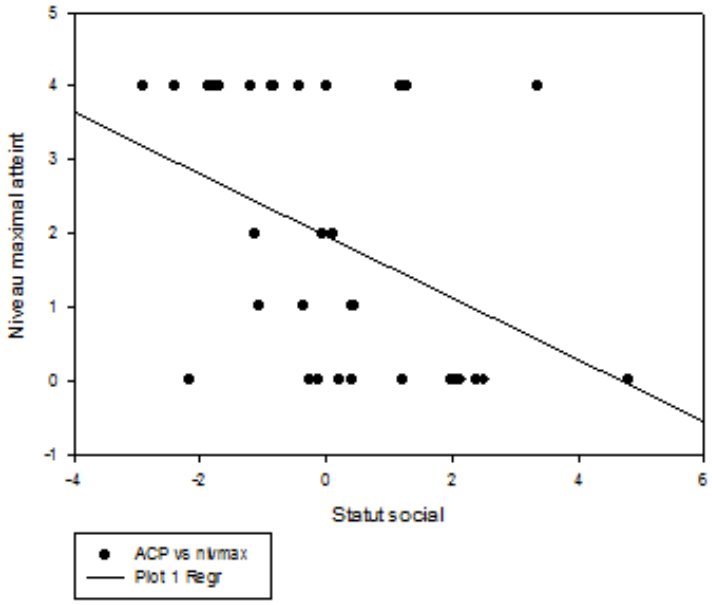


Figure I.2: Relation entre le niveau maximal atteint et le statut social

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) le niveau maximal atteint comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité, témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. **P = 0,008.

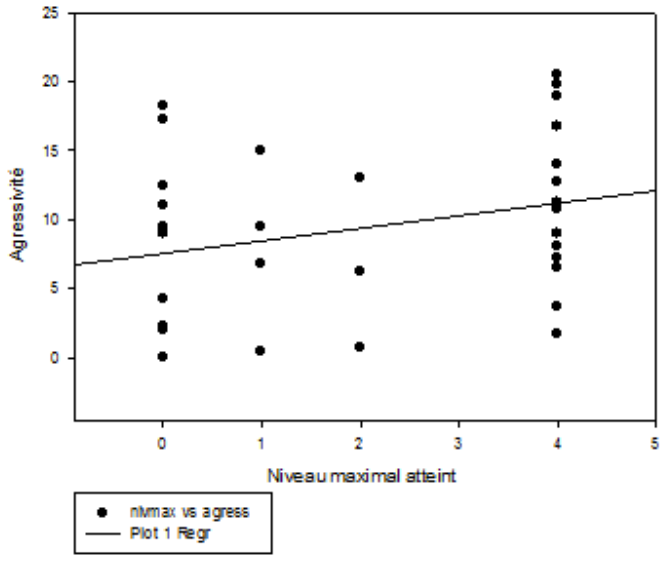


Figure I.3: Relation entre le niveau maximal atteint et l'agressivité

Le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a (i) le niveau maximal atteint comme variable dépendante, (ii) les différents traits de personnalité (i.e. obstination, sociabilité, agressivité,

témérité, néophobie, activité et statut social), en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Avec des de Tukey comme tests *post-hoc*. * P = 0,018.

Discussion

Les résultats obtenus mettent en évidence que les capacités cognitives sont étroitement liées à certains traits de personnalité tels que le statut social ou l'agressivité. En revanche les conditions de développement à savoir, élevé avec ou sans stimulations sexy, n'ont aucune influence sur les capacités cognitives des individus.

Cette étude a mis en évidence que le rang hiérarchique avait une influence sur les capacités cognitives dans la recherche alimentaire (nombre d'essais et niveau maximal atteint). En effet, les résultats obtenus démontrent qu'un individu dominant présentait un nombre d'essai ainsi qu'un niveau maximal atteint inférieurs aux subordonnés. Cela est cohérent avec l'étude sur l'apprentissage chez le coq domestique du New Hampshire, *Gallus gallus*, qui démontre que la réussite de la tâche cognitive ne dépend pas du statut social. Ce qui signifie que les dominants ne sont pas plus performants dans les tâches cognitives que les subordonnés (Candland & Conklyn 1968 ; Croney et al. 2007). Cela va l'encontre des travaux sur les rongeurs tels que la souris grise commune, *Mus musculus*, (Barnard & Luo 2002) qui démontrent que le rang social impacte les capacités cognitives dans le sens où les individus possédant un haut rang hiérarchique sont plus performants. Les résultats obtenus chez les canaris domestiques communs peuvent s'expliquer au regard des différentes stratégies de fourragement. En effet, le test cognitif est un test de recherche alimentaire en cage individuelle. Les sujets sont par conséquent, isolés. Les résultats suggèrent que les individus dominants souffriraient plus de cet « isolement » et par conséquent, présenteraient moins de comportement de fourragement. **Cela est cohérent avec les résultats du chapitre précédent mettant en évidence que le statut social est corrélé à la sociabilité**. En effet, plus un individu est dominant, plus il est sociable. Des études sur les poules domestiques, *Gallus gallus*, ont démontré que les dominants avaient besoin d'un contact social complet pour fourrager (Tolman 1964). De même, chez les juncos ardoisés, *Junco hyemalis,* les individus présentant un haut rang hiérarchique suivent les subordonnés pour s'alimenter alors que ces

derniers fourragent seuls (Caraco et al. 1989). **Ce qui est cohérent avec les résultats obtenus dans l'expérience sur la familiarité et le statut social influençant les comportements alimentaires (Chapitre I)**. Les dominants présenteraient un nombre d'essais ainsi qu'un niveau maximal atteint inférieurs aux subordonnés. Les deux variables sont hautement corrélées ($r = 0,79$; $p < 0,001$) ce qui est pertinent puisque, plus le niveau est faible moins un nombre d'essais est nécessaire. **Les résultats obtenus sont cohérents avec la relation entre l'agressivité et les capacités cognitives**. En effet, plus un individu est agressif plus son niveau maximal atteint est élevé. **Les résultats du chapitre précédent ont démontré qu'un individu dominant n'était pas obligatoirement agressif**. Les résultats obtenus sont parfaitement logiques puisque si un dominant présente un niveau plus faible et que celui-ci n'est pas agressif, alors un individu agressif verra son niveau maximal atteint élevé.

De plus d'autres traits de personnalité peuvent expliquer ces résultats. La témérité est notamment un trait améliorant les capacités d'apprentissage (Cadieu et al. 2010). Cette dernière est corrélée négativement avec l'agressivité chez les jeunes durant la photopériode estivale (Chapitre II) ce qui est cohérent avec les résultats obtenus. En effet, **un individu agressif et par conséquent téméraire parvient à un niveau maximal atteint élevé**. Les traits de personnalité tels que la néophobie ou la témérité, directement liée à la dominance (comme cela a été démontré dans le chapitre II), peuvent affecter les capacités d'apprentissage (Cadieu et al. 2010 ; Amy et al. 2012). Ces traits individuels sont, généralement, liés à des différences de concentration des hormones de stress telles que les glucocorticoïdes qui peuvent affecter les processus d'apprentissage (Koolhaas et al. 1999 ; Range et al. 2006 ; Healy et al. 2009). De plus, il a été montré que des individus néophobes sécrétant ce type d'hormones ont de moins bonnes performances dans l'apprentissage de tâches d'innovation (Amy et al. 2012). Par conséquent, **il se pourrait que malgré la phase de familiarisation réalisée dans cette étude, les différences d'apprentissage mises en évidence au sein d'un même sexe soient également dépendantes de la personnalité des oiseaux testés**.

Enfin, chez cette espèce, les mâles ont une concentration en testostérone qui est directement liée à l'agressivité des individus et à l'accès aux ressources

alimentaires (Parisot et al. 2005). Cette hormone sexuelle peut être impliquée dans les statuts sociaux et principalement dans la dominance sociale (Archawaranon et al. 1991 ; Tanvez et al. 2008). **Il serait donc intéressant de procéder au dosage de cette hormone. Cela a été effectué sur cet échantillon et les résultats sont attendus très prochainement.**

Conclusion

Les canaris domestiques communs présentent des différences inter-individuelles importantes au niveau des capacités cognitives. Le genre ainsi que les différents traits de personnalité tels que le statut social ou l'agressivité ont un impact non négligeable sur cette variabilité. Toutes ces expériences ont mis en évidence une plasticité comportementale et cognitive importante, mais qu'en est-il au niveau physiologique ?

Chapitre IV :

Etude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*)



Introduction

Le rythme cardiaque est un indice sensible et instantané de la condition physiologique d'un organisme (Thompson 1968). Il traduit donc toutes les modifications de l'état physiologique de ce dernier. Il permet de mesurer la quantité d'énergie dépensée lors d'une activité, cela a été démontré chez les moutons domestiques, *Ovis aries*, (Webster 1967). C'est également un excellent indicateur de stress. En effet de nombreuses études ont démontré que le rythme cardiaque augmente dès qu'un signal stressant pour l'organisme est perçu par l'individu. Cela a été mis en évidence chez diverses espèces telles que, les mammifères (les wapitis, *Cervus elaphus canadensis*, (Chabot et al. 1996), les animaux de rente (De Jong et al. 2000 ; Kuwahaa et al. 2004 ; Von Borell et al. 2007), les cétacés (Deak 2007 ; Romero & Butler 2007)), les oiseaux (les étourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris*, (Thompson et al. 1979), les mouettes tridactyles, *Rissa tridactyla*, (Beale & Monaghan 2004a, 2004b)), les invertébrés (les moules, *Perna viridis*, (Nicholson 2003)), les poissons (la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, (Höjesjö et al. 1999), les saumons de l'Atlantique, *Salmo salar*, (Johnsson et al. 2001)) et les reptiles (les iguanes verts, *Iguana iguana*, (Cabanac & Cabanac 2000)). Les battements cardiaques ont également été étudiés lors des interactions sociales. En effet, des études ont mis en évidence que le rythme cardiaque différait selon le rang hiérarchique. Cela a été démontré chez les primates tels que le Saïmiri ou singe écureuil, *Saimiri sciureus*, (Candland et al. 1970), les macaques, *Macaca*, ou encore les babouins, *Papio*, chez qui les individus dominants présentent un rythme cardiaque moins élevé que les subordonnés (Cherkovich & Tatoyan 1973). Des études sur l'oie cendrée, *Anser anser*, ont mis en évidence qu'un individu voyait son rythme cardiaque augmenté lorsqu'il se trouvait face à un congénère ayant gagné de nombreuses interactions agonistiques (Wascher et al. 2009).

Le rythme cardiaque des oiseaux a été étudié pour la première fois en 1945 (Odum 1945). Puis il a fait l'objet de nombreuses recherches. Des travaux ont mis en évidence des liens entre le rythme cardiaque des oiseaux, les comportements agonistiques et le rapport à la dominance (Candland et al. 1969), la réaction face à un intrus (Dickens et al. 2006), ou encore en réponse à des stimuli accoustiques (Diehl et al. 1986 ; Evans & Gaionii 1990). Cette étude tend à mettre en évidence un effet du

genre, de divers stimuli acoustiques (hétérospécifique, conspécifique réactogène ou familier), du statut social et des conditions de développement (avec ou sans stimulations sexy) sur le rythme cardiaque des canaris domestiques communs. Le protocole utilisé est idoine pour ce type d'étude.

Matériel et méthode

- Sujets et conditions d'élevage

L'échantillon est composé de 16 jeunes (9 mâles et 7 femelles) canaris domestiques communs, *Serinus canaria*, nés en 2010 au Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées (LECC) de Nanterre Paris Ouest La Défense. Au sein de cet échantillon il y a deux groupes distincts ; le premier groupe (i.e. « avec stimulations sexy ») concerne 8 jeunes (4 femelles et 4 mâles) élevés par leurs deux parents jusqu'à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques riches en phrases « A ». Ces jeunes ont donc tous entendu différents chants (de leur père et de la diffusion) contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant. Le second groupe (i.e. « sans stimulations sexy ») concerne 8 jeunes (3 femelles et 5 mâles) élevés par leur parent maternel jusqu' à leur sevrage et qui ont entendu durant leur développement des diffusions acoustiques pauvres en phrases « A ». Ces jeunes n'ont donc pas entendu de chants contenant des phrases « A » très réactogènes durant les deux périodes sensibles pour l'apprentissage du chant.
Tous les sujets sont maintenus en batteries d'élevage (118 x 50,5 x 50 cm) organisées par fratries. Ces dernières contiennent quatre perchoirs, de l'eau, des mangeoires à graines du sable et de la pâtée aux oeufs *ad libitum*. Les tests se sont déroulés durant la photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit).

- Protocole expérimental

Concernant les enregistrements du rythme cardiaque un émetteur électrocardiogramme (ECG) est utilisé.

Caractéristiques de l'émetteur :

Le signal d'entrée à partir des électrodes est amplifié et filtré par un filtre passe- bande (1Hz.. 100Hz). La tension du signal est convertie en un signal de fréquence d'onde carrée de 1 kHz à 2 kHz et transmis à un récepteur audio standard (communication récepteur AOR AR 5000 A). Le signal audio du récepteur est converti en retour en signal de tension et enregistré par un ordinateur.
Informations techniques de l'émetteur : Fréquence de transmission: 280MH..320MHz
Puissance d'émission:-20dBm Portée: 5m
Sensibilité: 1mV
Résistance: 47MOhm
Bande passante du signal : 2..70Hz Poids: 0,9 g
Durée de vie de la batterie: 3 jours

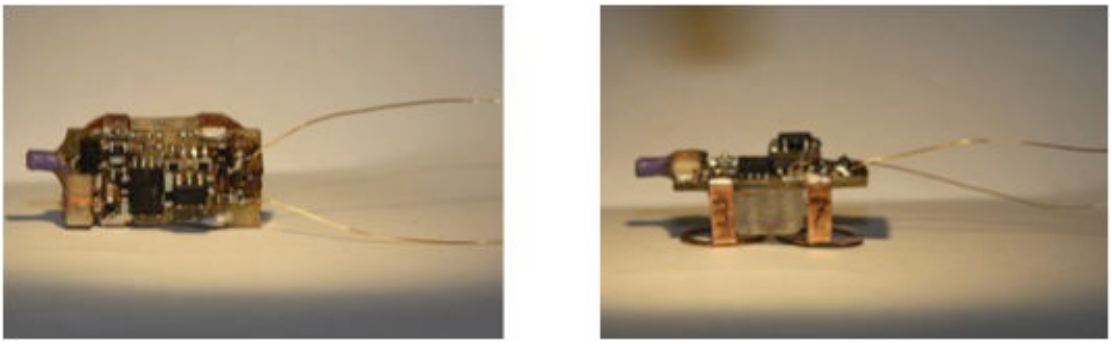


Figure I: Emetteur ECG

Caissons d'enregistrement :

Pour les enregistrements l'oiseau est placé dans une cage individuelle, dans un caisson d'isolement acoustiquee (48cm x 48 cm x 67 cm), dans lesquels les conditions de température et d'humidité sont maintenues constantes et l'éclairage automatique en photopériode estivale (16 heures de jour et 8 heures de nuit). Le dispositif d'enregistrement à l'intérieur de la cage insonorisée se compose d'une antenne qui permet d'enregistrer les signaux de l'émetteur ECG, d'un amplificateur (amplifier hi-fi stereo system, Dynavox) qui diffuse la série de playbacks contenant les stimuli sonores via un haut-parleur présent dans la boite d'enregistrement (puissance sonore =

75db) et un microphone (Condenser Microphone, Behringer) qui enregistre les sons diffusés dans la sound box.

Stimuli :

Lors des enregistrements plusieurs stimuli sonores randomisés sont diffusés. Chaque stimulus a une durée d'environ 6 secondes (± 0,5 secondes), ils sont répétés 15 fois chacun et sont placés aléatoirement dans la série, avec un écart entre chaque stimulus variant de 11 à 22 secondes pour une durée totale de la série de 36 minutes. **Ces stimuli comprennent un enregistrement de bruit blanc, trois chants conspécifiques (l'un contenant une phrase sexy connue pour les jeunes élevés avec stimulations sexy, l'autre contenant une phrase sexy inconnue et enfin le dernier contenant des phrases peu réactogènes), trois chants hétérospécifique de diamant mandarin, *Taeniopygia guttata,* et un enregistrement familier (pièce de maintenance des sujets).**

Méthodes d'enregistrement

Implantation de l'émetteur ECG :

Les oiseaux sont anesthésiés avec de l'isoflurane (concentration entre 1,5 et 2%). Une bobine de chauffage maintient la température du corps pendant la procédure. Des plumes sont coupés sur le dos entre les ailes. L'émetteur ECG est collé aux parties restantes des plumes pour l'ôter plus facilement, avec l'électrode d'enregistrement et l'électrode de référence faisant face à la tête (Figure I.1).

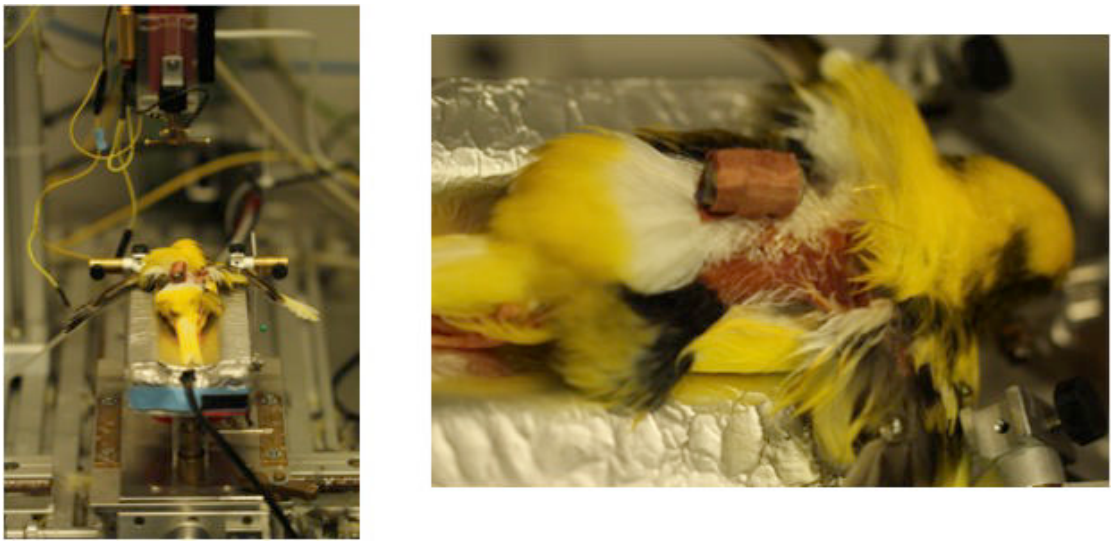


Figure I.1: Implantation de l'émetteur ECG

Les électrodes sont fixées sous la peau de manière latérale et opposée à l'émetteur (Figure I.2). Du tissu est fixé de manière à couvrir émetteur et électrodes afin d'empêcher l'oiseau de les enlever. Pour fixer le dispositif (les électrodes, l'émetteur et le tissu), de colle de fibrine (EPIGLU Gewebekleber, Meyer-Haake) a été utilisée. L'oiseau est mis dans le caisson insonorisé pour la récupération juste après la chirurgie.

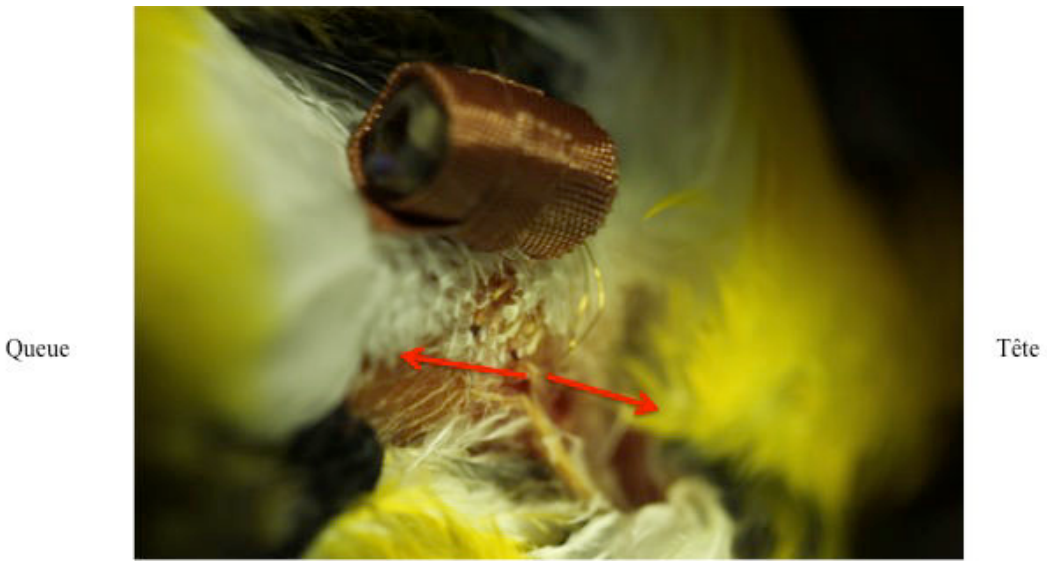


Figure I.2: Implantation des électrodes

Enregistrement :

L'oiseau est laissé pendant une journée dans le caisson d'isolement acoustique, avec eau et nourriture *ad libitum*, avant de procéder aux enregistrements afin d'éviter que les effets du stress lié à l'opération n'influent sur son rythme cardiaque pendant l'enregistrement. Le lendemain de l'opération la série de stimuli est diffusée dans le caisson insonorisé via le haut-parleur et le rythme cardiaque ainsi que les diffusion et production vocale de l'individu sont enregistrés en parallèle (Figure I.3). Initialement les séries de stimuli étaient diffusées de deux à quatre fois par oiseau testé, avec un écart variant de 4 à 12 heures entre chaque série. A la fin des enregistrements, le transmetteur est ôté et l'oiseau est remis en volière.



Figure I.3: Exemple d'un enregistrement de rythme cardique

Sur cet enregistrement, chaque pic corrspond à une pulsation cardiaque.

Traitement des données :

Une fois enregistré, le rythme cardiaque est filtré par un programme d'analyse de fichiers audio (Amadeus Pro 2.0.5). Puis les pics caractéristiques du rythme cardiaque de l'animal sont isolés et extraits via deux programmes (S2S_i386_4.2 ; Cluster_i386_4.11). On couple ensuite le rythme obtenu avec l'enregistrement de la série de stimuli (SongUtils_i386_2.86) et finalement les variations de rythme cardiaque sont évaluées en termes de significativité en fonction de chaque stimulus perçu par l'oiseau par un test de permutation (PTSH) (effectué grâce à un programme

d'analyse conçu dans ce but : Spike7.39). Cela permet de déterminer visuellement la significativité éventuelle des changements de rythme cardiaque dans un intervalle de temps de 25 secondes avant et après le début du stimulus.

Analyses statistiques

Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) a été effectué à l'aide de Tests de Tukey comme tests *post-hoc*. Le GLMM a: (i) le changement de battements cardiaques (après stimulus-avant stimulus) comme variable dépendante, (ii) le genre (i.e. mâle/femelle), le statut social (i.e. dominant/subordonné), les conditions expérimentales (i.e. canari/diamant mandarin/bruit blanc/pièce de vie) et les conditions de développement (i.e. avec/sans stimulations sexy) en effets fixes, (iii) les sujets ont été considérés comme étant un effet aléatoire. Nous avons utilisé R © 2.9.0 (R La Fondation pour la statistique Computing, Vienne, Autriche) pour toutes les analyses statistiques.

Résultats

Les données ne sont pas normalement distribuées (test Shapiro-Wilk $p<0,001$).

Il n'y a pas d'effets du genre, du rang hiérarchique ou des conditions de développement sur le rythme cardiaque. **En revanche, il y a des interactions significatives**. En effet, l'intéraction du **genre** et des **conditions expérimentales** ont un effet sur le rythme cardiaque (mâle*canari 3 : $t = 2,23$; $p = 0,029$), de même que l'intéraction des **conditions de développement** et le **genre** ou les **conditions expérimentales** (sans stimulations sexy*mâle: $t = 3,44$; $p = 0,0012$ et sans stimulations sexy *canari3: $t = 2,65$; $p = 0,0103$).

Discussion

L'étude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun est peu documentée. En effet, seuls quelques travaux portent sur une description du rythme cardiaque chez les oiseaux. Cette étude, malgré les résultats obtenus, montre que ce

thème est complexe. En effet, les battements cardiaques ne dépendent pas d'une variable environnementale ou génétique mais d'intéractions complexes. La faible taille de l'échantillon peut également expliquer cette absence de résultats. **Il convient donc de continuer les analyses** afin de fournir plus d'éléments sur l'appréhension de l'environnement par l'individu.

Discussion générale



Rappel des principaux résultats

Concernant le chapitre I, le statut social joue un rôle important dans les différentes stratégies de fourragement. En effet, les individus présentant un haut rang hiérarchique ne s'alimentent pas autant que les individus subordonnés lorsque le contexte acoustique est familier ou non familier. En revanche, la latence d'arrivée à la mangeoire dans les différents contextes acoustiques est moins élevée chez les dominants que chez les subordonnés. Cela signifie donc que les individus présentant un rang social élevé viennent plus rapidement mais ne s'alimentent pas. A l'inverse en condition sociale telle que lors d'une compétition alimentaire, ces derniers arrivent plus rapidement et s'alimentent de façon plus importante. Cette expérience a mis en évidence que **la familiarité joue un rôle non négligeable dans les stratégies de fourragement.** Cette familiarité passe par les informations transmises par un émetteur via sa production vocale telle que le chant. La seconde expérience tend à mettre en évidence des paramètres acoustiques de cette production vocale propre à un statut hiérarchique. En effet, les résultats obtenus démontrent que **la fréquence maximale, la durée moyenne et totale des chants ainsi que le nombre de phrases au sein du répertoire sont des indices quant au rang hiérarchique élevé**. Au sein des productions vocales telles que le chant, des phrases hautement réactogènes produites par des dominants ont été mises en évidence. Seuls quelques paramètres acoustiques de ces phrases sont liés au statut social. En effet, les résultats obtenus suggèrent que la durée moyenne et totale des phrases sexy sont un indice du statut social élevé.

Le chant chez les oscines demandant un aprentissage précoce au préalable, des jeunes ont été élevés dans une condition expérimentale sans le père et avec des diffusions acoustiques pauvres en phrases réactogènes. Les jeunes mâles de ce groupe ont été enregistrés et leur répertoire analysé. Les résultats obtenus mettent en évidence que **ces phrases n'ont pas forcément besoin d'apprentissage pour être émises**. L'étude de cas relate que des phrases hautement réactogènes sont produites par des individus isolés ou par une femelle, ce qui est **extrêmement rare** étant donné que ces dernières ne chantent pas excepté sous testostérone. **Les différences inter-individuelles sont importantes et le second chapitre tend à donner quelques précisions concernant cette variabilité.**

Le chapitre II met en évidence l'existence de syndromes comportementaux chez le canari domestique commun, mais la photopériode a une influence non négligeable sur les différents traits répétables de personnalité. Grâce au coefficient d'héritabilité stricte (h^2) ainsi que les différences entre individus apparentés, une héritabilité des différents traits de personnalité est mise en évidence. Cela est très peu documenté chez le canari domestique, **il s'agit donc de données fondamentales dans la compréhension des profils comportementaux ou personnalité chez cette espèce.** De même qu'une influence des conditions de développement a été mise en évidence. Dans le chapitre précédent, il a été démontré que le statut social était lié au répertoire vocal, il est donc légitime de s'intéresser aux autres traits de personnalité. La seconde expérience montre que la fréquence maximale des chants et le statut social étaient associés, les subordonnés produisant plus de fréquences hautes que les dominants ce qui est cohérent avec les résultats du chapitre I.

Les résultats de cette expérience mettent également en évidence que d'autres traits de personnalité sont liés à un autre paramètre acoustique du répertoire, à savoir, **l'empan fréquentiel**. En effet, ce dernier est influencé par l'obstination et la témérité. **Les individus obstinés et peu téméraires présentent un empan fréquentiel élevé dans leur production vocale. La personnalité ou profils comportementaux joue donc un rôle important dans la variabilité inter-individuelle au niveau de la production vocale mais également au niveau cognitif**.

Le chapitre III s'intéresse aux capacités cognitives chez le canari domestique commun. La première expérience relate un protocole d'apprentissage dans une tâche de recherche alimentaire qui démontre une **variabilité inter-individuelle importante**. Au vu de ces résultats, la seconde expérience s'intéresse à un effet du genre dans ces différences inter-individuelles. Les résultats obtenus mettent en évidence l'effet du genre sur l'apprentissage puisqu'ils suggèrent que les mâles sont plus performants que les femelles. Ces résultats peuvent être expliqués par les différents traits de personnalité. La dernière expérience met en évidence que certains paramètres acoustiques tels que le statut social et l'agressivité sont liés aux capacités cognitives. En effet, un individu dominant présente un plus petit nombre d'essais ainsi qu'un niveau maximal inférieur aux subordonnés. De plus, **un individu**

agressif aura de meilleures capacités d'apprentissage. Au vu de tous les résultats obtenus au niveau comportemental, il est pertinent de s'interroger sur la variabilité inter-individuelle au niveau physiologique.

Le chapitre IV porte sur l'étude du rythme cardiaque chez le canari domestique commun. Cela a fait l'objet de peu de travaux, le protocole expérimental est par conséquent, plus important que les résultats préliminaires. Cette étude à démontré que le rythme cardiaque pouvait être utilisé comme un **indice physiologique complémentaire des indices comportementaux. Néanmoins, un faible échantillon ne donne pas de résultats probants tant la variabilité inter-individuelle est importante.**

Les caractéristiques individuelles

Les caractéristiques individuelles telles que la production vocale, la personnalité ou les capacités cognitives sont des indices fondamentaux dans la plasticité de l'individu. En effet, ce dernier intéragit avec son environnement en fonction de son bagage génétique et de ses expériences de vie. Son comportement et sa physiologie sont adaptés pour qu'il puisse transmettre ses gènes et survivre. L'individu a besoin de communiquer pour pouvoir se reproduire et intéragir avec ses congénères. Cette communication chez le canari se fait notamment par la production vocale telle que le chant. Ce dernier véhicule des informations sur l'émetteur notamment son rang hiérarchique. Le statut social est fondamental au sein d'un groupe puisqu'il est un bon indice de la condition générale de l'individu et donne des précisions sur ses capacités cognitives ou sa personnalité.

L'influence de l'ontogénèse

Dans cette étude, l'ontogénèse a particulièrement un impact direct sur les traits de personnalité et la production vocale telle que le chant. Cela est notamment vrai chez les canaris domestiques communs puisque l'absence du parent paternel et un pauvre environnement acoustique impactent sa production vocale mais aucun résultat obtenu ne met cela en évidence sur le terrain des capacités cognitives ou le rythme cardiaque. Cela peut potentiellement s'expliquer par le fait que cet oiseau soit un

« open ended learner » ou « apprentissage ouvert » ce qui signifie que ces lacunes dans l'apprentissage vocal peuvent se combler ultérieurement. Cette espèce présente donc une plasticité importante. Cette dernière peut également intervenir sur les autres indices comportementaux ou physiologiques ce qui permettrait d'expliquer les résultats obtenus.

Conclusion générale & perspectives

Cette étude transverse et longitudinale a permis de mettre en valeur certains mécanismes intrinsèques de l'individu. La variabilité inter-individuelle trouve son explication dans la part génétique mais également environnementale. Elle est le résultat d'intéractions complexes entre différentes caractéristiques individuelles. Ces travaux permettent d'avoir plus d'informations sur l'individu d'un point de vue global. Le canari domestique commun est une espèce complexe qui demande d'approfondir ces différentes caractéristiques intrinsèques pour mieux comprendre son appréhension de l'environnement. Ultérieurement il serait intéressant de prendre en compte plus de paramètres acoustiques puisque le chant est fondamental chez cette espèce. Au niveau de la cognition, cela serait pertinent de se focaliser sur d'autres aspects cognitifs que l'apprentissage dans une tâche de recherche alimentaire. Pour pallier le manque de résultats dans certaines expériences il faudrait augmenter la taille des échantillons.
Les travaux sur les battements cardiaques laissent une ouverture sur un projet futur consistant à étudier le rythme cardiaque au regard des traits de personnalité, de la cognition, de la production vocale et des différentes conditions de développement. En effet, si au niveau comportemental des différences apparaissent il devrait en être de même au niveau physiologique. En plus des battements cardiaques, les dosages hormonaux doivent être analysés à partir de prélèvements effectués chez les oiseaux étudiés dans le cadre de ces expérimentations, ce qui apportera des informations complémentaires fondamentales sur les traits de personnalité. En outre, des études neuroanatomiques et au niveau périphérique (en particulier au niveau de la syrinx) seraient intéressantes pour comprendre la variabilité inter-individuelle chez le canari domestique commun. Des travaux sont projetés dans ce sens à partir d'individus sélectionnés dont nous connaissons l'histoire, puisqu'ils font partie de groupes étudiés et présentés dans ce document.

D’autre part ces différentes expériences se sont focalisées sur une espèce domestiquée en conditions contrôlées dans un laboratoire. Il serait particulièrement intéressant d’étudier tout ceci chez des espèces sauvages en milieu naturel même si bien entendu la faisabilité est plus limitée.

Références bibliographiques

Alcock J (2001) Animal behavior: an evolutionary approach. 7th edition Sunderland Massachusetts: Sinauer

Amy M, Leboucher G (2007) Male canaries can visually eavesdrop in conspecific food interactions. Animal Behaviour 74: 57-62

Amy M, Monbureau M, Durand C, Gomez D, Théry M, Leboucher G (2008) Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interactions. Animal Behaviour 76: 971-982

Amy M, Sprau P, De Goede P, Naguib M (2010) Effects of personality on territory defence in communication networks: a playback experiment with radio-tagged great tits. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 277: 3685-3692

Amy M, Van Oers K, Naguib M (2012) Worms under cover: relationships between performance in learning tasks and personality in great tits (*Parus major*). Animal Cognition 15: 763-770

Andersson MB (1994) Sexual Selection. Princeton University Press

Archawaranon M, Dove L, Wiley RH, 1991. Social inertia and hormonal control of aggression and dominance in white-throated sparrows. Behaviour 118: 42-65

Armitage KB (1986) Individuality, social behaviour, and reproductive success in yellow-bellied marmots. Ecology 67: 1186-1193

Appeltants D, Gentner TQ, Hulse SH, Balthazart J, Ball GF (2005) The effect of auditory distractors on song discrimination in male canaries (*Serinus canaria*). Behavioural Processes 69: 331-341

Arnaiz-Villena A, Alvarez-Tejado M, Ruiz-del-Valle V, Garcia-de-la-Torre C, Varela P, Recio MJ, Ferre S, Martinez-Laso J (1999) Rapid radiation of canaries (*Genus Serinus*). Molecular Biology and Evolution 16: 2-11

Arnold C, Taborsky B (2010) Social experience in early ontogeny has lasting effects onsocial skills in cooperatively breeding cichlids. Animal Behaviour 79: 621-630

Aulie A (1971) Co-ordination between the activity of the heart and the flight muscles during flight in small birds. Comparative Biochemistry and Physiology 38: 91-97

Ball GF, Hulse SH (1998) Birdsong. American Psychologist 53 : 37-58

Balph MH (1977) Winter social behaviour of dark-eyed juncos: communication, social organization, and ecological implications. Animal Behaviour 25: 859-884

Barnard CJ, Luo N (2002) Acquisition of dominance status affects maze learning in mice. Behavioural Processes 60: 53-59

Barta Z, Giraldeau LA (1998) The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 217-223

Beale CM, Monaghan P (2004a) Behavioural responses to human disturbance: A matter of choice? Animal Behaviour 68: 1065-1069

Beale CM, Monaghan P (2004b) Human disturbance: People as predation free predators? Journal of Applied Ecology 41: 335-343

Beauchamp G (2008) A spatial model of producing and scrounging. Animal Behaviour 76: 1935-1942

Beaugrand JP (1983) Modèles de dominance et théorie de l'évolution. In: Darwin après Darwin (edition J. Lévy & H.É. Cohen) Québec: Presse de l'Université du Québec 110-137

Béguin N, Leboucher G, Bruckert L, Kreutzer M (2006) Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. Acta ethologica 9: 65-70

Bell AM (2005) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback. Journal of Evolutionary Biology 18: 464-473

Bell A (2007) Future directions in behavioural syndrome research. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 274: 755-761

Belzner S, Voigt C, Catchpole CK, Leitner S (2009) Song learning in domesticated canaries in a restricted acoustic environment. Proc. R. Soc. B 276: 2881-2886

Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, Oortmerssen GA (1991) Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies. Experientia 47: 1008-1019

Berger M, Hart JS, Roy OZ (1970) Respiration, oxygen consumption and heart rate in some birds during rest and flight. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 66: 201-214

Berger KJ, Ruschi A, De Almeida PJ (1979) Heart rates of flying hummingbirds. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão 30 : 75-80

Bernstein IS (1981) Dominance: The baby and the bathwater. Behavioral and Brain Sciences 4(3) : 419-457

Bernstein IS, Gordon TP, Rose RM (1983) The interaction of hormones, behavior, and social context in non-human primates. In Hormones and Aggressive Behavior. (B. S vare edition) Plenum 535-62

Biro P, Stamps J (2008) Are personality traits linked to life-history productivity ? Trends in Ecology and Evolution 7: 361-368

Bishop CM, Butler PJ (1995) Physiological modelling of oxygen consumption in birds during flight. Journal of Experimental Biology 198: 2153-2163

Blanchard DC, Sakai RR, McEwen B, Weiss SM, Blanchard RJ (1993) Subordination stress: behavioural, brain and neuroendocrine correlates. Behavioral Brain Research 58: 113-121

Blanchard RJ, McKittrick CR, Blanchard DC (2001) Animal models of social stress: effects on behavior and brain neurochemical systems. Physiology and Behavior 73(3): 261-271

Bonnie KE, Earley RL (2007) Expanding the scope for social information use. Animal Behaviour 74:171-181

Boissy A, LeNeindre P (1997) Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. Physiology and Behavior 61: 693-699

Boissy A, Dumont B (2002) Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. Applied Animal Behaviour Science 79: 233-245

Boogert NJ, Reader SM, Laland KN (2006) The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. Animal Behaviour 72: 1229-1239

Boogert NJ, Giraldeau LA, Lefebvre L (2008) Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. Animal Behaviour 76: 1735-1741

Brain PF (1983) Pituitary-gonadal influences on social aggression. In : Hormones and Aggressive Behavior. (Svare edition) Plenum 3-26

Brenowitz EA, Margoliash D, Nordeen KW (1997) An introduction to birdsong and the avian song system. Journal of Neurobiology 33: 495-500

Brenowitz EA, Beecher MD (2005) Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. Trends in Neurosciences 28: 127-132

Brick O (1998) Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. Animal Behaviour 56: 309-317

Briefer E, Rybak F, Aubin T (2008b) When to be a dear-enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks *Alauda arvensis*. Animal Behaviour 76: 1319-1325

Briffa M, Rundle S, Fryer A (2008) Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 275: 1305-1311

Brown C, Jones F, Braithwaite VA (2005a) In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. Animal Behaviour 70: 1003-1009

Brown C, Gardner C, Braithwaite VA (2005b) Differential stress responses in fish from areas of high and low predation pressure. Journal of Comparative Physiology 175: 305-312

Budaev SV, Zworykin DD, Mochek AD (1999) Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study. Animal Behaviour 58: 195-202

Burley N (1977) Parental investment, mate choice and mate quality. Proceedings of the National Academy of Sciences 74: 3476-3479

Butler PJ, West NH, Jones DR (1977) Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained, level flight in a wind tunnel. Journal of Experimental Biology 71: 7-26

Butler PJ, Woakes AJ (1980) Heart rate, respiratory frequency and wing beat frequency during free-range flights of barnacle geese. Journal of Experimental Biology 85: 213-226

Cabanac A, Cabanac M (2000) Heart rate response to gentle handling of frog and lizard. Behavioural Processes 52: 89-95

Cadieu JC, Cadieu N, Lauga J (1995) Local enhancement and seed choice in the juvenile canary, *Serinus canarius*. Animal Behaviour 50: 793-800

Cadieu N, Cadieu JC (2002) Is use of a novel food source by young canaries (*Serinus canaria*) influenced by the sex and familiarity of the adult demonstrator? Behaviour 139: 825-846

Cadieu N, Fruchard S, Cadieu JC (2010) Innovative individuals are not always the best demonstrators : Feeding innovation and social transmission in *Serinus canaria*. PLoS ONE 5(1): e8841

Candland DK, Conklyn DH (1968) Social dominance and learning in the domestic chicken Psychonomic Science 11: 247-248

Candland DK, Taylor DB, Solow SP, Leiphart JM, Dresdale L (1969) Heart rate and aggression in the domestic chicken (White Leghorn). Journal of Comparative and Physiological Psychology 67: 70-76

Candland DK, Bryan DC, Nazar BL, Kopf KJ, Sendor M (1970) Squirrel monkey heart rate during formation of status orders. Journal of Comparative and Physiological Psychology 70: 417-423

Candolin U, Voigt HR (2001) Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk? Oikos 95: 225-230

Caraco T, Barkan C, Beacham JL, Brisbin L, Lima S, Mohan A, Newman JA, Webb W, Withiam ML (1989) Dominance and social foraging: a laboratory study. Animal Behaviour 38: 41-58

Carere C, Drent PJ, Privitera L (2005) Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. Animal Behaviour 70: 795-805

Carere C, Locurto C (2011) Interaction between animal personality and animal cognition. Current Zoology 57: 491-498

Carter AJ, Goldizen AW, Tromp SA (2010) Agamas exhibit behavioral syndromes: bolder males bask and feed more but may suffer higher predation. Behavioral Ecology 21: 655-661

Catchpole CK, Slater PJB (2008) Bird song: Biological themes and variations. 2nd edition, Cambridge University Press : Cambridge

Cattell RB (1956) La personnalité, Etude systématique, théorique et concrète. Presse Universitaire de France Paris

Cavigelli SA, Pereira ME (2000) Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). Hormones and Behavior 37: 246-255

Chabot D, Gagnon P, Dixon EA (1996) Effect of predator odors on heart rate and metabolic rate of wapiti (*Cervus elaphus canadensis)* Journal of Chemical Ecology 22: 839-868

Chappell MA, Garland T, Robertson GF, Saltzman W (2007) Relationships among running performance, aerobic physiology and organ mass in male Mongolian gerbils. Journal of Experimental Biology 210: 4179-4197

Chase ID (1982) Behavioral sequences during dominance hierarchy formation in chickens. Science 216:439-440

Chase I, Tovey C, Spangler-Martin D, Manfredonia M (2002) Individual differences versus social dynamic in the formation of animal dominance hierarchies. Proceeding of the National Academy in Science 99(8): 5744-5749

Cherkovich GM, Tatoyan SK (1973) Heart rate (radiotelemetrical registration) in macaques and baboons according to dominant-submissive rank in a group. Folia Primatologica 20(4): 265-73

Clark MM, Galef J (1995) Prenatal influences on reproductive life history strategies. Trends in Ecology and Evolution 10: 151-153

Cloninger RC, Svrakic DM (1997) Role of personality self-organisation in development of mental order and disorder. Development and Psychopathology 9: 881-906

Cloninger RC (1999) Personality and psychopathology. American Psychiatric Press: Washington DC

Cockrem JF (2007) Stress, corticosterone responses and avian personalities. Journal of Ornithology 148: 169-178

Coleman K, Wilson DS (1998) Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. Animal Behaviour 56: 927-936

Cote J, Clobert J (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 274: 383-390

Cote J, Fogarty S, Brodin T, Weinersmith K, Sih A (2010) Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish : group composition matters. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 278: 1670-1678

Croney CC, Prince-Kelly N, Meller CL (2007) A note on social dominance and learning ability in the domestic chicken (*Gallus gallus*). Applied Animal Behaviour Science 105: 254-258

Dabelsteen T, McGregor PK, Holland J, Tobias JA, Pedersen SB (1997) The signal function of overlapping singing in male robins (*Erithacus rubecula*). Animal Behaviour 53: 249-256

Dabelsteen T, Pedersen SB (1988) Do females blackbirds, *Turdus merula*, decode song in the same way as males? Animal Behaviour 36: 1858-1869

Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public information: From nosy neighbors to cultural evolution Science: 305: 487-491

Danchin E, Giraldeau LA, Cézilly F (2005) Ecologie comportementale: Cours et Questions de réflexion. Paris: Dunod

Darwin CR (1959-1871) The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray. Volume 1. 1st edition

David M, Auclair Y, Cezilly F (2011) Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. Animal Behaviour 81: 219-224

Davie NB, Green RE (1976) The development and ecological significance of feeding techniques in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). Animal Behaviour 24: 213-29

Deak T (2007) From classic aspects of the stress response to neuroinflammation and sickness: Implications for individuals and offspring of diverse species. International Journal of Comparative Psychology 20: 96-110

De Jong IC, Sgoifo A, Lambooij E, Korte SM, Blokhuis HJ, Koolhaas

JM (2000) Effects of social stress on heart rate and heart rate variability in

growing pigs Canadian Journal of Animal Science 80: 273-80

Del Negro C, Edeline JM (2001) Differences in auditory and physiological properties of HVc neurons between reproductively active male and female canaries (*Serinus canaria*). European Journal of Neuroscience 14: 1377-1389

Dickens MJ, Nephew BC, Romero LM (2006) Captive European starlings (*Sturnus vulgaris*) in breeding condition show an increased cardiovascular stress response to intruders. Physiological and Biochemical Zoology 79: 937-943

Diehl P, Helb HW, Koch UT, Losch MA (1986) A radiotelemetry system for analyzing heart rate responses during playback experiments in blackbirds (*Turdus merula*). Behavioural Processes 13: 311-325

Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Van Oers K, Van Noordwijk AJ (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. Animal Behaviour 64: 929-938

Dingemanse NJ, Both C, Van Noordwijk AJ, Rutten AL, Drent PJ (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 270: 741-747

Dingemanse NJ, Réale D (2005) Natural selection and animal personality. Behaviour 142: 1159-1184

Dixson AF (1980) Androgens and aggressive behavior in primates: A review. Aggressive Behavior 6: 37-67

Doutrelant C, McGregor PK, Oliveira RF (2001) The effect of an audience on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. Behavioral Ecology 12: 283-286

Draganoiu T, Nagle L, Kreutzer M (2002) Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 269: 2525-2531

Drent PJ, Van Oers K, Van Noordwijk AJ (2003) Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major)*. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 270: 45-51

Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. Behaviour 125: 283-313

Duriez O, Fritz H, Ferrand Y, Tremblay Y, Clobert J (2005) Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: do they reflect a trade-off between starvation and predation risks? Animal Behaviour 69: 39-49

Dzieweczynski TL, Gill CE, Perazio CE (2012) Opponent familiarity influences the audience effect in male-male interactions in Siamese fighting fish. Animal Behaviour 83: 1219-1224

Eaton GG, Resko JA (1974) Plasma testosterone and male dominance in Japanese macaque troops with repeated measures of testosterone in laboratory males. Hormones and Behavior 5: 251-59

Eens M, Pinxten R, Verheyen RF (1991) Male song as a cue for mate choice in the European starling. Behaviour 116 : 210-238

Eens M, Pinxten R, Verheyen RF (1992) Song learning in the captive European starling, *Sturnus vulgaris*. Animal Behaviour 44: 1131-1143

Ekman JB, Askenmo CEH (1984) Social rank and habitat use in willow tit groups. Animal Behaviour 32: 508-514

Ekman J **(**1987) Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. Animal Behaviour 35: 445-452

Emery NJ, Clayton NS (2004a) Comparing the complex cognition of birds and primates. In : Comparative vertebrate cognition: are primates superior to

nonprimates? (L. J.Rogers & G. Kaplan edition) Kluwer Academic Press : New York 3-55

Evans CS, Gaioni SJ (1990) Conspecific calls evoke characteristic cardiac responses in mallard ducklings. Animal Behaviour 39: 785-796

Faerevik G, Jensen MB, Boe KE (2006) Dairy calves social preferences and the significance of a companion animal during separation from the group. Applied Animal Behaviour Science 99: 205-221

Fairbanks LA, Newman TK, Bailey JN, Jorgensen MJ, Breidenthal SE, Ophoff RA, Comuzzie AG, Martin LJ, Rogers J (2004) Genetic contributions to social impulsivity and aggressiveness in vervet monkeys. Biological Psychiatry 55: 642-647

Falconer DS, Mackay TFC (1996) Introduction to quantitative genetics. New York : Longman.

Farrell TM, Weaver K, An YS, MacDougall-Shackleton SA (2012) Song bout length is indicative of spatial learning in European starlings. Behavioural Ecology 23: 101-111

Fisher JB (1954) Evolution and bird sociality. In: Evolution as a process (Huxley J, Hardy AC, Ford EB, edition) London, UK: Allen & Unwin 71-83

Forrester G (1991) Social rank, individual size and group composition as determinants of food consumption by humbug damselfish, *Dascyllus aruanus*. Animal Behaviour 42: 701-711

Fox R, Ladage L, Roth T, Pravosudov V (2009) Behavioural profile predicts dominance status in mountain chickadees, *Poecile gambeli*. Animal Behaviour 77: 1441-1448

Fraser D (1974) The behaviour of growing pigs during experimental social encounters. Journal of Agricultural Science 82: 147-163

Fukuda MTH, Francolin-Silva AL, Almeida SS (2002) Early postnatal protein malnutrition affects learning and memory in the distal but not in the proximal cue version of the Morris water maze. Behavioral Brain Research 133: 271-277

Gahr M, Garcia-Segura LM (1996) Testosterone-dependent increase of gap-junctions in HVC neurons of adult female canaries. Brain Research 702: 69-73

Galsworthy MJ, Paya-Cano JL, Liu L, Monleón S, Gregoryan G, Fernandes C, Schalkwyk LC, Plomin R (2005) Assessing reliability, heritability and general cognitive ability in a battery of cognitive tasks for laboratory mice. Behavior Genetics 35(5): 675-692

Garamszegi LZ, Eens M, Török J (2008) Birds Reveal their Personality when Singing. PLoS One 3e2647

Gerlach G, Hodgins-Davis A, MacDonald B, Hannah RC (2007) Benefits of kin association: related and familiar zebrafish larvae (*Danio rerio*) show improved growth. Behavioral Ecology and Sociobiology 61: 1765-1770

Gil D, Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. Trends in Ecology and Evolution 17: 133-141

Godin JGJ, Dugatkin LA (1996) Female mating preference for bold males in the guppy (*Poecilia reticulata*). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 93: 10262-10267

Gosling SD (2001) From mice to men: what can we learn about personality from animal research? Psychological Bulletin 127: 45-86

Gosling SD, John OP (1999) Personality dimensions in non-human animals: A cross-species review. Current Directions in Psychological Science 8: 69-75

Gould JL (1986) The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps? Science 232: 861-863

Grant BR, Grant PR (1996) Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. Evolution 50: 2471-2487

Greenberg R, Mettke-Hofmann C (2001) Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. Current Ornithology 16: 119-178

Greenberg R (2003) The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour in birds. Animal Innovation 8: 175-196

Groothuis T, Carere C (2005) Avian personnalities: characterization and epigenesist. Neuroscience and Behabioral Reviews 29: 137-150

Guillette LM, Sturdy CB (2011) Individual differences and repeatability in vocal production: stress-induced calling exposes a songbird's personality. Naturwissenschaften 98: 977-981

Güttinger HR (1979) The integartion of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organisation in songs of canaries, greenfiches and their hybrids. Zeitschriftflr Tierpsychologie 49: 285-303

Güttinger HR (1985) Consequences of domestication on the song structures in the canary. Behaviour 94: 254-278

Hall ML, Kingma SA, Peters A (2013) Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. PLoS ONE 8(2): e56717

Hallé F, Garh M, Kreutzer M (2003) Effects of unilateral lesions of HVC on song patterns of male domesticated canaries. Journal of Neurobiology 56: 303-314

Hansen BLT, Slagsvold T (2004) Early learning affects social dominance: interspecifically cross-fostered tits become subdominant. Behavioral Ecology 15: 262-268

Hansenne M (2007) Psychologie de la personnalité. 3th edition Bruxelles: deBoeck

Hartley RS, Chinn MS, Ullrich NFE (1997) Left syringeal dominance in testosterone-treated female canaries. Neurobiology of Learning and Memory 67: 248-253

Hauser J, Huber-Eicher B (2004) Do domestic hens discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics in the absence of visual cues? Applied Animal Behaviour Science 85: 65-76

Healy SD, Bacon IE, Haggis O, Harris AP, Kelley LA (2009) Explanations for variation in cognitive ability: Behavioural ecology meets comparative cognition. Behavioural Processes 80: 288-294

Hedrick AV (2000) Crickets with extravagant mating songs compen-sate for predation risk with extra caution. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 267: 671-675

Hegner RE, Wingfield JC (1986) Behavioral and endocrine correlates of multiple brooding in the semi-colonial house sparrow, *Passer domesticus*. I. Males. Hormones and Behavior 20: 294-312

Herberholz J, Sen MM, Edwards DH (2003) Parallel changes in agonistic and non-agonistic behaviors during dominance hierarchy formation in crayfish. Journal of Comparative Physiology A 189: 321-325

Herborn KA, Macleod R, Miles WTS, Schofield ANB, Alexander L, Arnold KE (2010) Personality in captivity reflects personality in the wild. Animal Behaviour 79: 835-843

Hoeschele M, Moscicki MK, Otter KA, Van Oort H, Fort KT, Farrell TM, Lee H, Robson SWJ, Sturdy CB (2010) Dominance signalled in an acoustic ornament. Animal Behaviour 79: 657-664

Hogstad O (1988b) Social rank and antipredator behaviour of willow tits *Parus montanus* in winter flocks. Ibis 130: 45-56

Hogstad O (1989) Social organization and dominance behavior in some *Parus* species. Wilson Bulletin 101: 254-262

Höjesjö J, Johnsson JI, Petersson E, Jarvi T (1998) The importance of being familiar: individual recognition and social behaviour in sea trout *(Salmo trutta)*. Behavioral Ecology 9: 445-451

Höjesjö J, Johnsson JI, Axelsson M (1999) Behavioural and heart rate responses to food limitation and predation risk, an experimental study on rainbow trout. Journal of Fish Biology 55: 1009-1019

Holberton RL, Hanano R, Able KP (1990) Age-related dominance in male dark-eyed juncos: effects of plumage and prior residence. Animal Behaviour 40: 573-579

Hollander FA, Overveld TV, Tokka I, Matthysen E (2008) Personality and nest defence in the great tit (*Parus major*). Ethology 114: 405-412

Hultsch H, Todt D (2004) Learning to sing. In: Nature's Music-The Science of Birdsong. (Marler P & H Slabbekorn edition) Elsevier Academic Press : Amsterdam 80-107

Hultsch H, Todt D (2004a) Approaches to the mechanisms of song memorization and singing suggest a procedural memory. Annals of the Brazilian Academy of Sciences 76: 219-230

Hyman J (2005) Seasonal variation in response to neighbours and strangers by a territorial songbird. Ethology 111: 951-961

Jakobsson S, Brick O, Kullberg C (1995) Escalated fighting behavior incurs increased predation risk. Animal Behaviour, 49: 235-239

Jasnow AM, Huhman KL, Bartness TJ, Demas GE (2000) Short-day increases in aggression are inversely related to circulating testosterone concentrations in male siberian hamsters (*Phodopus sungorus).* Hormones and Behavior 38: 102-110

John OP, Robins RW, Pervin LA (2008) Handbook of Personality. 3rd edition: Theory and Research The Guilford Press : New York

Johnson K (1988a) Sexual selection in pinyon jays I: female choice and male-male competition. Animal Behaviour 36: 1038-1047

Johnson JC, Sih A (2007) Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. Animal Behaviour 74: 1131-1138

Johnsson JI, Höjesjö J, Fleming I (2001) Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic Salmon. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 788-794

Jones RB, Blokhuis HJ, Beuving G (1995) Open-field and tonic immobility responses in domestic chicks of two genetic lines differing in their propensity to feather peck. British Poultry Science 36: 525-530

Kaufmann JH (1983) On the definition and functions of dominance and territoriality. Biological Reviews 58: 1-20

Kawai N, Morokuma S, Tomonaga M, Horimoto N, TanakaM (2004) Associative learning and memory in a chimpanzee fetus: Learning and long lasting memory before birth. Developmental Psychobiology 44:116-22

Keskpaik J, Leht R (1983) Bioradiotelemetry of heart rate of birds in flight. In : Communications of the Baltic Commission for the Study of Bird Migration no.15 (E. Kumari edition) Russia 56–65

Keys GC, Rothstein SI (1991) Benefits and costs of dominance and subordinance in white-crowned sparrows and the paradox of status signalling. Animal Behaviour 42: 899-912

King AP, West MJ (1977) Species identification in the North American Cowbird: Appropriate responses to abnormal song. Science 195: 1002-1004

Kogan I, Richter-Levin G (2010) Emotional memory formation under lower versus higher stress conditions. Frontiers in Behavioral Neroscience 4: 183

Koivula K, Lahti K, Rytkönen S, Orell M (1994) Do subordinates expose themselves to predation? Field experiments on feeding site selection by willow tits. Journal of Avian Biology 25: 178-183

Koolhaas, J. M., de Boer, S. F. & Bohus, B. 1997. Motivational systems or motivational states: Behavioural and physiological evidence. Applied Animal Behaviour Science 53: 131-143

Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 23: 925-935

Koprivnikar J, Gibson CH, Redfern JC (2012) Infectious personalities: behavioural syndromes and disease risk in larval amphibians. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 279: 1544-1550

Korte SM, Koolhaas JM, Wingfield JC, McEwen BS (2005) The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 29: 3-38

Kralj-Fišer S, Scheiber IBR, Blejec A, Moestl E, Kotrschal K (2007) Individualities in a flock of free-roaming greylad geese : behavioral and physiological consistency over time and across situations. Hormones and Behavior 51: 239-248

Krams IA (2000) Length of feeding day and body weight of great tits in a single and a two-predator environment. Behavioral Ecology and Sociobiology 48: 147-153

Krams IA (2002) Mass dependent take-off ability in wintering great tits (*Parus major*): comparison of top-ranked adult males and subordinate juvenile females. Behavioral Ecology and Sociobiology 51: 45-349

Kreutzer M, Vallet E. (1991). Differences in the response of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. Behaviour 117: 106-116

Kreutzer M, Vallet E, Nagle L (1996) Female canaries display to songs of early isolated males. Experientia 52: 277-280

Kreutzer M, Beme I, Vallet E, Kiosseva L (1999) Social stimulation modulates the use of the "A" phrase in male canary songs. Behaviour 136: 1325-1334

Kreutzer M, Vauclair J (2004) La cognition animale au carrefour de l'éthologie et de la psychologie. In L'éthologie cognitive (J. Vauclair & M. Kreutzer edition) Ophrys: Paris 1-19

Kroodsma D (2004) The diversity and plasticity of birdsong. In: Nature's music : The science of birdsong (Marler P & Slabbekoorn H edition) Elsevier Academic Press : Amsterdam 513

Kurvers RHJM, Eijkelenkamp B, Van Oers K, Van Lith B, Van Wieren SE, Ydenberg RC, Prins HHT (2009) Personality differences explain leadership in barnacle geese. Animal Behaviour 78: 447-453

Kurvers RHJM, Prins HHT, Van Wieren SE, Van Oers K, Nolet BA, Ydenberg RC (2010) The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 277: 601-608

Kuwahara M, Tsujino Y, Tsubone H, Kumagai E, Tsutsumi H, Tanigawa M (2004) Effects of pair housing on diurnal rhythms of heart rate and heart rate variability in miniature swine. Experimental Animals (Tokyo) 53: 303-9

Lahti K (1998) Social dominance and survival in flocking passerine birds: a review with an emphasis on the willow tit *Parus montanus*. Ornis Fenn 75: 1-17

Lampe HM, Espmark YO (1994) Song structure reflects male quality in pied flycatchers (Ficedula hypoleuca). Anim Behav 47: 869-876

Larson ET, O'Malley DM, Melloni RH (2005) Aggression and vasotocin are associated with dominant-subordinate relationships in zebrafish. Behavioural Brain Research 167 : 94-102

Leboucher G, Pallot K (2004) Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. Animal Behaviour 68: 957-963

Leboucher G, Vallet E, Nagle L, Béguin N, Bovet D, Hallé F, Draganoiu TI, Amy M, Kreutzer M (2012) Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. Advances in the study of behavior 44: 184-224

Lehongre K, Aubin T, Robin S, Del Negro C (2008) Individual Signature in Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. Ethology 114: 425-435

Lehongre K, Aubin T, Del Negro C (2009) Influence of social conditions in song sharing in the adult canary. Animal Cognition 12: 823-832

Leitner S, Nicholson J, Leisler B, DeVoogd TJ, Catchpole CK (2002) Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in

the sedge warbler. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 269: 2519-2524

Leitner S, Catchpole CK (2007) Song and brain development in canaries raised under different conditions of acoustic and social isolation over two years. Developmental Neurobiology 67: 1478-1487

Lendvai ÁZ, Liker A, Barta Z (2006) The effects of energy reserves and dominance on the use of social-foraging strategies in the house sparrow. Animal Behaviour 72: 747-752

Lens L, Dhondt AA (1992) Variation in coherence of crested tit winter flocks: an example of multivariate optimization. Acta Œcologica 13: 553-567

Leonard ML, Horn AG, Eden SF (1988) Parent-offspring aggression in moorhens. Behavioral Ecology and Sociobiology 23: 265-270

Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. Auk 104: 116-121

Liebgold EB, Cabe PR (2008) Familiarity with adults, but not relatedness, affects the growth of juvenile red-backed salamanders (*Plethodon cinereus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 63: 277-284

Liebgold EB, Dibble CJ (2011) Better the devil you know: familiarity affects foraging activity of red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. Animal Behaviour 82(5):1059-1066

Ligon JD, Ligon SH (1982) The cooperative breeding behaviour of the green woodhoopoe. Scientific American 247: 126-134

Lombardo GP, Foschi R (2002) The european origins of personality psychology. European Psychologist 7 : 134-145

Lombardo GP, Foschi R (2003) The Concept of Personality between 19th Century France and 20th Century American Psychology. History of Psychology 6 : 133-142

Lumeij JT, Ritchie BW (1994) Cardiology. In : Avian medicine: Principles and application. (Lake Worth (FL) edition) Wingers Publishing 695-722

Lynch M, Walsh B (1998) Genetics and analysis of quantitative traits. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.

Marin RH, Freytes P, Guzman D, Jones RB (2001) Effects of an acute stressor on fear and on the social reinstatement responses of domestic chicks to cagemates and strangers. Applied Animal Behaviour Science 71: 57-66

Marler PA (1970) comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. Journal of Comparative and Physiological Psychology 71: 1-25

Marler CA, Moore MC (1988) Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. Behavioral Ecology and Sociobiology 23: 21-26

Marler CA, Moore MC (1989) Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). Physiological Zoology 62: 1334-1350

Martin JG, Réale D (2008) Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus.* Animal Behaviour 75: 309-318

Martin P, Bateson P, (1993) Measuring behavior: an introductory guide. 2nd edition Cambridge University Press 222

Mateos-Gonzalez F, Quesada J, Senar JC (2011) Sexy birds are superior at solving a foraging problem. Biology Letters 7(5): 668-669

Matos RJ, Schlupp I (2005) Performing in front of an audience: signallers and the social environment. In: (McGregor PK, ed. Animal Communication Networks) Cambridge University Press : Cambridge 63–83

Maynard Smith J, Harper DGC (1995) Animal signals: models and terminology. Journal of Theoretical Biology 177: 305-311

McGregor A, Healy SD (1999) Spatial accuracy in food-storing and nonstoring birds. Animal Behaviour 58: 727-734

McGregor PK, Peake TM (2000) Communication networks: social environment for receiving and signalling behaviours. Acta ethologica 2: 71-81

McLeman MA, Mendl M, Jones RB, White R, Wathes CM (2005) Discrimination of conspecifics by juvenile domestic pigs, *Sus scrofa*. Animal Behaviour 70: 451-461

Menzel E (1973) Chimpanzee spatial memory organization. Science: 182: 943-945

Mettler AE, Shivik JA (2007) Dominance and neophobia in coyote (*Canis latrans*) breeding pairs. Applied Animal Behaviour Science 102: 85-94

Mishima N, Higashitani F, Teraoka K, YoshiokaR (1986) Sex differences in appetitive learning of mice. Physiology and Behavior 37: 263-268

Morrell LJ, Hunt KL, Croft DP, Krause J (2007) Diet, familiarity and shoaling decisions in guppies. Animal Behaviour 74: 311-319

Murphey RM (1990) Social aggregations in cattle. 1. Segregation by breed in free-ranging herds. Behavior Genetics 20: 341-354

Moretz JA, Martins EP, Robison BD (2007) Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. Behaviour Ecology 18: 556-562

Mouterde SC, Duganzich DM, Molles LE, Helps S, Helps R, Waas JR (2012) Triumph displays inform eavesdropping little blue penguins of new dominance asymmetries. Animal Behaviour 83: 605-611

Mulligan JA (1966) Singing behavior and its development in the song sparrow *Melospiza melodia*. University of California Publications in Zoology 81: 1-76

Murphey RM, Duarte FAD (1990) Social aggregations in cattle. 2. Contributions of familiarity and genetic similarity. Behavior Genetics 20: 355-368

Nagle L, Kreutzer M (1997) Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. Behaviour 134: 89-104

Nagle L, Kreutzer M, Vallet E (2002) Adult female canaries respond to male song by calling. Ethology 108: 463-472

Naguib M (1999) Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. Animal Behaviour 58: 1061-1067

Naguib M, Fichtel C, Todt D (1999) Nightingales respond more strongly to vocal leaders of simulated dyadic interactions. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 266(1419): 537-542

Naguib M, Wiley RH (2001). Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. Animal Behaviour 62: 825-837

Natarajan D, De Vries H, Saaltink DJ, De Boer SF, Koolhaas JM (2009b) Delineation of violence from functional aggression in mice: an ethological approach. Behavior Genetics 39: 73-90

Nelson RJ (2000) An Introduction to Behavioral Endocrinology 2nd edition : Sinauer Associates (USA)

Nemeth E, Kempenaers B, Matessi G, Brumm H (2012) Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. PloS ONE 7(8): e43259

Nicholson S (2003) Cardiac and branchial physiology associatedwith copper accumulation and detoxication in the mytilid mussel *Perna viridis* (L.) Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 295: 157-171

Nieuwenhuijsen K, De Neef KJ, Van Der Werff JJ, Bosch T, Slob AK (1987) Testosterone, testis size, seasonality and behavior in groupliving stumptailed macaques. Hormones and Behavior 21: 153-169

Nilsson A, Nilsson JÅ, Alerstam T, Bäckman J (2010) Migratory and resident blue tits *Cyanistes caeruleus* differ in their reaction to a novel object. Die Naturwissenschaften 97(11): 981-985

Nottebohm F, Arnold AP (1976**)** Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. Science 194: 211-213

Nottebohm F, Nottebohm ME (1978) Relationship between song repertoireand age in the canary, *Serinus canaria*. Zeitschriftflr Tierpsychologie 46: 298-305

Nottebohm F, Nottebohm ME, Crane L (1986) Developmental and seasonal changes in Canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. Behavioral and Neurobioloy 46: 445-471

Nussey DH, Wilson AJ, Brommer JE (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. The Authors 20: 831-844

Odum EP (1945) The heart rate of small birds. Science 101: 153-154

Øverli Ø, Harris CA, Winberg S (1999) Short-term effects of fights for social dominance and the establishment of dominant-subordinate relationships on brain monoamines and cortisol in rainbow trout. Brain, Behavior and Evolution 54: 263-75

Parisot M, Vallet E, Nagle L, Kreutzer M (2002) Male canaries discriminate among songs: call rates is a reliable measure. Behaviour 139: 55-63

Parisot M, Nagle L, Vallet E, Kreutzer M (2004) Dominance-related foraging in female domesticated canaries under laboratory conditions. Canadian Journal of Zoology 82: 1246-1250

Parisot M, Tanvez A, Lacroix A, Vallet E, Beguin N, Leboucher G (2005) Social competition and plasma testosterone profile in domesticated canaries : An experimental test of the challenge hypothesis. Hormones and Behavior 48: 225-232

Pasteau M, Nagle L, Kreutzer M (2004) Preferences and predispositions for intra-syllabic diversity in female canaries (*Serinus canaria*). Behaviour 141: 571-583

Pasteau M., Nagle L, Kreutzer M (2007) Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). Behaviour 144: 1103-1118

Pasteau M, Nagle L, Monbureau M, Kreutzer M (2009a) Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. The Auk 000: 1-6

Pasteau M, Nagle L, Kreutzer M (2009b) Preferences and predispositions of female canaries (Serinus canaria) for loud intensity of male sexy phrases. Biological Journal of the Linnean Society 96: 808-814

Pastore N (1954) Discrimination learning in the canary. Journal of Comparative and Physiological Psychology 47: 389-390

Patison KP, Swain DL, Bishop-Hurley GJ, Pattison P, Robins G (2010) Social companionship versus food: The effect of the presence of familiar and unfamiliar conspecifics on the distance steers travel. Applied Animal Behaviour Science 122: 13-20

Pesch A, Guttinger HR (1985) Der gesang des weiblichen kanarienvogels. Journal of Ornithology 126: 108-110

Pfaff JA, Zanette L, MacDougall-Shackleton SA, MacDougall-Shackleton EA (2007) Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 274(1621): 2035-40

Phoenix CH (1980) Copulation, dominance, and plasma androgen levels in adult rhesus males born and reared in the laboratory. Archives of Sexual Behavior 9:149-68

Piper WH, Wiley RH (1990) The relationship between social dominance, subcutaneous fat, and annual survival in wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). Behavioral Ecology and Sociobiology 26: 201-208

Piper WH (1997) Social dominance in birds: early findings and new horizons. Current Ornithology 14: 125–187

Plonim R (2001) The genetics of g in humans and mouse. Nature Reviews Neuroscience 2: 136-141

Podos J (1997) A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: *Emberizidae*). Evolution 51: 537-551

Pomarède M (1992) Le canari : Précis de canariculture. 2nd edition Maison-Alfort: Edition du point vétérinaire

Porter RH, Desire L, Bon R, Orgeur P (2001) The role of familiarity in the development of social recognition by lambs. Behaviour 138: 207-219

Poysa H (1988) Feeding consequences of the dominance status in great tit *Parus major* groups. Ornis Fenn 65: 69-75

Pravosudov VV, Mendoza SP, Clayton NS (2003) The relationship between dominance, corticosterone, memory, and food caching in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). Hormones and Behavior 44: 93-102

Pravosudov VV, Lavenex P, Omanska A (2005) Nutritional deficits during early development affect hippocampal structure and spatial memory later in life. Behavioral Neuroscience 119: 1368-1374

Prop J, Van Eerden MR, Drent R (1984) Reproductive success of barnacle goose in relation to food exploitation on the breeding grounds, western Spitsbergen. Norsk Polarinstitutt Skrifter 181: 87-117

Prop J, Deerenberg C (1991) Spring staging in brent geese *Branta bernicla*: feeding constraints and the impact of diet on the accumulation of body reserves. Oecologia 87: 19-28

Pryor KW, Haag R, O'Reilly J (1969) The creative porpoise: training for novel behavior. Journal of the Experimental Analysis of Behaviour 12: 653-661

Pytte CL, Suthers RA (2000) Sensitive period for sensorimotor integration during vocal motorlearning. Journal of Neurobiology 42: 172-189

Quinn JL, Cresswell W (2005) Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. Behaviour 142: 1377-1402

Range F, Bugnyar T, Schlögl C, Kotrschal K (2006) Individual and sex differences in learning abilities of ravens. Behavioural Processes 73: 100-106

Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating and animal temperament within ecology and evolution. Biological Reviews 82: 291-318

Réale D, Gallant B, Leblanc M, Festa-Bianchet M (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behavior and life-history. Animal Behaviour 60: 589-597

Regolin L, Vallortigara G, Zanforlin M (1994) Perceptual and motivational aspects of detour behaviour in young chicks. Animal Behaviour 47: 123-131

Reid JM, Arcese P, Cassidy ALEV, Marr AB, Smith JNM, Keller LK (2005a) Hamilton–Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 272: 481-487

Reid JM, Arcese P, Cassidy ALEV, Heibert SM, Smith JNM, Stoddard PK, Marr AB, Keller LF (2005b) Fitness correlates of song repertoire size in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*). American Naturalist 165: 299–310

Rice ES, Silverman J (2013) Submissive behaviour and habituation facilitate entry into habitat occupied by an invasive ant. Animal Behaviour 86(3): 497-506

Ricci L, Summers C, Larson ET, O'Malley D, Melloni RH (2013) Development of aggressive phenotypes: Interactions of age, experience, and social status. Animal Behaviour 86: 245-252

Riechert SE, Hedrick AV (1993) A test of correlations among fitness-related behavioral traits in the spider, *Agelenopsis aperta* (*Araneae, Agelinadae*). Animal Behaviour 46: 669-675

Riede T, Suthers RA, Fletcher NH, Blevins WE (2006) Songbirds tune their vocal tract to the fundamental frequency of their song. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103: 5543-5548

Riede T, Goller F (2010) Functional morphology of the sound-generating labia in the syrinx of two songbird species. Journal of Anatomy 216: 23-36

Ritschard M, Van Oers K, Naguib M, Brumm H (2012) Song amplitude of rival males modulates the territorial behaviour of great tits during the fertile period oftheir mates. Ethology 118: 197-202

Romero LM, Butler LK (2007) Endocrinology of stress. International Journal of Comparative Psychology 20: 89-95

Sachser N, Prove E (1984) Short-term effects of residence on the testosterone responses to fighting in alpha male guinea pigs. Aggressive Behavior 10: 285-92

Sapolsky RM (1984) The endocrine stress-response and social status in the wild baboon. Hormones and Behavior16: 279-92

Schacter DL, Gilbert DT, Wegner DW (2009, 2011). Psychology, 2nd edition. Worth Publishers 264

Schjelderup-Ebbe T (1922) Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Zeitschrift für Psychologie 88: 385-397

Schneider KJ (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated Sparrow flocks. Ecology 65: 1820-1827

Schuett W, Dall S (2009) Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour 77: 1041-1050

Schuett W, Tregenza T, Dall S (2010) Sexual selection and animal personality. Biological Reviews 85: 217-246

Searcy WA (1992) Measuring responses of female birds to male song. In: Book Measuring responses of female birds to male song (McGregor, P. K. edition) Plenum Press : New York 175-189

Seferta A, Guay PJ, Marzinotto E, Lefebvre L (2001) Learning differences between feral pigeons and zenaida doves: the role of neophobia and human proximity. Ethology 107: 281-293

Senar JC, Camerino M, Metcalfe NB (1990) Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking siskins (*Carduelis spinus*) Ethology 85: 13-24

Schuett W, Dall SRX (2009) Sex differences, social context and personality in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour 77: 1041-1050

Schuurman T (1980) Hormonal correlates of agonistic behavior in adult male rats. Progress in Brain Research 53: 415-520

Sih A, Bell A, Jonhson JC (2004) Behavioral Syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology and Evolution 19: 372-378

Sinn DL, Gosling SD, Moltschaniwskyj NA (2008) Development of shy/bold behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. Animal behaviour 75: 433-442

Smith BR, Blumstein DT (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. Behavioral Ecology 19(2): 448-455

Solis MM, Doupe AJ (1999) Contributions of tutor and bird's own song experience to neural selectivity in the songbird anterior forebrain. Journal of Neuroscience 19(11): 4559-4584

Soumireu-Mourat B (1999) Apprentissage et mémoire. In : "Mille Cerveaux, mille mondes", Nathan / Muséum d'histoire naturelle : Paris

Spencer KA, Buchanan KL, Goldsmith AR, Catchpole CK (2004) Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Stumus vulgaris*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 271: 121-123

Stahl J, Tolsma PH, Loonen MJJE, Drent RH (2001) Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. Animal Behaviour 61: 257-264

Steel E, Hinde R (1972) Influence of photoperiod on pmsg-induced nest-building in canaries. Journal of Reproduction and Fertility 31: 425-431

Suthers RA, Goller F, Pytte C (1999) The neuromuscular control of birdsong. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences 354: 927-939

Suthers RA, Vallet E, Tanvez A, Kreutzer M (2004) Bilateral song production in domestic canaries. Journal of Neurobiology 60: 381-393

Suthers RA, Vallet E, Kreutzer M (2012) Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. Journal of Experimental Biology 215: 2950-2959

Swaney W, Kendal J, Capon H, Brown C, Laland KN (2001) Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. Animal Behaviour 62: 591-598

Szenczi P, Bánszegi O, Groó Z, Altbäcker V (2012) Development of the Social Behavior of Two Mice Species With Contrasting Social Systems. Aggressive Behavior 38: 288-297

Takeda K, Sato S, Sugawara K (2000) The number of farm mates influences social and maintenance behaviours of Japanese Black cows in a communal pasture. Applied Animal Behaviour Science 67: 181-192

Tanvez A, Parisot M, Chastel O, Leboucher G (2008) Does maternal social hierarchy affect yolk testosterone deposition in domesticated canaries? Animal Behaviour 75: 929-934

Tanzarella S (2006) Perception et communication chez les animaux. edition Bruxelles: deBoeck

Taylor RW, Boon AK, Dantzer B, Réale D, Humphries MM, Boutin S, Gorrell JC, Coltman DW, McAdam AG (2012) Low heritabilities, but genetic and maternal correlations between red squirrel behaviours. Journal of Evolutionary Biology 25(4): 614-624

Tebbich S, Taborsky M, Fessl B, Blomqvist D (2001) Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 268: 2189-2193

Tebbich S, Taborsky M, Fessl B, Dvorak M (2002) The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). Ecology Letters 5: 656-664

Teunissen W, Spaans B, Drent R (1985) Breeding success in brent geese in relation to individual feeding opportunities during spring staging in the Wadden Sea. Ardea 73: 109-120

Thompson RD, Grant CV, Pearson FW, Corner EG (1968) Cardiac response of starlings to sound: effects of lighting and grouping. American Journal of Physiology 214: 41-44

Thompson RD, Johns BE, Grant CV (1979) Cardiac and operant behaviour response of starlings (*Sturnus vulgaris*) to distress and alarm sounds. Proceedings Bird Control Seminars 8: 301-306

Thornton A, Clayton NS, Grodzinski U (2012) Animal minds: from computation to evolution. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences 367: 2670-2676

Thorpe WH (1958) The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch Fringilla coelebs. Ibis 100 : 535-570

Tiebout HM III (1992) Comparative energetics of divergent foraging modes: a doubly labelled water experiment on hummingbird competition. Animal Behaviour 44: 895-906

Tiebout HM III (1993) Mechanisms of competition in tropical hummingbirds: metabolic costs for losers and winners. Ecology 74: 405-418

Tierney AJ, Andrews K, Happer KR, White MKM (2013) Dear enemies and nasty neighbors in crayfish: Effects of social status and sex on responses to familiar and unfamiliar conspecifics. Behavioural Processes 99: 47-51

Titulaer M, Van Oers K, Naguib M (2012) Personality affects learning performance in difficult tasks in a sex-dependent way. Animal Behaviour 83: 723-730

Tobler M, Sandell MI (2007) Yolk testosterone modulates persistence of neophobic responses in adult zebra finches, *Taeniopygia guttata*. Hormones and Behavior 52: 640-645

Tolman EC, Honzik CH (1930) « Insight » in Rats. In : Psychology University of California Publications 4: 215-232

Tolman CW (1964) Social facilitation of feeding behaviour in the domestic chick. Animal Behaviour 12: 245-251

Ung D, Amy M, Leboucher G (2011) Heaven it's my wife! Male canaries conceal extra-pair courtships but increase aggressions when their mate watches. PLoS ONE 6(8): e22686

Vallet EM, Kreutzer M (1995) Females canaries are sexually responsive to special song phrases. Animal Behaviour 49: 1603-1610

Vallet E, Kreutzer M, Gahr M (1996) Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. Ethology 102: 617-628

Vallet E, Kreutzer M, Beme I, Kiosseva L (1997) Sexy syllables in male canary songs: Honest signals of motor constraints on male vocal production? Advances in Ethology 32: 132

Vallet EM, Beme I, Kreutzer ML (1998) Two-note syllables in canary songs elicits high levels of sexual displays. Animal Behaviour 55: 291-297

Vallet E, Suthers RA, Kreutzer M, Tanvez A (2006) Bilateral motor skills in domestic canary song. Acta Zoologica Sinica 52: 475-477

Van der Velden J, Zheng Y, Patullo BW, Macmillan DL (2008) Crayfish recognize the faces of fight opponents. PloS ONE 3: e1695

Van Dyk DA, Evans CS (2007) Familiare unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus*. Animal Behaviour 74: 33-44

Van Oers K, Drent PJ, De Goede P, Van Noordwijk AJ (2003) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 271: 65-73

Van Oers K, Drent PJ, Dingemanse NJ, Kempenaers B (2008) Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major.* Animal Behaviour 76: 555-563

Van Oers K, Sinn DL (2011) Towards a basis for the phenotypic gambit: advances in the evolutionary genetics of animal personality. In From Genes to Behavior: Social Structures, Personalities, Communication by Color (M. Inoue-Murayama, S. Kawamura, & A. Weiss, Springer, edition) New York 165-184

Van Wilgenburg E, Clemencet J, Tsutsui ND (2010) Experience influences aggressive behaviour in the Argentine ant. Biology letters 6: 152-155

Vauclair J (2004) Animal Cognition. In Dictionary of Cognitive Science: Neuroscience, Psychology, Artificial Intelligence, Linguistics, and Philosophy (O. Houdé edition) Psychology Press: New York 19-22

Verbeek MEM, Boon A, Drent PJ (1996) Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. Behaviour 133: 945-963

Verbeek MEM, De Goede P, Drent PJ, Wiepkema PR (1999) Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. Behaviour 136: 23-48

Voigt C, Leitner S (1998) Breeding biology of the island canary *Serinus canaria* (aves: Fringillidae) on the desert as island Ilhéu Chao. Boletim do Museu Municipal do Funchal 50: 117-124

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

Voigt C, Leitner S (2008) Seasonality in song behaviour revisited: Seasonal and annual variants and invariants in the song of the domesticated canaries, *Serinus canaria*. Hormone and Behaviour 54: 373-378

Von Borell E, Langbein J, Després G, Hansen S, Leterrier C, Marchant-Forde J, Marchant-Forde R, Minero M, Mohr E, Prunier A, Valance D, Veissier I (2007) Heart rate variability as a measure of autonomic regulation of cardiac activity for assessing stress and welfare in farm animals Physiology & Behavior 92(3): 293-316

Ward S, Speakman JR, Slater PJB (2003) The energy costs of song in the canary, *Serinus canaria*. Animal Behaviour 65: 893-902

Wascher CAF, Scheiber IBR, Weiß BM, Kotrschal K (2009) Heart rate responses to agonistic encounters in greylag geese, *Anser anser*. Animal Behaviour 77(4): 955-961

Waser MS, Marler P (1977) Song learning in Canaries. Journal of Comparative and Physiological Psychology 91: 1-7

Webster AJF (1967) Continuous measurement of heart rate as an indicator of the energy expenditure of sheep. British Journal of Nutrition 21: 769-785

Webster SJ, Lefebvre L (2001) Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. Animal Behaviour 62: 23-32

Wilson DS, Clark AB, Coleman K, Dearstyne T (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. Trends in Ecology and Evolution 9: 442-446

Wilson DS (1998) Adaptative individual différences within single populations. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences 353: 199-205

Wilson ADM, McLaughlin RL (2007) Behavioral syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. Animal Behaviour 74: 689-698

Wilson ADM, Godin JGJ (2009) Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus.* Behavioral Ecology 20: 231-237

Wilson ADM, Whattam EM, Bennett R, Visanuvimol L, Lauzon C, Bertram SM (2010) Behavioral correlations across activity, mating, exploration, agression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. Behavioural Ecology 64: 703-715

Wingfield JC, Ball GF, Dufty AM Jr, Hegner RE, Ramenofsky M (1987) Testosterone and aggression in birds. American Scientist 75: 602-60

Wingfield JC, Hegner RE, Dufty AM Jr, Ball GF (1990) The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. American Naturalist 136: 829-846

Whiten A, Ham R (1992) On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. Advances in the Study of Behavior 22: 239-283

Wynne CDL (2001) Animal Cognition: the Mental Lives of Animals. New York, NY: Palgrave

Zucca P, Antonelli F, Vallortigara G (2005) Detour behaviour in three species of birds: quails (*Coturnix sp.*), herring gulls (*Larus cachinnans*) and canaries (*Serinus canaria*). Animal Cognition 8:122-128

Annexes



Annexe 1 : Tableaux de corrélations entre le statut social et le répertoire vocal

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents paramètres acoustiques du chant						
	Empan fréquentiel	*Durée moyenne*	*Durée totale*	*Nombre de phrases*	*Nombre de phrases A*	ACP
Fréquence maximum	0,459 0,0941 14	-0,367 0,189 14	-0,178 0,532 14	-0,423 0,125 14	0,23 0,416 14	-0,538 0.0449 * 14
Empan fréquentiel		-0,147 0,605 14	-0,0769 0,785 14	-0,197 0,492 14	0,0861 0,762 14	-0,0374 0,892 14
Durée moyenne			0,349 0,212 14	0,704 0.00425 ** 14	0,478 0,0809 14	0,596 0.0235 * 14
Durée totale				0,777 0.000421 *** 14	-0,124 0,659 14	0,288 0,308 14
Nombre de phrases					0,00482 0,976 14	0,656 0.0101 * 14
Nombre de phrases A						0,00957 0,964 14
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001						

Tableau de répétabilité I: Corrélations entre le statut social et les différents paramètres acoustique du répertoire vocal

Corrélation de Pearson entre le statut social (ACP) et différents paramètres acoustiques de la phrase A					
	Empan fréquentiel	*Durée moyenne*	*Durée totale*	*Nombre d'éléments/seconde*	*ACP*
Fréquence maximum	0,884 0.00353 ** 8	-0,197 0,64 8	-0,51 0,196 8	0,744 0.0342 * 8	-0,551 0,156 8
Empan fréquentiel		-0,0651 0,878 8	-0,203 0,63 8	0,83 0.0107 * 8	-0,249 0,553 8
Durée moyenne			0,228 0,586 8	-0,553 0,155 8	0,739 0.0363 * 8
Durée totale				-0,25 0,551 8	0,74 0.0357 * 8
Nombre d'éléments/seconde					-0,555 0,153 8
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001					

Tableau de répétabilité II: Corrélations entre le statut social et les différents paramètres acoustique des phrases « A »

Annexe 2 : Tableaux de répétabilité des différents traits de personnalité

- **Répétabilité des mâles adultes**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes ***Jours courts***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (20)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,33	2,99	<0.001 ***
	Temps	0,47	4,50	0,003 **
Agressivité		0,47	4,502	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,69	5,38	<0.001 ***
	Cris 10 min	0,77	7,58	<0.001 ***
Témérité		0,39	2,27	0,038 *
Néophobie		0,33	1,976	0,07
Activité		0,80	8,99	<0.001 ***
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité I.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes ***Jours longs***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (20)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,32	2,85	0.001 ***
	Temps	0,32	2,89	<0.001 ***
Agressivité		0,66	8,76	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,39	2,26	0,043 *
	Cris 10 min	0,67	5,05	<0.001 ***
Témérité		0,24	1,63	0,15
Néophobie		-0,07	0,87	0,61
Activité		0,58	3,77	0,002 **
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité I.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes ***Jours longs + jours courts (année)***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (20)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,70	5,63	<0.001 ***
	Temps	0,71	5,95	<0.001 ***
Agressivité		0,48	2,82	0,013 *
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,47	2,77	0,003 **
	Cris 10 min	0,45	2,64	0,021 *
Témérité		0,64	4,54	<0.001 ***
Néophobie		0,07	1,15	0,38
Activité		0,21	1,52	0,18
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité I.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles adultes durant l'année entière (jours courts et jours longs)

- **Répétabilité des femelles adultes**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes ***Jours courts***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (8)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,11	1,51	0,21
	Temps	0,12	1,55	0,20
Agressivité		0,56	6,03	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,62	4,25	0,03 *
	Cris 10 min	0,70	5,60	0,013 *
Témérité		0,07	1,141	0,424
Néophobie		0,46	2,71	0,09
Activité		0,07	1,14	0,42
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité II.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes *Jours longs*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (8)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,60	6,90	<0.001 ***
	Temps	0,53	5,56	<0.001 ***
Agressivité		0,66	8,89	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,69	5,42	0,015 *
	Cris 10 min	0,71	5,87	0,012 *
Témérité		0,89	16,63	<0.001 ***
Néophobie		0,23	1,59	0,28
Activité		0,71	5,79	0,012 *
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité II.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes *Jours longs + jours courts (année)*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (8)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,58	3,80	0,04 *
	Temps	0,20	1,51	0,29
Agressivité		0,85	12,27	0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,92	23,33	<0.001 ***
	Cris 10 min	0,88	15,81	<0.001 ***
Témérité		0,03	1,07	0,46
Néophobie		0,49	2,92	0,09
Activité		0,51	3,06	0,07
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité II.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles adultes durant l'année entière (jours courts et jours longs)

- **Répétabilité des parents**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents ***Jours courts***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (28)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,34	3,09	<0.001 ***
	Temps	0,46	4,47	<0.001 ***
Agressivité		0,47	4,61	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,68	5,27	<0.001 ***
	Cris 10 min	0,75	7,04	<0.001 ***
Témérité		0,30	1,84	0,06
Néophobie		0,37	2,15	0,024 *
Activité		0,62	4,28	0.001 ***
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité III.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents ***Jours longs***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (28)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,90	3,54	<0.001 ***
	Temps	0,41	3,75	<0.001 ***
Agressivité		0,66	8,64	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,44	2,60	0,008 **
	Cris 10 min	0,68	5,30	<0.001 ***
Témérité		0,54	3,34	0,002 **
Néophobie		0,22	1,57	0,13
Activité		0,64	4,61	<0.001 ***
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité III.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents ***Jours longs + jours courts (année)***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (28)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,72	6,24	<0.001 ***
	Temps	0,73	6,31	<0.001 ***
Agressivité		0,55	3,41	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	-0,61	2,4	0,014 *
	Cris 10 min	0,53	3,22	0,002 **
Témérité		0,39	2,27	0,019 *
Néophobie		0,29	1,81	0,066
Activité		0,31	1,91	0,047 *
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité III.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

- **Répétabilité des jeunes mâles**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles jeunes ***Jours courts***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (35)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,40	3,63	<0.001 ***
	Temps	0,39	3,52	<0.001 ***
Agressivité		0,78	15,32	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,31	1,92	0,057
	Cris 10 min	1,13	2,06	0,039 *
Témérité		0,48	2,86	0.001 ***
Néophobie		0,17	1,42	0,15
Activité		-0,07	0,86	0,67
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité IV.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles jeunes *Jours longs*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (35)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,04	1,18	0,28
	Temps	0,36	3,21	<0.001 ***
Agressivité		0,61	7,38	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,40	2,35	0,013 *
Témérité		0,24	1,62	0,10
Néophobie		-0,19	0,68	0,84
Activité		0,43	2,51	0,008 **
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité IV.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les mâles jeunes *Jours longs + jours courts (année)*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (35)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,19	1,31	0,24
	Temps	0,61	1,76	0,068
Agressivité		-0,08	0,83	0,68
Sociabilité	*Cris 5 min*	1,58	2,23	0,018 *
Témérité		1,80	2,29	0,014 *
Néophobie		0,004	1,01	0,49
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité IV.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes mâles durant l'année entière (jours courts et jours longs

- **Répétabilité des jeunes femelles**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles jeunes *Jours courts*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (25)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,10	2,48	0,002 **
	Temps	0,26	2,44	0,002 **
Agressivité		0,75	13,00	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,69	5,53	0,005 **
	Cris 10 min	0,71	6,01	0,002 **
Témérité		0,63	4,36	<0.001 ***
Néophobie		0,40	2,32	0,02 *
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité V.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles jeunes *Jours longs*				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (25)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,20	1,98	0,028 *
	Temps	0,52	5,25	<0.001 ***
Agressivité		0,72	11,31	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,62	4,27	0,004 **
Témérité		0,51	3,05	0,02 *
Néophobie		0,12	1,26	0,33
Activité		0,45	2,62	0,03 *
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité V.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les femelles jeunes ***Jours longs + jours courts (année)***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (25)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	-0,17	0,71	0,77
	Temps	0,55	3,43	0,004 **
Agressivité		0,70	5,67	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,27	1,73	0,12
Témérité		0,25	1,68	0,14
Néophobie		0,19	1,48	0,21
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité V.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes femelles durant l'année entière (jours courts et jours longs)

- **Répétabilité des petits**

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes ***Jours courts***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (60)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,36	3,23	<0.001 ***
	Temps	0,36	3,21	<0.001 ***
Agressivité		0,77	14,09	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,51	3,09	<0.001 ***
Témérité		0,30	1,88	0,008 **
Néophobie		0,12	1,27	0,18
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité VI.1: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours courts

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes ***Jours longs***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (60)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,16	1,77	0,006 **
	Temps	0,43	4,04	<0.001 ***
Agressivité		0,65	8,59	<0.001 ***
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,57	3,63	<0.001 ***
Témérité		0,31	1,88	0,021 *
Néophobie		-0,09	0,84	0,72
Activité		0,43	2,51	0.001 ***
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité VI.2: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours longs

Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes ***Jours longs + jours courts (année)***				
Traits de personnalité		Répétabilité (R)	F (60)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,05	1,10	0,37
	Temps	0,41	2,41	0.001 ***
Agressivité		0,21	1,54	0,08
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,38	2,24	0,003 **
Témérité		0,33	1,99	0,01 *
Néophobie		0,18	1,44	0,11
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001				

Tableau de répétabilité VI.3: Répétabilité des différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Annexe 3 : Tableaux de corrélations des différents traits de personnalité

- **Corrélations chez les mâles adultes**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles adultes

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,91	-0,22	0,55	0,53	-0,55	-0,03	0,37
			< 0,001 ***	0,35	0,013 *	0,019 *	0,011 *	0,91	0,11
			20	20	20	20	20	20	20
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,02		-0,13	-0,20	0,34	-0,15	-0,30
			0,92		0,58	0,40	0,14	0,51	0,19
			20		20	20	20	20	20
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,51			0,97	-0,47	-0,02	0,35
			0,02 *			< 0,001 ***	0,04 *	0,93	0,14
			20			20	20	20	20
	Cris 10 min		0,48				-0,42	-0,04	0,41
			0,03 *				0,07	0,87	0,08
			20				20	20	20
Témérité			-0,58					0,26	-0,18
			0,007 **					0,27	0,43
			20					20	20
Néophobie			-0,33						0,14
			0,15						0,56
			20						20
Activité			0,16						
			0,5						
			20						
ACP		-0,51	-0,51	0,01	-0,50	-0,48	0,28	-0,07	-0,47
		0,02 *	0,02*	0,97	0,03 *	0,03 *	0,23	0,76	0,03 *
		20	20	20	20	20	20	20	20

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations I.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles adultes									
Jours longs									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activit
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,78	-0,15	0,12	0,04	-0,46	-0,18	0,31
			< 0,001 ***	0,53	0,63	0,87	0,03 *	0,44	0,18
			20	20	20	20	20	20	20
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,34		0,12	0,01	0,44	0,54	0,04
			0,14		0,63	0,97	0,051	0,013 *	0,86
			20		20	20	20	20	20
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,20			0,93	-0,13	0,11	-0,50
			0,43			< 0,001 ***	0,59	0,66	0,02 *
			20			20	20	20	20
	Cris 10 min		0,21				-0,21	0,083	-0,40
			0,41				0,37	0,732	0,08
			20				20	20	20
Témérité			-0,33					0,66	-0,35
			0,15					0,0015 **	0,13
			20					20	20
Néophobie			-0,12						-0,17
			0,60						0,47
			20						20
Activité			0,18						
			0,44						
			20						
ACP		0,17	-0,07	-0,01	0,02	-0,08	-0,22	-0,31	0,39
		0,46	0,77	0,96	0,93	0,74	0,34	0,17	0,09
		20	20	20	20	20	20	20	20
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001									

Tableau de corrélations I.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les mâles adultes en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles adultes *Jours longs+ Jours courts (année)*									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,81	-0,30	0,24	0,23	-0,47	-0,03	0,29
			< 0,001 ***	0,20	0,33	0,34	0,03 *	0,90	0,22
			20	20	20	20	20	20	20
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,19		0,12	-0,02	0,50	0,47	-0,06
			0,41		0,62	0,95	0,02 *	0,03 *	0,79
			20		20	20	20	20	20
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,28			0,951	-0,27	-0,05	-0,09
			0,23			< 0,001 ***	0,27	0,84	0,71
			20			20	20	20	20
	Cris 10 min		0,37				-0,32	-0,19	-0,09
			0,12				0,17	0,44	0,69
			20				20	20	20
Témérité			-0,43					0,42	-0,27
			0,06					0,06	0,25
			20					20	20
Néophobie			-0,36						0,09
			0,11						0,71
			20						20
Activité			0,02						
			0,94						
			20						
ACP		-0,23	-0,28	-0,31	-0,36	-0,33	-0,07	-0,12	0,21
		0,32	0,23	0,18	0,12	0,16	0,77	0,60	0,37
		20	20	20	20	20	20	20	20
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001									

Tableau de corrélations I.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les mâles adultes durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Spearman a été effectuée.

- **Corrélations chez les femelles adultes**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles adultes

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,83	0,28	0,57	0,76	-0,41	-0,32	0,12
			0,005 **	0,46	0,12	0,02 *	0,29	0,42	0,75
			8	8	8	8	8	8	8
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		0,51		-0,07	0,02	0,18	0,074	-0,52
			0,18		0,84	0,93	0,62	0,839	0,16
			8		8	8	8	8	8
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,67			0,93	0,24	0,10	0,012
			0,059			< 0,001 ***	0,54	0,79	0,931
			8			8	8	8	8
	Cris 10 min		0,72				0	-0,15	-0,10
			0,03 *				0,98	0,71	0,79
			8				8	8	8
Témérité			-0,01					0,732	-0,34
			0,93					0,02 *	0,39
			8					8	8
Néophobie			-0,11						-0,10
			0,75						0,79
			8						8
Activité			-0,04						
			0,89						
			8						
ACP		0,90	0,78	-0,01	0,60	0,72	-0,47	-0,47	0,38
		< 0,001 ***	0,014 *	0,98	0,10	0,03 *	0,21	0,21	0,32
		8	8	8	8	8	8	8	8

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations II.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles adultes									
Jours longs									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activi
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,98	0,12	0,52	0,45	0,46	0,37	-0,69
			< 0,001 ***	0,75	0,16	0,23	0,26	0,39	0,04 *
			8	8	8	8	8	8	8
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		0,17		0,14	-0,17	0,43	0,48	-0,24
			0,66		0,71	0,66	0,30	0,26	0,54
			8		8	8	8	8	8
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,45			0,88	0,25	-0,30	0,12
			0,23			< 0,001 ***	0,55	0,49	0,75
			8			8	8	8	8
	Cris 10 min		0,33				0,21	-0,41	0,19
			0,39				0,60	0,34	0,62
			8				8	8	8
Témérité			0,32					0,33	-0,54
			0,44					0,44	0,18
			8					8	8
Néophobie			0,52						-0,48
			0,18						0,26
			8						8
Activité			-0,67						
			0,058						
			8						
ACP		0,12	0,19	0,24	0,69	0,48	-0,54	-0,22	0,48
		0,75	0,62	0,54	0,04 *	0,21	0,18	0,60	0,21
		8	8	8	8	8	8	8	8

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations II.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les femelles adultes en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Pearson entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles adultes *Jours longs+ Jours courts*									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,94	0,32	0,63	0,65	0,19	0,22	-0,12
			< 0,001 ***	0,45	0,10	0,08	0,66	0,60	0,77
			8	8	8	8	8	8	8
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		0,30		-0,05	-0,08	0,47	0,33	-0,45
			0,48		0,90	0,84	0,24	0,42	0,27
			8		8	8	8	8	8
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,78			0,93	0,03	-0,14	0,48
			0,02 *			< 0,001 ***	0,95	0,74	0,23
			8			8	8	8	8
	Cris 10 min		0,81				0,09	-0,13	0,28
			0,015 *				0,84	0,76	0,51
			8				8	8	8
Témérité			0,15					0,84	-0,28
			0,73					0,009 **	0,50
			8					8	8
Néophobie			0,12						-0,20
			0,79						0,63
			8						8
Activité			-0,01						
			0,98						
			8						
ACP		0,56	0,63	0,06	0,61	0,45	-0,56	-0,44	0,37
		0,15	0,10	0,89	0,11	0,26	0,15	0,28	0,36
		8	8	8	8	8	8	8	8
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001									

Tableau de corrélations II.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les femelles adultes durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Les données suivant une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p=0,36), une corrélation de pearson a été effectuée.

- **Corrélations chez les parents**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les parents

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activit
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,91	-0,07	0,57	0,53	-0,48	-0,11	0,40
			< 0,001 ***	0,74	0,002 **	0,004 **	0,011 *	0,57	0,03 *
			28	28	28	28	28	28	28
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		0,08		-0,07	-0,14	0,26	-0,07	-0,36
			0,68		0,73	0,50	0,18	0,72	0,06
			28		28	28	28	28	28
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,55			0,96	-0,33	0,02	0,39
			0,003 **			< 0,001 ***	0,09	0,94	0,04 *
			28			28	28	28	28
	Cris 10 min		0,49				-0,33	-0,04	0,40
			0,011 *				0,10	0,84	0,04 *
			28				28	28	28
Témérité			-0,44					0,38	-0,18
			0,02 *					0,04 *	0,36
			28					28	28
Néophobie			-0,29						0,14
			0,14						0,48
			28						28
Activité			0,26						
			0,19						
			28						
ACP		-0,07	-0,16	0,05	-0,16	-0,12	-0,01	-0,17	-0,22
		0,70	0,41	0,81	0,42	0,54	0,97	0,39	0,27
		28	28	28	28	28	28	28	28

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations III.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: $p < 0,05$), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les parents									
Jours longs									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,83	-0,22	0,19	0,12	-0,29	-0,19	0,35
			< 0,001 ***	0,26	0,34	0,56	0,14	0,34	0,07
			28	28	28	28	28	28	28
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,30		0,03	-0,03	0,45	0,56	-0,16
			0,12		0,88	0,86	0,018 *	0,002 **	0,41
			28		28	28	28	28	28
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,31			0,93	-0,04	0,01	-0,15
			0,11			< 0,001 ***	0,86	0,97	0,45
			28			28	28	28	28
	Cris 10 min		0,30				-0,07	0,02	-0,12
			0,13				0,74	0,92	0,55
			28				28	28	28
Témérité			-0,25					0,58	-0,42
			0,20					0,0014 **	0,03 *
			28					28	28
Néophobie			-0,25						-0,39
			0,20						0,04 *
			28						28
Activité			0,30						
			0,12						
			28						
ACP		0,12	-0,01	0,03	0,15	0,01	-0,36	-0,17	0,40
		0,53	0,95	0,87	0,46	0,96	0,07	0,39	0,03 *
		28	28	28	28	28	28	28	28
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001									

Tableau de corrélations III.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les parents									
Jours longs+ Jours courts (année)									
		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie	Activité
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris 10 min*			
Obstination	*Nombre d'essais*		0,87	-0,25	0,42	0,37	-0,38	-0,17	0,47
			< 0,001 ***	0,21	0,02 *	0,058	0,04 *	0,38	0,012 *
			28	28	28	28	28	28	28
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,14		0,03	-0,07	0,47	0,44	-0,18
			0,48		0,90	0,73	0,011 *	0,018 *	0,35
			28		28	28	28	28	28
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,48			0,955	-0,20	-0,15	0,24
			0,011 *			< 0,001 ***	0,31	0,45	0,23
			28			28	28	28	28
	Cris 10 min		0,49				-0,19	-0,21	0,20
			0,011 *				0,34	0,30	0,32
			28				28	28	28
Témérité			-0,34					0,58	-0,30
			0,08					0,0012 **	0,118
			28					28	28
Néophobie			-0,37						-0,12
			0,054						0,54
			28						28
Activité			0,29						
			0,13						
			28						
ACP		0,01	-0,05	-0,09	-0,01	-0,03	-0,24	-0,13	0,15
		0,96	0,81	0,66	0,98	0,88	0,23	0,50	0,45
		28	28	28	28	28	28	28	28
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001									

Tableau de corrélations III.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les parents (mâles et femelles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

- **Corrélations chez les jeunes mâles**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles jeunes

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité		Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*	*Cris10 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,93	-0,51	-0,03	-0,05	0,16	0,06
			< 0,001 ***	0,0018 **	0,87	0,78	0,36	0,72
			35	35	35	35	35	35
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,47		0,15	0,05	0,15	0,38
			0,004 **		0,41	0,79	0,40	0,02 *
			35		35	35	35	35
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,01			0,91	-0,10	0,03
			0,94			< 0,001 ***	0,56	0,87
			35			35	35	35
	Cris 10 min		-0,03				-0,01	-0,01
			0,85				0,97	0,97
			35				35	35
Témérité			0,10					0,63
			0,57					< 0,001 ***
			35					35
Néophobie			-0,01					
			0,96					
			35					
ACP		-0,06	-0,06	-0,13	-0,09	-0,15	-0,53	-0,40
		0,73	0,71	0,47	0,61	0,39	0,0012 **	0,019 *
		35	35	35	35	35	35	35

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations IV.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,05), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles adultes							
Jours longs							
		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,20	0,07	-0,04	-0,39	-0,33
			0,30	0,72	0,84	0,03 *	0,08
			35	35	35	35	35
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		0,05		0,22	-0,36	-0,11
			0,79		0,26	0,054	0,57
			35		35	35	35
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,30			-0,321	-0,13
			0,12			0,09	0,49
			35			35	35
Témérité			-0,08				0,50
			0,69				0,004 **
			35				35
Néophobie			0,11				
			0,58				
			35				
ACP		0,01	-0,07	0,22	-0,03	-0,1	0,22
		0,95	0,72	0,25	0,89	0,60	0,25
		35	35	35	35	35	35
			* p<0,05	** p<0,01	*** p<0,001		

Tableau de corrélations IV.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: $p < 0,01$), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les mâles adultes

Jours longs+ Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophob
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,85	0,00	0,15	-0,09	-0,04
			< 0,001 ***	0,98	0,43	0,62	0,85
			35	35	35	35	35
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,09		0,01	-0,12	0,21
			0,62		0,95	0,54	0,28
			35		35	35	35
Sociabilité	*Cris 5 min*		0,08			-0,11	0,14
			0,67			0,58	0,48
			35			35	35
Témérité			-0,22				0,24
			0,25				0,21
			35				35
Néophobie			0,03				
			0,87				
			35				
ACP		-0,11	-0,18	0,13	0,13	-0,04	0,17
		0,57	0,33	0,49	0,51	0,85	0,36
		35	35	35	35	35	35

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations IV.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes mâles en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

- **Corrélations chez les jeunes femelles**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles jeunes

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,84	-0,45	-0,25	-0,28	-0,18
			< 0,001 ***	0,02 *	0,27	0,18	0,38
			25	25	25	25	25
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,30		0,11	0,45	0,29
			0,15		0,63	0,02 *	0,16
			25		25	25	25
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,2			0,27	0,02
			0,37			0,23	0,93
			25			25	25
Témérité			-0,26				0,54
			0,20				0,005 **
			25				25
Néophobie			-0,25				
			0,23				
			25				
ACP		-0,17	-0,32	-0,09	0,04	-0,06	0,24
		0,40	0,12	0,65	0,85	0,78	0,26
		25	25	25	25	25	25
		* p<0,05	** p<0,01	*** p<0,001			

Tableau de corrélations V.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,05), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles jeunes

Jours longs

		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,47	0,17	0,05	0,10	0,06
			0,03 *	0,54	0,84	0,69	0,81
			25	25	25	25	25
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,13		0,42		0,01
			0,63		0,11		0,95
			25		25		25
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,42		-0,23		-0,30
			0,07		0,41		0,23
			25		25		25
Témérité			0,43		-0,56		0,43
			0,07		0,015 *		0,07
			25		25		25
Néophobie			0,29				
			0,23				
			25				
ACP		-0,02	-0,05	-0,10	0,01	0,10	0,08
		0,92	0,83	0,71	0,98	0,70	0,75
		25	25	25	25	25	25
		* p<0,05	** p<0,01	*** p<0,001			

Tableau de corrélations V.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes femelles en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: $p < 0,05$), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles jeunes							
Jours longs+ Jours courts							
		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,66	-0,42	-0,21	-0,07	-0,20
			0,0015 **	0,12	0,37	0,79	0,41
			25	25	25	25	25
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,30		0,21	0,19	0,14
			0,26		0,44	0,48	0,62
			25		25	25	25
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,42			-0,40	-0,39
			0,06			0,09	0,11
			25			25	25
Témérité			-0,25				0,40
			0,32				0,10
			25				25
Néophobie			-0,07				
			0,77				
			25				
ACP		-0,01	-0,28	-0,29	-0,07	-0,09	0,07
		0,98	0,23	0,28	0,77	0,71	0,77
		25	25	25	25	25	25
			* p<0,05	** p<0,01	*** p<0,001		

Tableau de corrélations V.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes femelles durant l'année entière (jours courts et jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Spearman a été effectuée.

- **Corrélations chez les jeunes**

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles + mâles jeunes

Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,92	-0,46	-0,17	-0,04	-0,14
			< 0,001 ***	< 0,001 ***	0,19	0,75	0,30
			60	60	60	60	60
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,34		0,12	0,26	0,28
			0,008 **		0,39	0,04 *	0,02 *
			60		60	60	60
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,15			0,08	0,04
			0,26			0,57	0,76
			60			60	60
Témérité			-0,06				0,58
			0,63				< 0,001 **
			60				60
Néophobie			-0,21				
			0,12				
			60				
ACP		-0,09	-0,15	-0,13	-0,04	-0,36	-0,11
		0,49	0,26	0,33	0,74	0,004 **	0,41
		60	60	60	60	60	60

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations VI.1: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours courts

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,01), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles + mâles jeunes							
Jours longs							
		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,18	0,19	0,06	-0,26	-0,14
			0,21	0,22	0,69	0,08	0,33
			60	60	60	60	60
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,04		0,29	-0,33	-0,05
			0,79		0,053	0,03 *	0,76
			60		60	60	60
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,43			-0,34	-0,19
			0,002 **			0,02 *	0,20
			60			60	60
Témérité			0,12				0,46
			0,41				0,0012 **
			60				60
Néophobie			0,17				
			0,26				
			60				
ACP		-0,05	0,04	0,14	0,01	-0,03	0,19
		0,75	0,77	0,35	0,92	0,85	0,18
		60	60	60	60	60	60
			* p<0,05	** p<0,01	*** p<0,001		

Tableau de corrélations VI.2: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) en jours longs

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: $p < 0,05$), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Corrélation de Spearman entre le statut social (ACP) et différents traits de personnalité chez les femelles + mâles jeunes

Jours longs+ Jours courts

		Obstination		Agressivité	Sociabilité	Témérité	Néophobie
		Nombre d'essais	*Temps*	*Nombre de coups de bec*	*Cris 5 min*		
Obstination	*Nombre d'essais*		0,78	-0,18	-0,10	-0,12	-0,14
			< 0,001 ***	0,24	0,50	0,42	0,35
			49	44	49	47	47
Agressivité	*Nombre de coups de bec*		-0,18		0,16	0,04	0,20
			0,24		0,30	0,77	0,20
			44		44	44	44
Sociabilité	*Cris 5 min*		-0,31			-0,16	-0,06
			0,02 *			0,28	0,70
			49			47	47
Témérité			-0,25				0,35
			0,09				0,014 *
			48				48
Néophobie			-0,13				
			0,38				
			48				
ACP		-0,09	-0,23	0,02	0,09	-0,04	0,13
		0,56	0,11	0,90	0,54	0,79	0,39
		49	50	44	49	48	48

* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001

Tableau de corrélations VI.3: Corrélations entre le statut social et les différents traits de personnalité chez les jeunes (femelles et mâles) durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Les données ne suivant pas une distribution normale (test Shapiro-Wilk: p <0,001), une corrélation de Spearman a été effectuée.

Annexe 4 : Tableaux de répétabilité et d'héritabilité des différents traits de personnalité

- **Répétabilité et héritabilité au sein des nids**

Répétabilité et héritabilité des différents traits de personnalité chez les nids ***Jours longs + jours courts (année)***					
Traits de personnalité		Répétabilité (r)	Héritabilité (h^2)	F (16)	p
Obstination	*Nombre d'essais*	0,34	0,11	2,02	0,12
	Temps	0,76	0,58	7,24	<0,001 ***
Agressivité		0,17	0,03	1,41	0,28
Sociabilité	*Cris 5 min*	0,65	0,42	4,68	0,007 **
Témérité		0,59	0,35	3,88	0,011 *
Néophobie		-0,18	0,03	0,70	0,72
* p<0,05 ** p<0,01 *** p<0,001					

Tableau de répétabilité VII.1: Répétabilité et héritabilité des différents traits de personnalité au sein des nids durant l'année entière (jours courts et jours longs)

Friend or foe? Dominant and subordinate canaries adapt differently their foraging tactics to familiar/unfamiliar conspecifics

Ophélie Bouillet*, Davy Ung, Nathalie Béguin, Gérard Leboucher and Eric Vallet

Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, EA 3456, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Paris, France

* Correspondence: O. Bouillet, Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, EA 3456, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, 200 avenue de la république, 92001 Nanterre, France (bouillet.ophelie@hotmail.fr)

ABSTRACT

Many species are able to discriminate between familiar and unfamiliar individuals. Most animals exhibit a preference for familiar individuals and maintain closer proximity, engage less in aggressive interactions and forage more efficiently in the presence of familiar conspecifics. If these effects appear well documented, less information is available about individual reactions to familiar/unfamiliar conspecifics. In particular, few studies have investigated if dominants and subordinates would react differently to familiarity. To address this question in foraging context, we used 22 domestic canaries *Serinus canaria*. After evaluating individual dominance ranks using a competition for food, subjects' foraging behaviours were observed in two experimental conditions: *(i)* while simulating the presence of familiar males (by broadcasting recordings) or *(ii)* of unfamiliar males. No differences were found between dominants and subordinates in the unfamiliar ambience. To the contrary, there was a difference in the familiar situation as dominants foraged less than subordinates. These results are discussed in line with foraging strategies and social information use.

Keywords: familiarity, dominance, domestic canary, foraging strategy.

INTRODUCTION

Many species are able to discriminate between familiar and unfamiliar individuals. As a non exhaustive list, such abilities have been found in mammals (e.g. in calves *Bos taurus* [1], sheep *Ovis aries* [2], pigs *Sus scrofa* [3]), in fishes (e.g. in guppies *Poecilia reticulata* [4], fighting fishes *Betta splendens* [5], in birds (e.g. in chickens *Gallus Gallus domesticus* [6], skylarks *Alauda arvensis* [7], Carolina wrens, *Thryothorus ludovicianus* [8]) or in reptiles (e.g. in red-backed salamanders, *Plethodon cinereus* [9], Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus* [10]. As a consequence, most animals exhibit a preference for familiar individuals (but see [4]). As an example, Japanese Black cows *Bos taurus* [11] and Mexican cows *Bos taurus* [12], [13] maintain closer proximity to group members than to unfamiliar conspecifics. This bias can be explained by many factors. It has been hypothesized that this behaviour is linked to social contacts [14]. Indeed, several studies demonstrated that the presence of a familiar individual provides a calming effect in stressful situations for heifers *Bos taurus* [15], calves [1] and lambs [16]. To the contrary, the introduction of an unfamiliar animal increases agonistic behaviours [17]. Animals are more aggressive toward unfamiliar conspecifics than toward familiar ones, this effect, known as the dear enemy phenomenon [18] can be a cause of this preference for familiar individuals. This ability to recognize a neighbor from a stranger coupled with the preference for familiar individuals can allow to avoid potentially aggressive animals and reduces the risks to get injured, waste time and energy [19], [20], [21], [22]. At last, another advantage of preferring familiar animals is linked to the foraging strategies. Indeed, it has been demonstrated that guppies learn foraging routes more efficiently with familiar fishes than with unfamiliar ones [23]. In red-backed salamanders, both adults and juveniles forage more when they interact with familiar conspecifics [9]. Aggressive interactions and foraging activities being mostly unsympathetic, preferring familiar would provide twice the advantage to avoid injuries and forage more efficiently [24], [4]. This might explain why association with familiar individuals often leads to increased growth (e.g. in fishes: zebrafish, *Danio rerio* [25], in birds: flocking siskins *Carduelis spinus* [26], in amphibians: red-backed salamanders [27], in mammals: mound-building mice *Mus spicilegus* and house mice *Mus musculus* [28]).

If the general relationships between familiarity and proximity, aggressiveness or foraging activities have been well studied, individual reactions to familiar/unfamiliar conspecifics have received less attention. In particular, few studies have investigated if dominants and subordinates would react differently to familiarity. Tierney *et al.* [29] found that subordinates crayfishes *Procambarus clarkii* of both sexes spent more time in proximity to unfamiliar individuals than to familiar ones. They also found that dominant females preferred familiar conspecifics while dominant males did not exhibit preferences. To the contrary, Van der Velden *et al.* [30] found that subordinate Australian crayfishes *Cherax destructor* prefer familiar animals but they did not provide results for dominants. Thus, data is needed about possible effects of dominance on reactions to familiarity, especially in aggressive and foraging contexts. In this study, we addressed the question whether dominants and subordinates would forage differently in the presence of familiar/unfamiliar conspecifics.

To do so, we used domestic canaries *Serinus canaria* as they are social animals in which hierarchical relationships develop between group members [31], [32]. These dominance statuses can be explored in various ways: *(i)* by observing physical interactions during competitions for food [31], [32], [33]) or *(ii)* by using vocal interactions [34], [35]. Also, in female domestic canaries, dominant and subordinate individuals seem to use different foraging strategies [31]. At last, it has been demonstrated that canaries use social information [33], [35] and can adapt their behaviour to the presence of others [36]. Thus, it is likely that domestic canaries adapt their foraging strategies according to both their own social status and those of the conspecifics who are in the neighbourhood.

As found in red-backed salamanders [9], we expected that canaries, regardless of their dominance rank, would forage more (i.e. come sooner to feed and feed longer) in the presence of familiar animals. Also, as dominant individuals are better at fighting and monopolizing resources [37], we expected that they would forage more than subordinates.

To test these predictions, we evaluated the hierarchical status of male domestic canaries. Then, we observed their foraging behaviours in two experimental conditions: *(i)* while simulating the presence of familiar males (by broadcasting recordings) or *(ii)* of unfamiliar males.

MATERIAL AND METHODS

Subjects and housing

22 adult male domestic canaries that were naïve to testing procedures were selected from the breeding stock of the LECC (Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées). During the first step of the experiment, (i.e. when we determined the birds' social status), animals were housed in controlled conditions rooms (temperature 21 ± 2 °C) in aviaries (118 x 50 x 50 cm) with a maximum of 6 birds per cage. Then, they were placed in individual cages (38 x 33 x 26 cm) to familiarize them with the following step of the experiment. Throughout the course of these experiments, animals were kept in a long-day photoperiod (16:8h light:dark ratio) and were provided water, mash and seeds *ad libitum*.

Experimental design

Experiment 1: social status

To determine the hierarchical status of each bird, tests were performed twice at a one day interval. After a 2 hours food deprivation, mash and 5 grams of apple were placed in the aviary. Then, animals were observed for 15 minutes. Four items were measured: the rank of access and number of access to the food, the time spent monopolizing the food and the number of successful agonistic interactions (attacks and threats) [31].

Experiment 2: foraging behaviours in familiar/unfamiliar acoustic contexts

The presence of familiar/unfamiliar conspecifics was simulated by broadcasting previously recorded acoustic ambiences. The familiar acoustic ambience was recorded in a room that housed familiar males for our subjects. To do so, a Marantz PMD670 recorder (D&M Holdings Inc., Shirakawa, Japan) was placed 1.5 meter away from the aviaries. Recordings started at 9 am and stopped at 1pm (when both the activity and vocal interactions are high). 22 samples (5 min each) were extracted from this recording (Figure 1). Each sample contained usual sounds such as calls and trills [38]

mostly covered by the songs of several males. Unfamiliar acoustic ambiences were obtained using the same protocol in a room that housed unfamiliar males for our subjects. To verify that our 44 samples were similar, the maximum amplitude was measured every 20 seconds using Avisoft-SasLab software, v.3.74 (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). The mean of these measurements provided a value for each sample. Then, a t-test was performed to compare familiar and unfamiliar samples (data were normal: Shapiro-Wilk test $p = 0.65$). This test revealed no difference between groups ($t = 0.29$, $p = 0.77$, $n = 44$). As a double check, samples were also listened by naïve researchers specialized in canaries. They could not make the difference between familiar/unfamiliar ambiences.

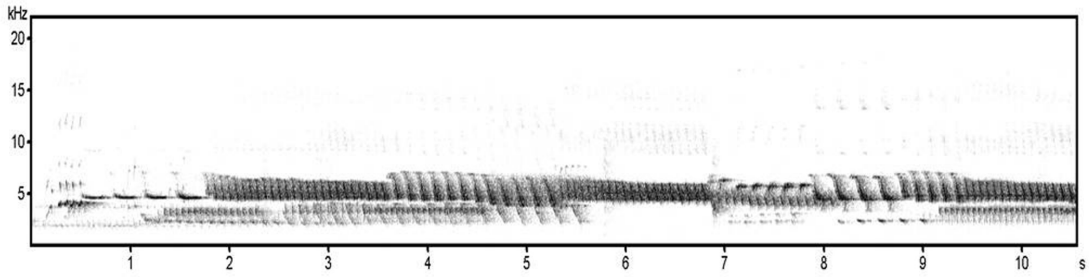


Figure 1. Example of a sample used as an ambience.

Before the test started, animals were food deprived for 2 hours. Then, they were placed in the experiment room in their home cage. After a 10 minutes familiarization period, the experiment started: food (mash and 5 grams of apple) was placed in the cage and an acoustic ambience was broadcast using an Archos Gmini XS 100 (Archos Inc., Igny, France) connected to a Sony SRS-A35 loudspeaker (Sony Electronics Inc., Foster City, USA). All ambiences were broadcast at a natural 65 dB volume (controlled using a soundmeter: RO 1350, Rotronic Ltd., Crawley, U.K.). For five minutes, both the latency to feed and time spent feeding were measured. Experiments were performed twice at a one day interval. The familiar ambience was broadcast on one day; the familiar ambience was broadcast on the other day. Orders of presentation were balanced between subjects.

Ethics statement

For both the dominance tests and the experiments, birds were food-deprived for 2 hours. Such a deprivation had no adverse effects on the canaries' health or weight

[31]. Still, as a precaution, tests were never performed before 10 am so that animals had the morning to feed before the deprivation.

To avoid injuries during the tests of dominance, experiments were monitored at all times. If one bird was pecked more than 10 times, the test was stopped, the birds were separated and data was discarded. In practice, this situation never occurred because aviaries were large enough to allow the birds to escape from another.

Experimental authorizations were delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries (Éric Vallet, authorization n°92232).

Data analysis

In a first step, a Principal Component Analysis (PCA) was performed using the four items measured during dominance tests. It provided a synthetic index of dominance for each animal. Thus, in each aviary, animals could be classified as dominant or subordinate.

In a second step, two generalized linear mixed models (GLMM) were performed using Student-Newman-Keuls as *post-hoc* tests. GLMM n°1 had: (i) the latency to feed as dependant variable, (ii) the experimental conditions (i.e. dominance and acoustic contexts: familiar/unfamiliar) and the social status (i.e. dominant or subordinate) as fixed effect, (iii) the identity of subjects as a random effect to cope with the repeated measures. GLMM n°2 was similar but performed on the time spent feeding. We used R© 2.9.0 (The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) for all statistical analysis.

RESULTS

The PCA we performed on males' behaviours had two main dimensions. The first axis explained 65.15% of the variance (eigenvalue: 1.95) and regrouped foraging behaviours (eigenvectors: time spent on the feeder: 0.99; time spent feeding: 0.99). The second axis explained 33.33% of the variance (eigenvalue: 0.99) and corresponded to the latency to access food.

During step 1 (i.e. evaluation of dominance ranks), we had access to both the latency to feed and time spent feeding. As data were not always normally distributed (Shapiro-Wilk test: $p < 0.05$ for the latency and $p = 0.55$ for the time spent feeding), t-

tests and Mann-Whitney rank sum tests were performed to compare dominants and subordinates. Dominants did not arrive sooner on the feeder than subordinates (u = 32, p = 0.066, n = 22) but still spent more time feeding (t = 5.44, p < 0.001, n = 22) (Figure 2).

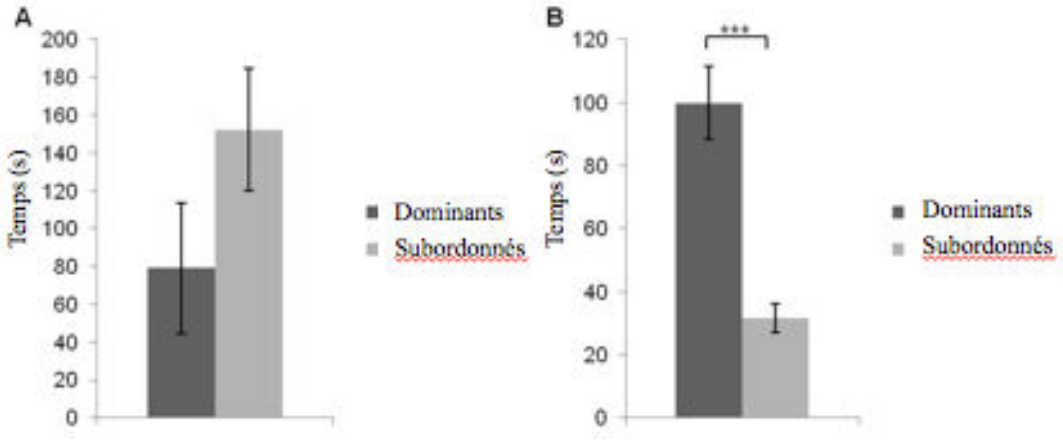


Figure 2. Latency to feed (A) and the time spent feeding (B) during the dominance evaluation (step 1).

GLMM n°1 highlighted several differences regarding the latency to feed (n = 22 for all results presented hereafter). Globally, both the status (i.e. dominant/subordinate) and situation (i.e. familiar/unfamiliar) had an effect on the latency to feed. Contrary to what was found during a competition for food (step 1), dominants took more time to start feeding than subordinates (all situations pooled: q = 2.16, p = 0.03). Also, the birds took more time to start feeding in a familiar ambience than in an unfamiliar one (q = 8.19, p < 0.001). More in detail, dominants did not feed sooner than subordinates in both the familiar ambience (q = 1.27, p = 0.20) and the unfamiliar ambience despite a tendency (q = 1.91, p = 0.055). At last, dominant birds did not feed sooner in the familiar ambience than in the unfamiliar one (q = 0.97, p = 0.32) while the subordinates did feed sooner in the unfamiliar ambience (q = 2.02, p = 0.042) (Figure 3)

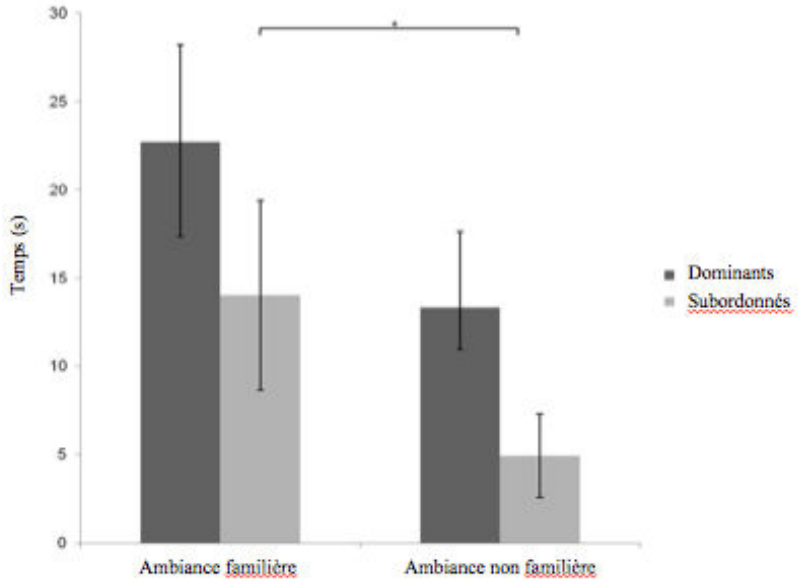


Figure 3. Latency to feed according to the social rank (i.e. dominant/subordinate) and the acoustic contexts (i.e. familiar/unfamiliar).

GLMM n°2 highlighted several differences regarding the time spent feeding (n = 22 for all results presented hereafter). Globally, both the status (i.e. dominant/subordinate) and situation (i.e. familiar/unfamiliar) had an effect on the time spent feeding. Contrary to what was found during a competition for food (step 1), dominants spent less time feeding than subordinates (all situations pooled: q = 2.22, *p* 0.026). Also, the birds spent more time feeding in a familiar ambience than in an unfamiliar one (all birds pooled: q = 3.56, $p < 0.001$). More in detail, dominants spent less time feeding than subordinates in the familiar ambience (q = 2.03, $p = 0.041$) but not in the unfamiliar ambience (q = 0.82, $p = 0.40$). At last, both dominant and subordinate birds fed more in the familiar ambience than in the unfamiliar one (q = 2.31, $p = 0.02$ for dominants and q = 2.77, $p = 0.005$ for subordinates) (Figure 4)

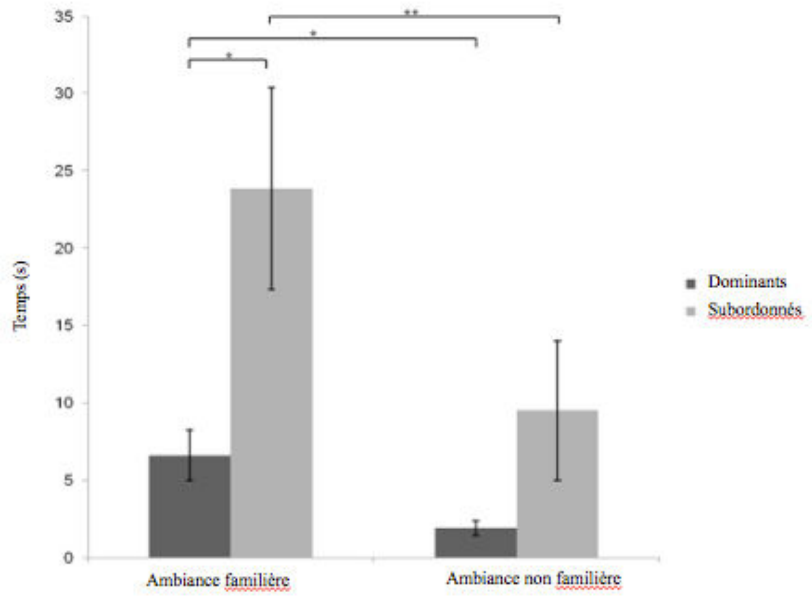


Figure 4. Time spent feeding according to the social rank (i.e. dominant/subordinate) and the acoustic contexts (i.e. familiar/unfamiliar).

DISCUSSION

The goal of this study was to investigate the possible effects of dominance on reactions to familiarity in a foraging context. The first result demonstrates that canaries discriminate between familiar/unfamiliar ambiences as the birds (all hierarchical ranks pooled) arrived later on the feeder and spent more time feeding in the familiar ambience compared to the unfamiliar one. As we used a balanced design, controlled for homogeneity of our recordings, and used a protocol that avoided physical aggressions that could have biased the individual's motivation to feed, it is unlikely that these results could be explained by experimental bias. As predicted, the birds fed more in a familiar context. This effect is similar to those found in red-backed salamanders [9] and canaries *Serinus canarius* [39] and can be explained by various factors. Compared to the unfamiliar ambience, the familiar one could be less stressing [15], [1], [16] and represent a weaker probability to encounter an unknown and possibly aggressive individual (dear enemy phenomenon: [17], [18]). Thanks to these two phenomena, the familiar ambience could be a more reassuring environment. In our design, birds had to take the food at the bottom of the feeders what prevented them to scan the environment at the same time. Thus, it seems consistent that the birds took more time eating in a more reassuring familiar ambience. If this result was

consistent with our predictions, it is not the case for the latency before feeding. Indeed, the birds arrived on the feeder and ate later in the familiar ambience. We propose two hypotheses to explain this result. First, in the familiar ambience, our subjects might have spent time trying to get in touch with well known conspecifics instead of eating [unpublished data]. Unfortunately, we did not measure the number and type of calls the birds emitted during the experiment. Second, competition for food could be more intense with unfamiliar animals. Thus, an efficient foraging strategy could be to monopolize quickly the resources (i.e. before the competitors) what would explain why canaries came faster in the unfamiliar ambience.

Regarding the differences between dominants and subordinates, we expected that dominants would come faster and feed more than subordinates as found in Parisot *et al.* [31]. Indeed, the risk of injury is less important for dominants as they are, by definition, better at fighting and monopolizing resources [37]. Contrary to our predictions, dominants arrived later and ate less than subordinates. One hypothesis to explain this result is linked to individual personality: if subordinates were bolder of faster explorers than dominants, they would forage more efficiently. However, dominants are generally faster explorers and bolder than subordinates (e.g. in great tits *Parus major* [40], in domestic canaries [31]). Another explanation could be the different foraging strategies used by dominants and subordinates. In juncos, *Junco hyemalis*, dominant birds follow subordinates and engage more social foraging than low status individuals that forage alone [41] thus, contrary to subordinates, high ranking canaries might need a complete social contact for foraging as in domestic chicks, *Gallus gallus* [42]. In the same line, while foraging, subordinates are often seen as scroungers and dominants as producers [43], [44], [45], [31]. In our experiment, it is possible that more opportunistic subordinates [46] took advantage of the absence of physical contact to get free access to the food while dominants might have less motivation as they almost have access to the food at will even in the presence of conspecifics.

Another interesting result lies in the comparison between the competition for food and the experiment. During the competition for food, dominants did not arrive sooner than subordinates but were capable of monopolizing the food longer as they spent more time feeding. This result could be expected as we took these two variables in account in the PCA to determine who is dominant and who is subordinate. What is interesting is that during the experiment, contrary to what we found during the competition for

food, dominants arrived later and ate less than subordinates. Again, this could be explained by personality if dominants were shyer than subordinates but this is not the case [31]. Another explanation could be linked to social information [47], [48] and reputation [49]. This difference in the behaviour between the competition step and the experiment could be an audience effect [50], [51], [52]: over reacting during the competition for food might not be just linked to the motivation to eat but also to assert its dominance rank.

At last, regarding interaction between dominance and familiarity, there are no differences between dominants and subordinates in the unfamiliar ambience. Coupled with the fact that in this condition, birds spend very little time eating, it suggests that the unfamiliar ambience was too stressful or that it represented a too risky environment to eat. This could be a floor effect but remains consistent with Cadieu *et al.* [39] who found that young canaries, ingest more seeds in the presence of their father than in the presence of an unfamiliar bird. Indeed, contrary to the unfamiliar situation, there was a difference between dominants and subordinates in the familiar situation: dominants and subordinates arrived at the same time on the food but dominants ate less. Again, this could be explained by the fact that subordinates used a more opportunistic strategy and fed as much as possible [46] while dominants might paid more attention to social cues.

Taken together, these results suggest that familiarity might be processed differently by dominants and subordinates. However, it seems that the unfamiliar ambience is too stressful or restrictive to highlight this difference, contrary to the familiar one. Further investigations might want to focus on the causes of this difference between dominants and subordinates. Such causes could be linked to the uncertainty of the environment, to the risk of encounters with aggressive individuals or to different strategies while paying attention to the social environment.

ACKNOWLEDGEMENTS

D.U. is supported by the French Ministry of National Education. We especially thank Philippe Groué and Lucy Foucher for their help during the experiments.

REFERENCES

1. Faerevik G, Jensen MB, Boe KE (2006) Dairy calves social preferences and the significance of a companion animal during separation from the group. Applied Animal Behaviour Science 99: 205-221.

2. Boissy A, Dumont B (2002) Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. Applied Animal Behaviour Science 79: 233-245.

3. McLeman MA, Mendl M, Jones RB, White R, Wathes CM (2005) Discrimination of conspecifics by juvenile domestic pigs, *Sus scrofa*. Animal Behaviour 70: 451-461.

4. Morrell LJ, Hunt KL, Croft DP, Krause J (2007) Diet, familiarity and shoaling decisions in guppies. Animal Behaviour 74: 311-319.

5. Dzieweczynski TL, Gill CE, Perazio CE (2012) Opponent familiarity influences the audience effect in male-male interactions in Siamese fighting fish. Animal Behaviour 83: 1219-1224.

6. Marin RH, Freytes P, Guzman D, Jones RB (2001) Effects of an acute stressor on fear and on the social reinstatement responses of domestic chicks to cagemates and strangers. Applied Animal Behaviour Science 71: 57-66.

7. Briefer E, Rybak F, Aubin T (2008b) When to be a dear-enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks *Alauda arvensis*. Animal Behaviour 76: 1319-1325.

8. Hyman J (2005) Seasonal variation in response to neighbours and strangers by a territorial songbird. Ethology 111: 951-961.

9. Liebgold EB, Dibble CJ (2011) Better the devil you know: familiarity affects foraging activity of red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. Animal Behaviour 82(5):1059-1066.

10. Van Dyk DA, Evans CS (2007) Familiare unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus*. Animal Behaviour 74: 33-44.

11. Takeda K, Sato S, Sugawara K (2000) The number of farm mates influences social and maintenance behaviours of Japanese Black cows in a communal pasture. Applied Animal Behaviour Science 67: 181-192.

12. Murphey RM (1990) Social aggregations in cattle. 1. Segregation by breed in free-ranging herds. Behavior Genetics 20: 341-354.

13. Murphey RM, Duarte FAD (1990) Social aggregations in cattle. 2. Contributions of familiarity and genetic similarity. Behavior Genetics 20: 355-368.

14. Hauser J, Huber-Eicher B (2004) Do domestic hens discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics in the absence of visual cues? Applied Animal Behaviour Science 85: 65-76.

15. Boissy A, LeNeindre P (1997) Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. Physiology and Behavior 61: 693-699.

16. Porter RH, Desire L, Bon R, Orgeur P (2001) The role of familiarity in the development of social recognition by lambs. Behaviour 138: 207-219.

17. Patison KP, Swain DL, Bishop-Hurley GJ, Pattison P, Robins G (2010) Social companionship versus food: The effect of the presence of familiar and unfamiliar conspecifics on the distance steers travel. Applied Animal Behaviour Science 122: 13-20.

18. Fisher JB (1954) Evolution and bird sociality. In: Huxley J, Hardy AC, Ford EB, editors. Evolution as a process. London, UK: Allen & Unwin. pp. 71–83.

19. Marler CA, Moore MC (1988) Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. Behavioral Ecology and Sociobiology 23: 21-26.

20. Marler CA, Moore MC (1989) Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*). Physiological Zoology 62: 1334-1350.

21. Jakobsson S, Brick O, Kullberg C (1995) Escalated fighting behavior incurs increased predation risk. Animal Behaviour, 49: 235-239.

22. Brick O (1998) Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. Animal Behaviour 56: 309-317.

23. Swaney W, Kendal J, Capon H, Brown C, Laland KN (2001) Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. Animal Behaviour 62: 591-598.

24. Höjesjö J, Johnsson JI, Petersson E, Jarvi T (1998) The importance of being familiar: individual recognition and social behaviour in sea trout *(Salmo trutta)*. Behavioral Ecology 9: 445-451.

25. Gerlach G, Hodgins-Davis A, MacDonald B, Hannah RC (2007) Benefits of kin association: related and familiar zebrafish larvae (*Danio rerio*) show improved growth. Behavioral Ecology and Sociobiology 61: 1765-1770

26. Senar JC, Camerino M, Metcalfe NB (1990) Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking siskins (*Carduelis spinus*) Ethology 85: 13-24

27. Liebgold EB, Cabe PR (2008) Familiarity with adults, but not relatedness, affects the growth of juvenile red-backed salamanders (*Plethodon cinereus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 63: 277-284

28. Szenczi P, Bánszegi O, Groó Z, Altbäcker V (2012) Development of the Social Behavior of Two Mice Species With Contrasting Social Systems. Aggressive Behavior 38: 288-297.

29. Tierney AJ, Andrews K, Happer KR, White MKM (2013) Dear enemies and nasty neighbors in crayfish: Effects of social status and sex on responses to familiar and unfamiliar conspecifics. Behavioural Processes 99: 47-51.

30. Van der Velden J, Zheng Y, Patullo BW, Macmillan DL (2008) Crayfish recognize the faces of fight opponents. PloS ONE 3: e1695.

31. Parisot M, Nagle L, Vallet E, Kreutzer M (2004) Dominance-related foraging in female domesticated canaries under laboratory conditions. Canadian Journal of Zoology 82: 1246-1250.

32. Parisot M, Tanvez A, Lacroix A, Vallet E, Beguin N, Leboucher G (2005) Social competition and plasma testosterone profile in domesticated canaries : An experimental test of the challenge hypothesis. Hormones and Behavior 48: 225-232.

33. Amy M, Leboucher G (2007) Male canaries can visually eavesdrop in conspecific food interactions. Animal Behaviour 74: 57-62.

34. Leboucher G, Pallot K (2004) Is he all he says he is ? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. Animal Behaviour 68: 957-963.

35. Amy M, Monbureau M, Durand C, Gomez D, Théry M, Leboucher G (2008) Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interactions. Animal Behaviour 76: 971-982.

36. Ung D, Amy M, Leboucher G (2011) Heaven it's my wife! Male canaries conceal extra-pair courtships but increase aggressions when their mate watches. PLoS ONE 6(8): e22686.

37. Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. Behaviour 125: 283-313.

38. Mulligan JA (1966) Singing behavior and its development in the song sparrow *Melospiza melodia*. University of California Publications in Zoology 81: 1-76.

39. Cadieu JC, Cadieu N, Lauga J (1995) Local enhancement and seed choice in the juvenile canary, *Serinus canarius*. Animal Behaviour 50: 793-800.

40. Verbeek MEM, De Goede P, Drent PJ, Wiepkema PR (1999) Individual behavioural characteristics and dominance in aviary groups of great tits. Behaviour 136: 23-48.

41. Caraco T, Barkan C, Beacham JL, Brisbin L, Lima S, Mohan A, Newman JA, Webb W, Withiam ML (1989) Dominance and social foraging: a laboratory study. Animal Behaviour 38: 41-58.

42. Tolman CW (1964) Social facilitation of feeding behaviour in the domestic chick. Animal Behaviour 12: 245-251.

43. Barta Z, Giraldeau LA (1998) The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 217-223.

44. Kurvers RHJM, Prins HHT, Van Wieren SE, Van Oers K, Nolet BA, Ydenberg RC (2010) The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. Proceedings of the Royal Society B 277: 601-608.

45. Beauchamp G (2008) A spatial model of producing and scrounging. Animal Behaviour 76: 1935-1942.

46. Lendvai ÁZ, Liker A, Barta Z (2006) The effects of energy reserves and dominance on the use of social-foraging strategies in the house sparrow. Animal Behaviour 72: 747-752.

47. Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public information: From nosy neighbors to cultural evolution Science: 305: 487-491.

48. Bonnie KE, Earley RL (2007) Expanding the scope for social information use. Animal Behaviour 74:171-181.

49. Mouterde SC, Duganzich DM, Molles LE, Helps S, Helps R, Waas JR (2012) Triumph displays inform eavesdropping little blue penguins of new dominance asymmetries. Animal Behaviour 83: 605-611.

50. Doutrelant C, McGregor PK, Oliveira RF (2001) The effect of an audience on intrasexual communication in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. Behavioral Ecology 12: 283-286.

51. Matos RJ, Schlupp I (2005) Performing in front of an audience: signallers and the social environment. In: McGregor PK, ed. Animal Communication Networks. Cambridge: Cambridge University Press. pp 63–83.

52. McGregor PK, Peake TM (2000) Communication networks: social environment for receiving and signalling behaviours. Acta ethologica 2: 71-81.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Example of a sample used as an ambience.
The presented spectrogram corresponds to a familiar ambience. This familiar acoustic ambience was recorded in a room that housed familiar males for the subjects of this study and the unfamiliar acoustic ambience was recorded in a room with unknown males. Each sample contained usual sounds such as calls and trills mostly covered by the songs of several males.

Figure 2. Latency to feed (A) and the time spent feeding (B) during the dominance evaluation (step 1).

Males' latency to feed and males' time spent feeding during the food competition test. Data were not always normally distributed (Shapiro-Wilk test: $p < 0.05$ for the latency and $p = 0.55$ for the time spent feeding), t-tests and Mann-Whitney rank sum tests were performed to compare dominants and subordinates. *** p<0.001.

Figure 3. Latency to feed according to the social rank (i.e. dominant/subordinate) and the acoustic contexts (i.e. familiar/unfamiliar).

Generalized linear mixed models (GLMM) with (i) the latency to feed as dependant variable, (ii) the experimental conditions (i.e. dominance and acoustic contexts: familiar/unfamiliar) and the social status (i.e. dominant or subordinate) as fixed effect, (iii) the identity of subjects as a random effect to cope with the repeated measures. Student-Newman-Keuls as *post-hoc* tests. * p<0.05.

Figure 4. Time spent feeding according to the social rank (i.e. dominant/subordinate) and the acoustic contexts (i.e. familiar/unfamiliar).

Generalized linear mixed models (GLMM) with (i) the time spent feeding as dependant variable, (ii) the experimental conditions (i.e. dominance and acoustic contexts: familiar/unfamiliar) and the social status (i.e. dominant or subordinate) as fixed effect, (iii) the identity of subjects as a random effect to cope with the repeated measures. Student-Newman-Keuls as *post-hoc* tests. * p<0.

Unexpected occurrence of sexually attractive syllables in acoustically restricted and normally raised domestic canaries

Ophélie Bouillet1, Stefan Leitner2 & Eric Vallet1

1Laboratoire d'Ethologie et Cognition Comparées, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, Bâtiment BSL, 200 Avenue de la République, 92001 Nanterre Cedex, France

2Department of Behavioural Neurobiology, Max Planck Institute for Ornithology, Eberhard-Gwinner-Strasse, D-82319 Seewiesen, Germany

Summary

Many songbirds learn their songs as juveniles from an adult tutor that serves as a role model. If such a song model is not available, the young birds will develop an improvised song that often lacks the species-specific song structure. However, isolate and peer group birds can develop different strategies to modify their songs later in life according to the experienced social stimuli. Here we were able to show the emergence of complex syllable structures in male domesticated canaries that had been raised in the absence of an adult song model. We further show that female canaries that normally do not sing are able to produce complex syllables when exposed to playback of sexy syllables in early life. Normally, sexy syllables are known to elicit sexual display in female birds. Thus, our data show that these syllables can be produced spontaneously without being learnt within the social context they normally occur. In this way, these rapid, highly frequency modulated syllables that require precise coordination of various muscles could well serve as an honest indicator of body condition in both male and female birds.

Keywords: canary, song, females, sexy syllables, social environment, *Serinus canaria*

Introduction

In domesticated canaries, adult male songs convey special sexual information that is used by females for reproductive decisions (Vallet & Kreutzer, 1995; Vallet et al.,

1997, 1998; Pasteau et al., 2004, 2007, 2009a, 2009b). Early song learning in males may explain the emergence of 'sexy syllables' as acoustic 'sexual releasers' within male adult songs. In this species, as well as in other species, song tutors may play an important role, allowing the shaping and patterning of the phonological elements through the different stages of subsongs and plastic songs (Catchpole & Slater, 2008; Belzner et al., 2009). But there is also evidence for 'self-differentiation' or a predisposition for acquiring special patterns of conspecific song.

In fact, on one hand, in domestic canaries, the female sexual responsiveness demonstrate that certain sexual releasers are not strictly found in adult male natural songs but also in adult crystallized isolate songs, while no sexual releaser could be found in plastic isolate songs (Kreutzer et al 1996). On the other hand, all the spontaneous songs of female canaries we recorded in Nanterre and Seewiesen (Vallet et al 1996) elicited low levels of Copulation Solicitation displays (CSD) in female domestic canaries, while most of the songs of testosterone treated females elicited high levels of CSD. However, we found no real 'two-note' sexy syllables (Vallet et al., 1998; Vallet et al., 2006; Suthers et al., 2012) that were produced by males using both sides of the syrinx, both in male isolate crystallized songs and in female songs. Clearly, testosterone treatment induces the temporal pattern of male song in all females, but the highest sexual release qualities are induced in the song of some female canaries and not in others. Hartley et al. (1997) clearly demonstrated that testosterone treated female canaries might produce 'male-like' phrases, but most of them (6 among 8) used only the left side of the syrinx.

It means that, in isolated males, as well as in female canaries, 'sexy phrases' are very rarely produced, without any tutor or hormonal treatment. These special phrases, even if rarely produced, could however have a meaning about producer's special skills and song control system (Leitner & Catchpole, 2007, Suthers et al. 2012). The aim of the present paper was to illustrate the occurrence of sexy syllables in the songs of male and female canaries raised under restricted social environments.

Materials and Methods

Subjects and housing – Peer Group

Male and female common domesticated canaries have been raised at the University Paris X Nanterre, France. Canaries were provided with food ad libitum and were

housed in aviaries (320x140x300cm) under a 16h light : 8h dark photoperiod (16 :8 L/D, i.e. summer photoperiod). Experimental authorization was delivered by the French Ministry for Agriculture and Fisheries (E.V., authorization n° 92232).
The first sample was composed of 40 birds. They rose up with sexy stimulations (elicit high level of female canaries' sexual responsiveness) (Vallet & Kreutzer 1995) and both parents. They were placed in the animal holding room into aviaries (320x140x300cm) with their parents and the siblings.
The second sample was composed of 20 birds. They rose up without the father (only the mother) and without sexy stimulations (only with non sexy stimulations) as the first sample they were placed in the animal holding room into aviaries (320x140x300cm) with their parents and the siblings.

Experimental design
During the recordings, birds were placed inside individual cages (38x33x26cm) into soundproof boxes (68x51x51cm). The recording was made with a Marantz® PMD670 and a micro Sennheiser® EMU 4535. It started with a "familiar signal" playback that was based on recordings in the holding room. This signal was played back during 10 min, while the male canary was maintained into an individual cage (inside a sound proof box) in order to lower the bird' stress. Afterwards the bird was transferred into its living room so it could see other birds and the recording was made during 3 hours.

Subjects and housing - Isolate males

In order to control whether the occurrence of sexy syllables is not only stimulated by the sole presence of a peer bird, we also re-examined the amount of sexy syllables in isolate males from a previously published dataset (Leitner & Catchpole 2007). For the purpose of minimising the impact on the animals we decided not to raise a new set of isolate males but rather used the song recordings of this previous study as briefly explained below. Male and female canaries had been chosen from our colony in Seewiesen/Germany and kept in pairs in sound-proof chambers (65x43x56 cm^3 inside) with nest bowls and nesting material that allowed females to build a nest and lay eggs. At a maximum of two days after hatching, the male was removed and females cared for the young on their own. From the age of six weeks, six juvenile

males were kept singly in cages in the sound-proof chambers. There, they received 30 minute playback of a mixture of control natural sounds (water ripple, sea rush, wind) daily. Photoperiod was seasonally adjusted (14:10 L/D in spring to 9:15 L/D in winter and back to 14:10 L/D in the following spring), simulating a natural seasonal photoperiod. When birds were about one year old, their songs were recorded using Vivanco EM 216 Condenser microphones (Vivanco GmbH, Ahrensburg, Germany) with a Sony TC-D5M cassette recorder (Sony Corp., Tokyo, Japan).

For song analysis we used Canary 1.2.4 and Raven Pro 1.4 software (Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA). Sampling rate was at a frequency of 22 kHz with a 16 bit sample size. The frequency/time resolution was set at 342 Hz with a frame length of 256 FFT. A catalogue of the different syllables per individual bird was prepared in order to identify the syllable repertoire and the number of sexy syllables that had been classified according to Vallet et al. (1998). We focus our analysis on the characteristics of A-phrases containing 'sexy syllables' based on the following criteria according to Vallet et al. (1998) and Suthers et al. (2012): 1) a complex syllable structure (two-note structure), 2) repetition rate of at least 15 Hz, 3) broadband frequency modulation (spanning at least 1 kHz). To characterise sexy syllables we measured repetition rate (Hz), frequency span (kHz) and number of syllable repetitions.

Results

Peer group

Birds in the group with sexy stimulations produced more songs with sexy phrases than birds in the group without sexy stimulation. For each bird, songs and A phrases were counted during the recording period (3 hours). We obtained for each bird a score (proportion of A phrases on the totality of songs) and we have excluded birds with unexpected A phrases (female B96 and male V63). A mean for the group was performed with an interval and birds with unexpected A phrases (B96 and V63) are outside the interval. So we can consider these birds as outliers (see figure 1 A : B96 group mean: 29,84 [-21,45;81,13] and B : V63 group mean 1 [-2,38;4,31]).

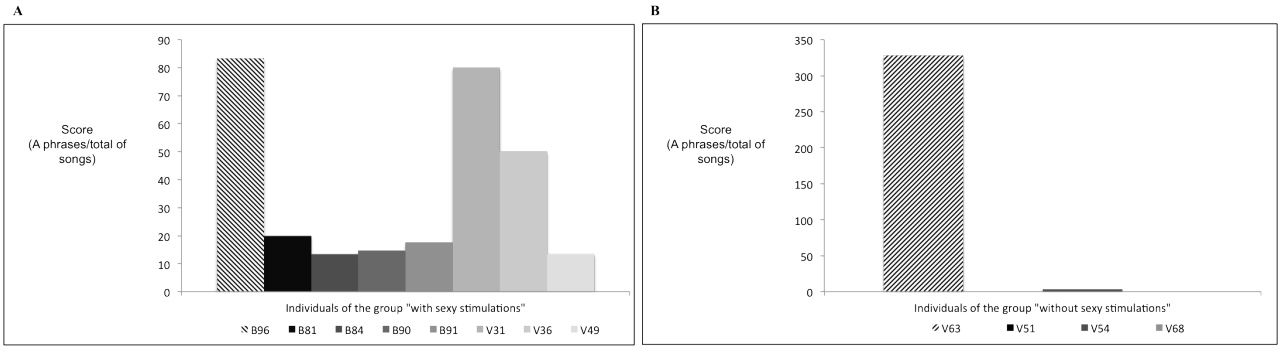


Fig. 1: A phrases from A) birds raised with stimulation of sexy syllables, B) birds raised without stimulation of sexy syllables.

Isolate males

The six isolate males had a repertoire size that ranged from 39 to 62 (mean 52.7 ± 8.1) syllables. All isolate males produced at least one A phrase (i.e. sexy syllable) with a mean occurrence of 2 ± 0.9, comprising 1.8 - 7.7% of their total syllable repertoire (mean 4.0 ± 2.2%), see figure 2. The different sexy syllables clearly differed in their structures and their repetition rate ranged from 16.5 to 56.1 Hz (mean 24.5 ± 7.7 Hz) with a mean frequency range of 2.9 ± 0.4 kHz. Within a phrase these syllables were repeated between 10 and 20 times with a mean of 13.5 ± 3.6 repetitions.

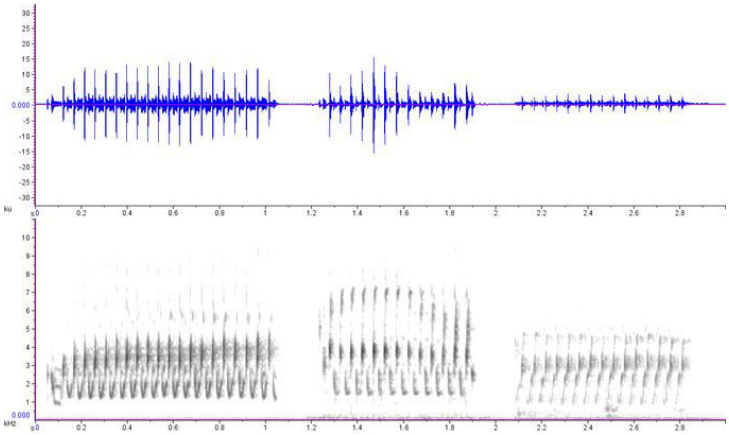


Fig. 2: Examples of A phrases in the songs of domesticated canaries used in this study.

Discussion

In this study we were able to illustrate an unexpected occurrence of sexy syllables in the songs of male and female domesticated canaries. First they can be produced by males that had been raised without an adult tutor and secondly by females that had been exposed to playback of sexy syllables. These syllables are complex vocal structures that emerged spontaneously in the songs of male canaries of different genetic origin. This is a remarkable finding as these syllables are apparently produced without the process of song learning. Generally, birdsong learning not only involves the acquisition of species-specific song elements, but also the development of complex song structures that are elaborated from improvisation of simple innate song elements. However, while some juvenile birds may produce a perfect carbon copy of their fathers' song (Catchpole & Slater 2008), under certain circumstances, i.e. when the song model appears inappropriate, birds may copy only a small proportion of their fathers' song repertoire (Belzner et al. 2009). Nevertheless, male songbirds raised in acoustic isolation can still produce quite normal songs and also can have a larger syllable repertoire size, which had been found in previous studies on sedge warblers and canaries (Leitner et al. 2002, Leitner & Catchpole 2007). When transferred to a new environment with singing conspecifics these birds were able to increase the number of sexy syllables. In addition, birds raised in a juvenile peer group did not sing sexy syllables, suddenly started to sing these syllables when exposed to normal singing conspecifics, albeit these syllables were still less frequent compared to normally singing canaries (Leitner & Catchpole 2007). Therefore it is likely that these syllables were not acquired through a learning process but were rather activated by social stimuli.

One female was singing sexy syllables after stimulation of playback containing these syllables in early life. This is remarkable, as female canaries normally do not sing or will sing a rather simple song only outside the breeding season (Pesch & Güttinger 1985). Female canaries that have been implanted with testosterone will start to sing a more elaborate song, albeit lacking complex syllables that fulfill the criteria as being "sexy" (e.g. Gahr & Garcia-Segura 1996). Moreover, our playback did not convey information about the social context that these syllables are usually occurring, i.e. males eliciting sexual display from females by singing these syllables (Vallet & Kreutzer 1995, Vallet et al. 1998).

In fact, social stimuli might stimulate this type of song production, but respiratory and special coordination between right and left hemisphere might be very important to allow this production (Suthers et al 2012). It would be very interesting to understand how some of the individuals might sing this type of phrase without having any information about the receiver. We know that female canaries may display hearing certain types of phrases sang by testosterone treated females (Vallet et al 1996). But these phrases are not clearly 'sexy'. We could deduct that most of the birds could try to give an information that is not the 'honest' one. We think that most of the producers are liars, because they are not able to tell the truth.
Females are certain able to detect rapidly the truth.

References

Belzner, S., Voigt, C., Catchpole, C. K., Leitner, S. (2009). Song learning in domesticated canaries in a restricted acoustic environment. Proc. R. Soc. B 276: 2881-2886.

Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. (2008). Bird song. Cambridge University Press, Cambridge.

Gahr, M. & Garcia-Segura, L.M. (1996). Testosterone-dependent increase of gap-junctions in HVC neurons of adult female canaries. Brain Res. 712: 69-73.

Hartley, R. S., Chinn, M. S. & Ullrich, N. F. E. (1997). Left syringeal dominance in testosterone-treated female canaries. Neurobiol. Learn. Mem. 67: 248-253.

Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. (¬1996). Female canaries display to songs of early isolated males. Experientia 52: 277-280.

Leitner, S., Nicholson, J., Leisler, B., DeVoogd, T.J. & Catchpole, C.K. (2002) Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler. Proc. R. Soc. B 269: 2519-2524.

Leitner, S. & Catchpole, C. K. (2007). Song and brain development in canaries raised under different conditions of acoustic and social isolation over two years. Develop. Neurobiol. 67: 1478-1487.

Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2004). Preferences and predispositions for intra-syllabic diversity in female canaries (*Serinus canaria*). Behaviour 141: 571-583.

Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2007). Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). Behaviour 144: 1103-1118.

Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M. (2009a). Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. Biol. J. Linn. Soc. Lond. 96: 808-814.

Pasteau, M., Nagle, L., Monbureau, M. & Kreutzer, M. (2009b). Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. Auk 126: 383-388.

Pesch, A. & Güttinger, H.R. (1985). Der Gesang des weiblichen Kanarienvogels. J. Ornithol. 126: 108-110.

Suthers, R. A., Vallet, E. & Keutzer, M. (2012). Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. J. Exp. Biol. 215: 2950-2959.

Vallet, E. & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. Anim. Behav. 49: 1603-1610.

Vallet, E., Kreutzer, M. & Gahr, M. (1996). Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. Ethology 102 : 617-628.

Vallet, E., Kreutzer, M., Beme, I. & Kiosseva, L. (1997). Sexy syllables in male canary songs: Honest signals of motor constraints on male vocal production? Adv. Ethol. 32: 132.

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

Vallet, E., Suthers, R. A., Kreutzer, M. & Tanvez, A. (2006). Bilateral motor skills in domestic canary song. Acta Zool. Sin. 52 (Suppl.): 475-477.

Figure legends:

Fig. 1: A phrases from A) birds raised with stimulation of sexy syllables, B) birds raised without stimulation of sexy syllables. B96: female canary, B81, 84, 90, 91, V 31, 36, 49, 51, 54, 63, 68: male canaries.

Fig. 2: Examples of A phrases in the songs of domesticated canaries used in this study.

Résumé

Cette étude a demontré l'influence du statut social sur différentes caractéristiques individuelles telles que le chant, la personnalité ou les capacités cognitives chez le canari domestique commun, *Serinus canaria*. Celui-ci associé à la familiarité jouent un rôle non négligeable dans les stratégies de fourragement. Il est considéré comme étant un trait de personnalité. L'existence de syndromes comportementaux et l'influence de la photopériode sur les différents traits répétables de personnalité ont également été mis en évidence. L'ontogénèse des individus, à savoir les conditions acousiques de développement a une influence sur les profils comportementaux. Ces derniers semblent liés à la production vocale telle que le chant, ainsi qu'avec les capacités cognitives à savoir l'apprentissage d'une tâche de recherche alimentaire. Le statut social semble également avoir un impact sur la cognition chez les canaris domestiques communs. Néanmoins aucun résultat n'a pu mettre en évidence la relation entre les différentes caractéristiques individuelles et le rythme cardiaque.

Mots clés : Chant ; personnalité ; cognition ; rythme cardiaque ; *Serinus canaria* ; canari

Summary

This study demonstrated the social status influence on different individual caracteristics as song, personality or cognition in common domesticated canaries, *Serinus canaria.* Social rank associated with familiarity have an important influence on forraging strategies. This one is considered as personnality trait. Behavioral syndromes and photoperiods influence on repeatable personnality trait were suggested. Individual ontogeny as development acoustic condition has an impact on behavioral syndromes. These ones seem to be linked to the vocal production as song, and to the cognition as food research task learning. The social status influence the cognition in canaries. Nevertheless, no relation between different individual caracteristics and the heart rate has to be démonstrated.

keywords : Song ; personality; cognition ; heart rate ; *Serinus canaria* ; canary