Université Paris Nanterre
200 av. de la République
92001 Nanterre Cedex
www.parisnanterre.fr

Lecd

École doctorale n°139 « Connaissance, langage, modélisation »
Laboratoire Éthologie Cognition Développement (EA 3456)
Membre de l'université Paris Lumières

Thèse présentée et soutenue publiquement par

Pauline SALVIN

le 11/12/2018

en vue d'obtenir le grade de docteur de l'Université Paris Nanterre

Discipline : Neurosciences

Spécialité : Éthologie

Les signaux des femelles dans la communication intersexuelle : études chez le canari domestique, *Serinus canaria*

sous la direction de **Gérard Leboucher et Mathieu Amy.**

Composition du jury :

Mathieu Amy	Directeur de thèse	MCF, Université Paris Nanterre
Patrizia d'Ettorre	Examinateur	Pr, Université Paris 13
Leonida Fusani	Rapporteur	Pr, Université de Vienne
Gérard Leboucher	Directeur de thèse	Pr, Université Paris Nanterre
Sophie Lumineau	Rapporteur	MCF-HDR, Université Rennes 1
Laurent Nagle	Examinateur	Pr, Université Paris Nanterre
Clémentine Vignal	Examinateur	Pr, Sorbonne Université

Les signaux des femelles dans la communication intersexuelle :

études chez le canari domestique, *Serinus canaria*

Par Pauline SALVIN

Sous la direction de Gérard LEBOUCHER et Mathieu AMY

Avant-propos

Ce doctorat a été financé par un contrat doctoral de l'Université Paris Nanterre et a été réalisé à l'École doctorale n°139.

Les observations comportementales ont toutes été réalisées au Laboratoire Éthologie Cognition Développement de l'Université Paris Nanterre (EA 3456).

Remerciements

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué directement ou indirectement à cette thèse :

Tout d'abord, je remercie beaucoup les membres du jury. Merci à Sophie LUMINEAU et Leonida FUSANI d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Merci à Patrizia D'ETTORRE, Clémentine VIGNAL et Laurent NAGLE d'avoir accepté d'être les examinateurs. J'espère que la lecture de ce manuscrit vous sera agréable.

Je ne remercierai jamais assez Gérard LEBOUCHER et Mathieu AMY, mes directeurs de thèse, de m'avoir suivi avec patience et bienveillance tout au long de ces années. Merci Mathieu de m'avoir accordé ta confiance dès le Master et de m'avoir permis d'aller jusqu'au bout de cette thèse. Merci pour tes conseils, ton suivi, ton aide précieuse et indispensable qui ont permis de mener ce gros projet à terme dans les meilleures conditions.

Je remercie l'ensemble des membres du laboratoire pour ces années enrichissantes passées à vos côtés.

J'aimerais remercier particulièrement Laurent NAGLE pour ses nombreux conseils, son oreille attentive, sa bienveillance et sa gentillesse. Merci d'avoir été présent dans les moments les plus critiques.

J'aimerais aussi remercier particulièrement Nathalie BEGUIN. Merci pour ces nombreux moments de discussion, ta gentillesse et ta bienveillance. Merci de m'avoir aidé tout au long de ces années dans diverses circonstances (cours, administration, personnel etc…). C'est en grande partie grâce à toi que tout s'est déroulé dans de bonnes conditions.

Merci également à Frédérique HALLE de m'avoir accordé sa confiance concernant les cours de neuroanatomie et les examens. Ma première fois, seule, devant un amphi complet d'étudiants stressés, attendant que je leur donne les consignes de l'examen de neuroanatomie, était grâce à toi.

Merci à Aurore PICHON (même si tu nous a abandonné en cours de route), Emmanuelle MARTIN et Ophélie BOUILLET pour votre soutien, votre aide et votre réconfort. Nos nombreux moments de discussions et de rigolades auront permis à ces années de doctorat d'être plus douces et plus agréables. Merci d'avoir supporté cette

doctorante débordante d'émotions. J'en profite aussi ici pour remercier Vodka pour sa présence, sa p'tite bouille choupi et sa bonne humeur.

Merci aux doctorants et docteurs avec qui j'ai partagé cette aventure : Mathilde LE COVEC, Alice ARAGUAS, Uyen TRAN, Annabel CALLIN, Mylène AUGIER, Sarah JEANNIN, Lucille LE MAGUER, Agatha LIEVIN-BAZIN, Rubia INFANTI, Guillaume HUET DES AUNAY, Davy UNG.

Merci à mes stagiaires pour leur aide : Emilie ROUBIRE, Axel DENTATO et Maëva MANET.

Merci à Chloé LEPAS pour son soutien et sa bonne humeur pendant mes premiers moments dans le monde de la recherche et de l'expérimentation.

Merci à Loane YANGBA d'avoir rendu mon âme meilleure et de m'avoir permis de garder la foi en mes capacités et en l'avenir.

Je remercie beaucoup Karine CONSTANT et Gilles DE TRUCHIS pour leur soutien, leur aide, pour tous nos moments passés ensemble et pour nos nombreuses conversations enrichissantes en économie, même si elles sont parfois incompréhensibles.

Merci aux personnes qui ont contribué indirectement à cette thèse : mes amis grimpeurs (Gauthier, Henrique, Julie, Tom, Carole, Gilles, Mayou, Emilie, Valantine, Fred, Marion, Nicolas, Stellio, et ceux que j'ai oublié) et mes amis Gaulois qui ont permis de me changer les idées régulièrement.

Je remercie énormément mes parents et mes grands-parents maternels de m'avoir appris à observer et à aimer la nature et les animaux. C'est grâce à vous si j'en suis là aujourd'hui. Merci à mes parents de m'avoir aidé et permis de faire ces nombreuses années d'études. Mounette, nos nombreuses heures de marche et de nage auront été d'un réconfort infini. Merci d'avoir relu toutes les parties en français de ce manuscrit en un temps record. Papounet, merci pour tes super pouvoirs en informatique, tu as sauvé mon premier chapitre.

Un énorme merci à ma moitié, David CHAINON, mon Caillou, d'avoir supporté mon sale caractère et mes émotions débordantes, en particulier à la fin de cette thèse. Merci pour ton soutien infini, ta patience inépuisable et ton réconfort. Je n'aurais pas pu mener cette thèse au bout sans toi. Merci pour tes beaux dessins illustrant ce manuscrit ; on ne voit qu'une infime partie de ton talent ici.

Je me dois de terminer ces remerciements par un petit mot pour mes sujets d'expérimentation sans qui tout ce travail de thèse n'aurait jamais vu le jour. Merci à mes petits canaris d'avoir bien voulu répondre aux nombreuses sollicitations de ma part. Je me dois aussi de m'excuser auprès de mes femelles canaris pour leur avoir fait croire à la présence de mâles parfaits et de potentiels partenaires très attractifs. Mes excuses aussi aux mâles pour leur avoir menti sur les intentions et les invitations de femelles qui n'existaient que virtuellement. J'espère que vous ne m'en voulez pas trop. Ce fut un plaisir de travailler avec vous.



Notes aux lecteurs

Les chapitres composant ce manuscrit ont été rédigés sous la forme d'articles. Ces articles ont été écrits pour être publiés indépendamment les uns des autres. Par conséquent, le lecteur pourra trouver quelques redondances d'un chapitre à l'autre. Un article a été accepté pour la publication et deux autres sont en préparation. D'autre part, pour un confort de lecture, j'ai choisi d'intégrer les figures dans le texte. Les références bibliographiques de l'introduction générale et de la discussion générale ont été mises en commun et placées à la fin de ce manuscrit, juste avant les annexes.

L'article "Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response" du chapitre 4 a été accepté le 11 octobre 2018 pour publication dans la revue *Behavioural Processes* (voir « proofs » en annexe 3).

L'article "Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird" du chapitre 2 est prêt à être soumis et l'article "Male-female interactions vary with visual, acoustic and physical contact in the domestic canary (*Serinus canaria*)" du chapitre 1 est en préparation.

Au cours de ma thèse, j'ai été co-auteure de deux articles :

- un article publié dans *Royal Society Open Science* : Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140196–140196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196.

- une revue publiée dans *Advances In The Study Of Behavior* : Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271 (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002). Téléchargeable sur : https://www.researchgate.net/publication/323004323_The_Functions_of_Female_Calls_in_Birds

Table des matières

Avant-propos **4**

Remerciements **5**

Notes aux lecteurs **8**

Introduction générale **12**

I.1 La sélection sexuelle chez les mâles et les femelles **13**

I.1.1 La sélection sexuelle chez les mâles 13

I.1.2 La sélection sexuelle chez les femelles 15

I.2 Prédispositions et influences sociales sur les préférences des femelles **17**

I.2.1 L'exposition précoce des femelles aux parents et aux congénères 18

I.2.2 L'exposition au chant à l'âge adulte influence les préférences des femelles 20

I.2.3 Les préférences des femelles et l'indiscrétion 20

I.2.4 La copie de choix de partenaire 22

I.3 Les cris des femelles et leurs fonctions **25**

I.3.1 Avant-propos 25

I.3.2 Les fonctions des cris des femelles 28

I.3.2.1 Les cris des femelles dirigés vers le mâle 28

L'hypothèse de l'aide à l'échantillonnage des mâles 28

L'hypothèse de la sollicitation à l'accouplement 29

L'hypothèse de l'avertissement de la fertilité 30

L'hypothèse de la diminution du harcèlement du mâle 31

L'hypothèse du recrutement de la vigilance du mâle 32

L'hypothèse de la synchronisation de la reproduction 33

L'hypothèse de la reconnaissance du sexe 33

L'hypothèse du lien entre partenaires 34

L'hypothèse de la surveillance du partenaire 34

I.3.2.2 Les cris des femelles dirigés vers les (autres) femelles 35

L'hypothèse de l'auto-stimulation 35

L'hypothèse de la coordination de nidification 36

L'hypothèse de la compétition entre femelles 36

I.4 Les mesures des préférences des femelles **38**

I.4.1 Mesure des postures de sollicitation à l'accouplement 39

I.4.2 Mesure des réponses vocales aux diffusions de chants 41

I.4.3 Test de double choix en réponse à des mâles vivants ou des diffusions de vocalisations 43
I.4.4 Test de conditionnement opérant 46
I.4.5 Réponse cardiaque pendant la diffusion de chant 48
I.4.6 L'effet maternel 49
I.5 Présentation de l'étude 50
I.5.1 Objectif de l'étude 50
I.5.2 Choix et intérêt du modèle d'étude 52
I.5.3 Présentation de l'espèce 53
I.5.3.1 Le canari sauvage 54
I.5.3.2 Le canari domestique 55
La reproduction 55
Les préférences des femelles 56
Le chant du mâle 59
I.5.4 Organisation de l'étude 63
Chapitre I 65
Les interactions entre les mâles et les femelles varient en fonction du contact visuel, acoustique et physique chez le canari domestique (*Serinus canaria*). 65
Chapitre II 86
Les effets des signaux multimodaux des femelles sur les mâles chez un oiseau chanteur en utilisant des leurres naturalisés ou des vidéos. 86
Chapitre III 109
Copie acoustique de choix de partenaire chez le canari domestique ? 109
Chapitre IV 127
Mesurer les préférences des femelles pour les chants de mâles chez le canari domestique : le conditionnement opérant et la réponse vocale sont congruents. 127
Chapitre V 148
Les mâles de canari domestique ne montrent pas de préférences pour les vocalisations de femelles. 148
Discussion générale 165

Références bibliographiques.....180

Annexes.....211

Annexe 1 : Liste des travaux réalisés durant ce doctorat 212

Annexe 2 relative au chapitre 1.....216

Annexe 3 relative au chapitre 4.....224

Introduction générale

Introduction générale

La communication animale est souvent complexe et de nombreux signaux peuvent être utilisés durant les interactions entre les individus (Partan & Marler 2005 ; Higham & Hebets 2013). Les mâles et les femelles peuvent exhiber des caractères morphologiques et produire des comportements qui peuvent jouer un rôle important dans divers contextes, notamment dans la reproduction et pourraient avoir évolué grâce à différents mécanismes de la sélection sexuelle (Darwin 1871 ; Andersson 1994). Cependant, le rôle de la femelle dans les interactions intersexuelles a souvent été sous-estimé et il est nécessaire de développer les recherches sur l'effet des comportements des femelles sur les mâles (Cunningham & Birkhead 1998; Hrdy 1999 ; Amundsen 2000 ; Lebas 2006 ; Caro 2012).

Je commencerai par décrire la sélection sexuelle et en particulier la sélection sexuelle chez les femelles. Ensuite, j'exposerai des travaux mettant en évidence les préférences des femelles, leurs prédispositions et les facteurs pouvant influencer et modifier celles-ci. Toute une partie sera ensuite consacrée aux signaux des femelles et aux hypothèses qui ont été formulées concernant leurs fonctions. Une dernière partie sera dédiée aux différentes mesures des préférences des femelles que l'on peut retrouver dans la littérature scientifique. Enfin, la problématique de ma thèse sera développée.

I.1 La sélection sexuelle chez les mâles et les femelles

I.1.1 La sélection sexuelle chez les mâles

Darwin (1871) a élaboré la notion de sélection sexuelle dans le but d'expliquer quelles sont les pressions de sélection qui induisent un dimorphisme sexuel, c'est-à-dire des différences de taille, de couleur, de forme, de comportement entre les mâles et les femelles et de trouver une réponse à cette question : pourquoi, chez certains mâles, des traits extravagants peuvent évoluer, comme des couleurs vives et éclatantes, un plumage démesuré et prodigieux, des parades surprenantes, et peuvent améliorer

considérablement leur survie et leur succès reproducteur, alors même que ces traits extravagants semblent, à première vue, diminuer leur chance de survie d'après la théorie de la sélection naturelle. La théorie de la sélection naturelle explique la lutte des individus pour leur survie alors que la théorie de la sélection sexuelle serait plutôt une explication pour la lutte des mâles pour l'accès aux femelles (Andersson 1994). En effet, d'après la théorie de la sélection naturelle, ces traits extravagants pourraient être coûteux à produire et à porter, rendant l'individu plus visible par les prédateurs par exemple, et réduisant ainsi ses chances de survie (Johnstone 1995 ; Godin 2003). Ces traits extravagants coûteux pour l'individu, mais lui apportant certains bénéfices comme une visibilité plus importante pour la femelle, seraient considérés comme des traits honnêtes de bonne qualité du mâle et ainsi maintenus par la sélection sexuelle (c'est-à-dire « The handicap principle », Zahavi 1975 ; 1977). Les traits extravagants développés par les mâles sont aussi appelés ornements ou encore caractères sexuels secondaires. Ces caractères sexuels secondaires diffèrent des appareils reproducteurs mâles ou femelles (caractères sexuels primaires ; Hunter 1780) mais jouent malgré tout un rôle important pour la reproduction.

D'après Darwin (1871), les caractères sexuels secondaires des mâles ont évolué en raison des choix de partenaires des femelles, de leur préférence pour certains traits et de la compétition entre les mâles. Depuis Darwin, le principal but de la théorie de la sélection sexuelle a été d'expliquer l'existence et l'évolution des caractères sexuels secondaires, les mécanismes détaillés par lesquels ils sont favorisés et leur apparition et leur variation entre les individus (Andersson 1994). Les idées de Darwin ont reçu des avis divergents. Néanmoins, des travaux empiriques ont montré que les ornements des mâles étaient favorisés par le choix des femelles chez certains poissons et oiseaux (Majerus 1986). De plus, des études ont pu expliquer pourquoi les femelles pouvaient préférer des traits extravagants chez les mâles et mettre en lien ces préférences avec des bénéfices directs et indirects pour la femelle et sa descendance grâce à des modèles génétiques vérifiant la cohérence de la coévolution entre les ornements des mâles et les préférences des femelles (Lande 1981 ; Kirkpatrick 1982). En effet, plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer les choix de partenaires des femelles. Les préférences d'une femelle peuvent apporter à celle-ci des bénéfices phénotypiques directs si les ornements du mâle démontrent une capacité de celui-ci à apporter des avantages au niveau des ressources. Ces ressources peuvent être, par exemple, des

ressources nutritives, des soins parentaux et plus particulièrement paternels, une protection ou encore un territoire de bonne qualité (Clutton-Brock 2007). Ce sont des bénéfices directs pour le succès reproducteur (Møller & Jennions 2001). Certains traits des mâles peuvent avoir évolué pour exploiter des biais sensoriels de femelles. Ces biais sensoriels auraient d'abord été sélectionnés par la sélection naturelle dans différents contextes de survie comme le fourragement ou l'évitement de prédateur. Puis, les mâles auraient utilisé ces biais sensoriels, favorisés ensuite par les préférences et les choix de partenaires des femelles (Ryan 1998 ; Endler & Basolo 1998).

Les préférences d'une femelle peuvent aussi lui apporter des bénéfices indirects. Ces bénéfices indirects seront des bénéfices apportés à la descendance. Dans ce cas de figure, les préférences de la femelle doivent être corrélées avec une bonne qualité génétique du mâle choisi. Ainsi, une femelle choisissant un mâle avec un trait particulier verra sa descendance hériter des gènes de préférences pour ce trait particulier chez les descendants femelles et le trait particulier en tant que tel chez les descendants mâles. Ce mécanisme est relié à l'auto-renforcement de la coévolution entre la préférence et le trait préféré (c'est-à-dire « the Fisher runaway process » et « the fisherian sexy son » ; Fisher 1915 ; 1930 ; 1958). Les préférences de la femelle pour un trait particulier du mâle, relié à de bons gènes, vont lui apporter potentiellement des bénéfices indirects puisque sa descendance aura hérité du trait particulier préféré et donc des bons gènes sensés être reliés à ce trait (Pomiankowski & Iwasa 1998 ; Kirkpatrick & Hall 2004 ; Mead & Arnold 2004).

I.1.2 La sélection sexuelle chez les femelles

Cependant, pendant de nombreuses années, les études sur la théorie de la sélection sexuelle se sont surtout focalisées sur l'étude des caractères sexuels secondaires des mâles, biaisant ainsi très largement les études sur la reproduction animale en faveur des mâles (Caro 2012). Or ce biais mène indubitablement à des extrapolations ou des généralisations qui peuvent s'avérer non pertinentes voire trompeuses (Caro 2012). Pourtant, on observe des caractères sexuels secondaires chez les femelles dans de nombreuses espèces (poissons, oiseaux, primates, ongulés) (Amundsen 2000), qui peuvent être moins développés voire même absents chez les mâles (Clutton-Brock 2007). De plus, leur présence n'est pas due à un artefact d'une

corrélation génétique avec la sélection de caractères sexuels secondaires chez les mâles (Amundsen 2000 ; Lebas 2006). En effet, les deux principales formes de sélection sexuelle décrites par Darwin (1871) sont présentes chez les femelles aussi bien que chez les mâles : la compétition entre membres du même sexe et les préférences du sexe opposé. On peut observer une compétition entre femelles pour accéder à des territoires de reproduction, à des ressources ou à un partenaire et les mâles peuvent préférer certaines caractéristiques des femelles comme la familiarité, l'âge, la fécondité ou la fertilité (Clutton-Brock 2009). Par exemple, la sélection sexuelle peut favoriser les signaux des femelles qui indiquent leur fécondité et attirent l'attention des mâles (Clutton-Brock 2009).

La compétition intrasexuelle pour l'accès aux ressources comme le territoire, le site de fourragement, le site de reproduction, semblent être, d'après certains auteurs (Whittingham et al. 1996 ; Amundsen 2000 ; Heinsohn et al. 2005 ; Lebas 2006), le moteur principal de l'évolution des caractères sexuels chez les femelles puisque les bénéfices apportés par les ressources auraient un large impact sur le succès reproducteur de la femelle.

La compétition entre femelles peut apparaître chez les espèces où le mâle s'investit davantage dans l'élevage des petits par rapport à la femelle et où le sex-ratio opérationnel est biaisé en faveur des mâles (Clutton-Brock 2007). Cependant, on observe aussi une compétition entre les femelles chez les espèces où le mâle est le principal compétiteur (Clutton-Brock 2007). Dans le cas où la sélection sexuelle s'opère aussi chez les femelles, le dimorphisme sexuel pourrait être réduit, menant ainsi à un monomorphisme sexuel (Lebas 2006 ; Clutton-Brock 2007). La compétition entre femelles peut aussi apparaître lorsque les ressources nécessaires à la survie de la femelle et de ses petits sont fortement concentrées et lorsqu'une seule femelle monopolise la reproduction et dont la progéniture est élevée par les autres membres du groupe, dans un contexte d'élevage coopératif (Hauber & Lacey 2005 ; Clutton-Brock et al. 2006). Cette compétition peut aussi apparaître lorsque le succès reproducteur de chaque femelle est relié à son rang social dans le groupe (Holekamp et al. 1996). Dans certains cas de compétition entre les femelles, des caractéristiques inhabituelles physiologiques, anatomiques et comportementales peuvent se développer en période de reproduction, comme un taux de testostérone élevé (Dloniak et al. 2006 ; Drea 2007), une plus forte agressivité entre elles qu'entre les mâles (Clutton-Brock et al. 2006), un

poids corporel important (Clutton-Brock et al. 2006), une masculinisation des parties génitales (Dloniak et al. 2006 ; Place & Glickman 2004) et des parties du corps plus développées que chez le mâle (Lebas et al 2003).

Les caractères sexuels secondaires des femelles seraient utilisés par les femelles pour attirer l'attention des mâles et seraient des signaux honnêtes montrant aux mâles une variation dans leurs performances reproductives, comme la fécondité, la taille des œufs, le nombre et la maturité des œufs (Lebas 2006). On peut citer par exemple la grande taille des nageoires chez le poisson cichlidé (*Neolamprolagus pulcher*) qui est préférée par les mâles, la largeur et la brillance du gonflement de la tumescence des tissus périnéaux chez certains primates indiquant leur statut d'œstrus reproductif (Kappeler & Schaik 2004 ; Domb & Pagel 2001), les couleurs vives rouges et bleues chez le perroquet, *Eclectus roratus* (Heinsohn et al. 2005). Mais les ornements chez les femelles, de la même manière que ceux des mâles, sont coûteux à produire et pourraient ainsi, chez les femelles investissant le plus dans les ornements, diminuer leur investissement pour leurs petits (Amundsen 2000 ; Lebas 2006).

Ainsi, la sélection sexuelle au sens large du terme semble être plus complexe qu'elle n'a été décrite initialement et l'action de la sélection sexuelle chez les femelles n'est pas clairement définie dans la plupart des cas (Clutton-Brock 2007).

I.2 Prédispositions et influences sociales sur les préférences des femelles

Parmi les recherches sur la sélection sexuelle, les préférences des femelles ont fait l'objet de nombreuses études car le moindre changement de préférence peut mener à un changement de choix de partenaire et avoir un effet sur la sélection sexuelle (Jennions & Petrie 1997 ; Freed-Brown & White 2009). Ainsi, un grand nombre d'études ont été réalisées chez l'oiseau et se sont intéressées à la mise en place des préférences des femelles, à leurs prédispositions et aux facteurs pouvant influencer et modifier celles-ci. La partie qui suit a pour but de résumer ce que l'on sait sur la mise en place des préférences des femelles et les facteurs sociaux qui peuvent les influencer. Les travaux sur la sélection sexuelle ont suggéré pendant longtemps que les préférences des femelles étaient héritées par transmission génétique (Owens et al. 1999). Cependant,

très tôt durant le développement mais aussi à l'âge adulte, des facteurs sociaux, tels que l'exposition précoce aux parents ou aux congénères, l'indiscrétion et la copie de choix de partenaire, peuvent influencer les préférences des femelles et les modifier. En gardant une certaine flexibilité dans leurs préférences, les femelles pourraient gagner des bénéfices directs et indirects. Par exemple, elles pourraient minimiser les coûts en temps et en énergie liés à l'échantillonnage des mâles en copiant les préférences et le choix d'une autre femelle plus expérimentée (Gibson & Hoglund 1992; Pruett-Jones 1992) et pourraient, de la même manière, apprendre quels mâles possèdent des caractéristiques de bonne qualité (Freeberg 2000). D'autre part, en préférant et en choisissant le même mâle ou le même type de mâle qu'une autre femelle, elle s'assurerait que son choix final n'est pas moins bon que celui de la femelle observée (Gibson & Hoglund 1992; Pruett-Jones 1992).

I.2.1 L'exposition précoce des femelles aux parents et aux congénères

Les premières expériences au nid peuvent être les premiers types de facteurs sociaux pouvant influencer et modifier les préférences des femelles très tôt dans la vie de celles-ci. Le phénomène d'empreinte ou « d'imprégnation » sexuelle peut jouer, dès la naissance et pendant le développement, un rôle important dans le développement des préférences des femelles pour des caractéristiques spécifiques (Freeberg 2000). L'imprégnation est un phénomène bien connu et généralisé d'apprentissage souvent irréversible et limité à une phase bien spécifique du développement que l'on appelle la période sensible (Immelmann 1972 ; Hess 1973). Pendant cette phase sensible, l'individu élevé par des parents ayant un phénotype A va apprendre et « s'imprégner » des caractéristiques générales du phénotype A et pas seulement de l'individu en tant que tel (Freeberg 2000). D'après Freeberg (2000), cela créerait par la suite des réponses stables face à des stimuli biologiques appropriés et constituerait une stratégie adaptative.

L'empreinte sexuelle est le mécanisme par lequel les individus vont acquérir leurs préférences sexuelles en apprenant les caractéristiques des parents (Ten Cate & Vos 1999). De ce fait, l'individu va préférer diriger ses comportements sexuels vers l'individu d'un groupe, d'une espèce ou d'une population qui portent les mêmes

caractéristiques que les parents qui l'ont élevé (Ten Cate & Vos 1999). Une « balance optimale » va toutefois se créer entre les préférences pour un individu trop éloigné, pour éviter de s'apparier avec un individu d'une autre espèce par exemple, et les préférences pour un individu trop proche, pour éviter la consanguinité (Bateson 1983). Les préférences pour des caractéristiques spécifiques sont en général maintenues et sont ensuite retrouvées plusieurs années après l'imprégnation (Freeberg 2000).

L'empreinte sexuelle pour des caractéristiques morphologiques a ainsi été démontrée chez plusieurs espèces d'oiseaux, comme par exemple le diamant mandarin, *Taeniopygia guttata*, (par exemple Immelman 1985 ; Weisman et al. 1994), la tourterelle turque, *Streptopelia decaocto* (Ten Cate et al. 1992), la caille du japon, *Coturnix coturnix japonica* (Gallagher 1976), ou encore le canard colvert, *Anas platyrhynchos*, (par exemple Klint 1975) dans des expériences d'adoption croisée (revue dans Ten Cate & Vos 1999). Dans ce type d'expériences, les œufs ou les très jeunes oisillons sont placés dans des nids de parents qui proviennent d'espèces proches et/ou ayant des caractéristiques particulières. Après avoir été élevés par les parents adoptifs et après leur maturité sexuelle, les préférences pour les caractéristiques morphologiques des petits adoptés sont testées. Il a été montré que les individus adoptés préféraient les caractéristiques morphologiques de leurs parents adoptifs au delà des caractéristiques de l'espèce de l'individu adopté et alors même que les individus adoptés n'avaient pas les mêmes caractéristiques.

De plus, très tôt dans la vie de l'individu, les préférences des femelles pour des caractéristiques acoustiques peuvent aussi être influencées par des facteurs sociaux. L'exposition des femelles à différents types de chants de mâles pendant leurs premiers jours de vie et pendant leur développement peut influencer leurs préférences pour les chants. Par exemple, Clayton (1990) a montré que les préférences des femelles pour un chant de mâle étaient influencées par l'exposition acoustique à un modèle de chant durant le développement précoce. Ainsi, lorsqu'elles étaient testées à l'âge adulte, les femelles montraient une préférence pour le modèle de chant entendu précocement. Des résultats similaires ont ensuite été obtenus chez les femelles de bruant à couronne blanche, *Zonotrichia leucophrys*, (Casey & Baker 1992), chez les femelles de diamant mandarin (par exemple Riebel 2000) et chez les femelles de canari domestique (Nagle & Kreutzer 1997b ; Depraz et al 2000).

I.2.2 L'exposition au chant à l'âge adulte influence les préférences des femelles

Cependant, l'acquisition des préférences des femelles pour certaines caractéristiques ne se fait pas qu'à la naissance et au cours des premiers jours de leur vie. En effet, les préférences des femelles peuvent aussi être modifiées à l'âge adulte. Tout d'abord, l'environnement acoustique dans lequel vit la femelle peut influencer ses préférences. Miller (1979) a mis en évidence que les femelles de diamant mandarin pouvaient, à l'âge adulte, apprendre le chant de leur partenaire et après une période de séparation, montrer une préférence pour celui-ci comparé à un chant familier provenant de mâles voisins. Nagle et Kreutzer (1997a) ont montré que les femelles de canari domestique pouvaient modifier leurs préférences pour un chant de mâle à l'âge adulte après leur premier cycle de reproduction et après avoir entendu différents types de chants de mâles provenant de la même volière qu'elles. Cette plasticité dans les préférences pourrait aider les jeunes femelles à adapter leur modèle de chant entendu et appris précocément à de nouvelles conditions environnementales (Depraz et al. 2004).

I.2.3 Les préférences des femelles et l'indiscrétion

Un autre facteur pouvant influencer les préférences des femelles à l'âge adulte est l'utilisation de l'indiscrétion, traduit de l'anglais « eavesdropping ». Ce terme désigne le comportement par lequel l'individu va faire attention aux interactions vocales (écoute clandestine) et/ou visuelles (observation clandestine) entre congénères et en extraire de l'information (McGregor & Dabelsteen 1996).

Grâce à cette indiscrétion, les femelles peuvent obtenir de l'information en observant des interactions entre deux mâles. C'est le cas, par exemple, des femelles du poisson combattant, *Betta splendens*, qui peuvent utiliser des interactions visuelles agonistiques entre deux mâles, qu'elles viennent d'observer clandestinement, pour diriger leurs préférences sexuelles. Celles-ci passent en effet plus de temps à côté du mâle ayant gagné l'interaction agonistique (Doutrelant & McGregor 2000). Chez la caille du japon, plusieurs expériences ont aussi montré que les femelles pouvaient utiliser des interactions visuelles entre mâles pour diriger leurs préférences sexuelles. Ainsi, Ophir et Galef (2003b) ont montré, qu'après avoir observé de manière clandestine une interaction physique entre deux mâles, les femelles de caille japonaise préféraient les

mâles perdants aux gagnants. Pour expliquer ce résultat assez surprenant, puisque les femelles préférent en général les mâles dominants (Qvarnstro¨m & Forsgren 1998), les auteurs expliquent que les mâles les plus agressifs pendant les interactions entre mâles seraient aussi ceux qui sont les plus vigoureux pendant les parades et pourraient ainsi blesser les femelles (Ophir & Galef 2003b). Ainsi, les femelles semblent se tenir à distance des mâles agressifs et les préférences des femelles pour les mâles perdants seraient plutôt l'illustration de l'évitement des mâles potentiellement dangereux pour elles (Ophir et al. 2005). Cette idée a été renforcée par Ophir et Galef (2004) puisqu'ils montrent que les jeunes femelles inexpérimentées sexuellement préfèrent les mâles gagnants alors que les femelles expérimentées ayant déjà vécu des parades de mâles préfèrent les mâles perdants. Il semble que le même genre de procédé s'opère chez la femelle du canari domestique puisque Amy et ses collaborateurs (2008) ont montré qu'après avoir observé une interaction agonistique entre deux mâles en compétition pour de la nourriture, les femelles préféraient aussi le mâle perdant, même si celles-ci préféraient les vainqueurs des interactions acoustiques.

Les femelles peuvent aussi écouter clandestinement des interactions acoustiques entre deux mâles pour diriger leurs préférences. C'est le cas par exemple des femelles de mésange charbonnière, *Parus major*, qui peuvent utiliser les interactions vocales entre deux mâles pour diriger leur comportement sexuel extra-pair (Otter et al. 1999). En effet, les expérimentateurs ont montré que les femelles changeaient leur taux de visites dans le territoire du mâle voisin en fonction de la performance vocale de leur partenaire : si le chant du partenaire de la femelle était recouvert par celui du mâle voisin, celle-ci s'introduisait plus souvent dans le territoire de ce mâle voisin comparée à une femelle dont le partenaire avait recouvert le chant du voisin (Otter et al. 1999). Chez la mésange à tête noire, *Poecile atricapillus*, les femelles préfèrent les mâles extra-pairs de haut rang qui ont été en interaction avec un playback de mâle agressif comparés aux mâles extra-pairs de haut rang en interaction avec un playback de mâle soumis (Mennill et al. 2003). Chez le canari domestique, Leboucher et Pallot (2004) ont montré que lorsque la phrase A, étant très attractive (Vallet & Kreutzer 1995), est supprimée du chant, les femelles préfèrent le chant du mâle qui a réussi à recouvrir le chant d'un mâle opposant. Mais lorsque la phrase A est incluse dans le chant, les femelles ne montrent pas de préférence pour le chant qui a recouvert ou qui a été recouvert par un autre chant. Le chant du mâle semble avoir été sélectionné pour transmettre des informations

sur l'émetteur du chant (Gil & Gahr 2002). Comme la phrase A est difficile à produire et montre ainsi une bonne qualité du mâle émetteur du chant, les femelles ont pu être perturbées par les informations contradictoires qui ont été transmises lors du recouvrement des chants pourtant attractifs (Leboucher & Pallot 2004). Toujours chez le canari domestique, Amy et ses collaborateurs (2008) ont utilisé des chants contenant une phrase moins attractive que la phrase A utilisée dans l'expérience de Leboucher et Pallot (2004). Avec cette méthode, ils ont pu montrer que les femelles préféraient le chant recouvrant le chant d'un mâle opposant comparé à un chant de mâle recouvert par le chant de son opposant.

I.2.4 La copie de choix de partenaire

Jusqu'à présent nous avons pu voir grâce aux études sur l'indiscrétion que les femelles sont capables d'observer une interaction visuelle et/ou acoustique entre deux mâles et en tirer de l'information afin de diriger leur préférence sexuelle. Nous allons voir maintenant que les femelles sont aussi capables d'observer des interactions entre un mâle et une femelle et plus précisément d'observer le choix d'une autre femelle pour un mâle et s'en servir pour diriger leur propre préférence pour un mâle en copiant ce choix. La copie de choix de partenaire apparaît lorsqu'une femelle va préférer un mâle qu'elle aura préalablement vu s'apparier avec une autre femelle. Les femelles pourraient utiliser la copie de choix de partenaire pour réduire les coûts associés à la recherche et à l'échantillonnage des mâles (Slagsvold & Dale 1994 ; Otter & Ratcliffe 2005) et pourraient de ce fait obtenir plus rapidement de l'information précise sur la qualité du mâle potentiel (Jennions & Petrie 1997). D'autre part, comme précisé plus haut, en copiant le choix d'une autre femelle, elle s'assurerait que son choix final n'est pas moins bon que celui de la femelle observée (Gibson & Hoglund 1992; Pruett-Jones 1992).

Les premières expériences sur la copie de choix de partenaire ont été réalisées chez le poisson guppy, *Poecilia reticulata*. Le protocole mis en place a été généralisé par la suite à presque toutes les expériences réalisées sur ce sujet. Il s'agissait d'un protocole dit « d'inversion ». La femelle testée a tout d'abord le choix entre deux mâles. Après avoir fait un choix, une autre femelle (c'est-à-dire la femelle modèle) est présentée à la femelle testée choisissant le mâle non préféré par cette dernière. Ensuite, la femelle testée a l'opportunité de choisir à nouveau entre les deux mêmes mâles (le mâle choisi

par la femelle testée et le mâle choisi par la femelle modèle). Si la femelle testée inverse son choix de départ et préfère cette fois le mâle de la femelle modèle, alors on peut interpréter ce choix comme une copie de choix de partenaire (par exemple Dugatkin 1992 ; Dugatkin & Godin 1992). Ainsi, grâce à ce protocole, Dugatkin et Godin (1992) ont montré que les femelles de guppy inversaient leur choix de mâle après avoir observé une femelle modèle choisir leur mâle non préféré au départ. Même si certaines études n'ont pas retrouvé ces résultats (Brooks 1996 ; Lafleur et al. 1997), la copie de choix de partenaire semble être un phénomène répandu dans le règne animal puisqu'il a pu être démontré chez d'autres espèces de poissons (par exemple Witte & Massmann 2003 ; Widemo 2006 ; Heubel et al. 2008), chez les mammifères (McComb & Clutton-Brock 1994 ; Galef et al. 2008), chez les oiseaux (Galef & White 1998; Doucet et al. 2004 ; Swaddle et al. 2005) et même chez les humains (Waynforth 2007) (revue dans Gibson & Hoglund 1992 ; Pruett-Jones 1992).

Comme il a déjà été souligné plus haut, les femelles sont aussi capables de prêter attention aux interactions acoustiques entre congénères et d'en retirer de l'information pour diriger leur préférence sexuelle. Dans l'expérience de Freed-Brown et White (2009), ils ont utilisé le même type de protocole décrit précédemment pour tester la copie de choix de partenaire mais ont remplacé les interactions visuelles entre un mâle et une femelle par des interactions acoustiques. On sait que les femelles de vacher à tête brune émettent des cris appelés « chatter » lorsque les mâles commencent à les courtiser et répondent avec ces mêmes cris aux chants des mâles qui ont réussi à les courtiser. Les expérimentateurs ont donc créé des interactions vocales entre un mâle et une femelle en couplant des chants de mâles à des chatters de femelles. Ils ont diffusé des chants combinés aux chatters ou des chants sans chatter à des femelles. Puis ils ont diffusé les chants seuls aux mêmes femelles et ont mesuré le nombre de postures de sollicitation à l'accouplement produit par les femelles pour chaque chant. Ils ont ainsi pu montrer que les femelles de vacher à tête brune effectuaient plus de postures de sollicitation à l'accouplement pour les chants qui avaient été préalablement associés aux chatters que pour les chants non associés aux chatters. Ils ont, de cette façon, étudié la copie acoustique de choix de partenaire chez la femelle de vacher à tête brune et ont démontré que les femelles pouvaient copier le choix de partenaire d'une autre femelle en s'appuyant uniquement sur des interactions vocales.

Applebaum et Cruz (2000) ont proposé une hypothèse alternative à la copie de choix de partenaire, appelée l'hypothèse de la « perturbation » (« disrupting hypothesis » en anglais). Les préférences des femelles pour un mâle seraient donc perturbées en observant le choix d'une autre femelle, ce qui amènerait un changement de préférence de la femelle observatrice. Ainsi, cette hypothèse prédit que si une femelle modèle est placée à côté du mâle qui avait été choisi par la femelle testée, cette femelle testée choisira par la suite le mâle qu'elle avait rejeté au départ. Cependant, à ma connaissance, aucune expérience n'a pu valider cette hypothèse alternative (Applebaum & Cruz 2000 ; Dugatkin et al. 2003).

Pour finir, certaines critiques ont été émises concernant les résultats des études sur la copie de choix de partenaire. Il a été souligné que les individus avaient de manière générale une tendance à s'orienter vers d'autres femelles ou vers un groupe composé d'un plus grand nombre d'individus (Galef & White 1998; Pruett-Jones 1992), c'est ce qu'on appelle l'agrégation sociale. Les femelles pourraient inverser leur choix de partenaire, pas par copie de celui-ci, mais tout simplement pour aller vers l'endroit où elles auraient vu le plus de congénères (la femelle modèle et le mâle choisi par celle-ci). Certaines études ont donc tenté de contrôler ce biais dû à l'agrégation sociale en rajoutant un autre mâle à côté du mâle n'étant pas avec la femelle modèle pour qu'il y ait le même nombre d'individus de chaque côté lors du choix de la femelle testée (par exemple Swaddle et al. 2005) ou en inversant les positions des mâles (par exemple Galef & White 1998). En revanche, cette méthode ne permet pas de contrôler un autre biais, celui-ci étant que le moindre changement de comportement du mâle avec une femelle, comme le fait de la courtiser par exemple, pourrait être à l'origine du changement de préférence des femelles (Goldschmidt et al. 1993). Ophir et Galef (2003a) ou encore Drullion et Dubois (2008) ont ainsi eu l'idée de remplacer les mâles vivants par des vidéos pour éviter tout changement de comportement face à une femelle. De plus, la méthodologie expérimentale utilisant des interactions acoustiques à la place des interactions physiques et visuelles entre deux individus vivants peut permettre d'éviter certaines variables qui pourraient induire les biais que l'on vient de voir dans les réponses des femelles.

Comme nous venons de le voir, les études sur la sélection sexuelle se sont principalement focalisées sur les caractères sexuels secondaires des mâles (Caro 2012)

et les préférences des femelles pour ces caractères (Jennions & Petrie 1997). Or, les femelles expriment elles-aussi des caractères sexuels secondaires qui leur sont propres (Amundsen 2000 ; Clutton-Brock 2007 ; Lebas 2006), tels que des signaux typiques et spécifiques, notamment dans le cadre de la communication lors de la reproduction (Amy et al. 2018). La partie suivante sera donc consacrée aux signaux typiques et spécifiques des femelles.

I.3 Les cris des femelles et leurs fonctions

Cette partie est, en grande part, une traduction tirée d'une revue scientifique dont je suis co-auteure : Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271 (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002).

I.3.1 Avant-propos

Les vocalisations chez les oiseaux sont classées suivant deux types : les chants et les cris. Même si leurs différences sont dans certains cas difficile à observer, ces deux types de vocalisations sont généralement distinguables. Les chants tendent à être plutôt longs, complexes et produits généralement par les mâles pendant la période de reproduction (Catchpole & Slater 2008), alors que les cris sont plutôt plus courts et plus simples que les chants et produits par les deux sexes tout au long de l'année (Catchpole & Slater 2008). Les cris sont généralement associés à des contextes particuliers (Langmore 1998 ; Marler 2004a) alors que les chants sont plutôt produits de manière plus spontanée et sont utilisés pour la défense de territoire et l'attraction et la stimulation de partenaires (Catchpole & Slater 2008 ; Gil & Gahr 2002). Pour finir, chez les oiseaux chanteurs, le chant se développe grâce à un apprentissage alors que les cris sont généralement non appris (Marler 2004b).

Pendant des années, la recherche sur la communication chez les oiseaux s'est principalement focalisée sur l'étude du chant et plus particulièrement sur les chants des mâles dans les latitudes tempérées (Catchpole & Slater 2008). Ainsi, deux types de signaux ont été négligés chez les oiseaux : le chant des femelles (Langmore 1998) et les cris (Marler 2004a). Depuis quelques années, on observe un nombre croissant de

recherches sur le chant des femelles et plusieurs études ont suggéré que le chant des femelles était probablement un caractère ancestral chez les oiseaux chanteurs (Garamszegi et al. 2007 ; Odom et al. 2014 ; Price et al. 2009). De plus, les chants des femelles semblent parfois avoir les mêmes fonctions que les chants des mâles (par exemple Geberzahn et al. 2010).

Les cris des oiseaux peuvent avoir de nombreuses fonctions. Ils peuvent servir à maintenir la cohérence d'un groupe social comme les cris de contact, les cris de séparation, les cris en vol et les cris en étant perché, demander de la nourriture comme les cris de quémande chez les jeunes et chez les adultes, signaler une agression et alarmer grâce aux cris de détresse et aux cris d'alarme, ou courtiser/s'apparier avec des cris de sollicitation à l'accouplement ou des cris de copulation (voir revue de Marler 2004a, 2004b). Le répertoire de cris entre les deux sexes est connu pour se ressembler en partie voire entièrement chez beaucoup d'espèces (Riebel 2003). Par exemple, les cris d'alarme, les cris en vol et les cris d'agression sont émis chez le pinson des arbres par le mâle et la femelle (Marler 2004b).

Cependant, certains cris peuvent être typiques ou spécifiques au sexe. Le répertoire de cris spécifiques est plus grand chez le mâle que chez la femelle ; par exemple, le mâle du pinson des arbres utilise deux cris spécifiques différents pendant une parade alors que la femelle ne va en émettre qu'un seul (Marler 2004b). Les cris typiques sont des cris similaires d'un point de vue structural émis par les deux sexes mais sont utilisés différemment : un des deux sexes émet généralement plus fréquemment un cri que l'autre sexe, et cette utilisation différente est probablement liée au changement d'état reproductif durant la saison de reproduction (Marler 2004a).

On peut ainsi se poser la question suivante : pourquoi étudier les cris des femelles chez les oiseaux ? Tout d'abord, parce que les cris typiques et les cris spécifiques des femelles ne sont pas si rares. Ensuite, parce que l'étude des cris des femelles peut potentiellement offrir de nouveaux horizons et de nouvelles perspectives dans l'étude de la sélection sexuelle (Amy, Salvin, Naguib & Leboucher 2015). La sélection sexuelle des ornements et des parades est traditionnellement vue comme agissant plus sur les mâles que sur les femelles (Trivers 1972) mais cette vision traditionnelle ne signifie pas que la sélection sexuelle n'agit pas sur les femelles (Amundsen 2000). En effet, chez beaucoup d'espèces, les femelles entrent en compétition pour l'accès au territoire de reproduction, à d'autres ressources ou encore

pour l'accès aux mâles (Clutton-Brock 2009) et par conséquent, les femelles expriment parfois, elles-aussi, des caractères sexuels secondaires (Amundsen 2000 ; LeBas 2006). Chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, les parades impliquent des comportements et des signaux réciproques produits à la fois par les mâles et les femelles (par exemple Patricelli, Uy & Borgia 2004). Pourtant, à ce jour, la majorité des recherches se sont focalisées sur l'étude des signaux des mâles alors que les comportements et les signaux des femelles peuvent affecter les parades des mâles (West & King 1988 ; Balsby & Dabelsteen 2002 ; Patricelli, Uy, Walsh, & Borgia 2002 ; Patricelli et al. 2004 ; Patricelli, Coleman, & Borgia 2006). De plus, l'interaction de signaux entre les partenaires peut affecter l'effort donné par les parents (Boucaud et al. 2016 ; Fedy & Martin 2009) ou influencer les préférences des femelles qui ont écouté de manière indiscrète cette interaction (Freed-Brown & White 2009). La compétition intrasexuelle entre les femelles pourrait être médiée par les cris spécifiques et typiques des femelles (par exemple Krieg & Burnett 2017), ainsi que les chants des femelles (par exemple Langmore & Davies 1997).

Un troisième argument en faveur de la nécessité de s'intéresser davantage aux cris des femelles concerne les variations de l'utilisation de ces cris au cours du cycle reproducteur. Il a été montré qu'en période de reproduction, les femelles émettaient des cris différents tout au long de leur cycle, lors de l'appariemment avec un mâle et jusqu'à ce que les petits prennent leur envol (par exemple Deregnaucourt & Guyomarc'h 2003 ; Halfwerk et al. 2011 ; Leonardi et al. 2013). Elles peuvent aussi avoir des cris spécifiques au nid (Collias 1963 ; Gorissen & Eens 2004, 2005). De plus, les cris de quémande chez les oiseaux adultes sont surtout émis par les femelles (Lack 1940), même si, chez certaines espèces, les deux sexes peuvent en produire (revue dans Ellis et al. 2009). Il a aussi été montré que le taux de cris de quémande émis par les femelles variait tout au long du cycle de reproduction (Royama 1966). De plus, chez certaines espèces, les femelles émettent des cris spécifiques lorsqu'elles quittent le nid. Ces « cris de départ du nid » (« nest departure call » en anglais ; revue dans McDonald & Greenberg 1991) sont parfois utilisés par les ornithologues pour recenser les couples nicheurs (par exemple Greenberg 2003 ; Martin & Geupel 1993).

Une quatrième et dernière raison est que, chez les oiseaux, les mâles et les femelles participent souvent à des degrés différents à l'incubation des oeufs (Cooper & Voss 2013 ; Deeming 2002) ou au soin des petits au nid (Cockburn 2006). Les études sur

les cris des femelles dirigés vers les oisillons pourraient fournir de nouvelles explications concernant les mécanismes et l'évolution des soins parentaux, comme par exemple observer le rôle des cris maternels dans l'attachement entre la mère et ses oisillons (Johnston & Gottlieb 1981) ou la détection des oisillons parasites hétérospécifiques (Colombelli-Négrel et al. 2012).

I.3.2 Les fonctions des cris des femelles

Jusqu'à présent, il a été rapporté que les cris typiques et spécifiques étaient assez rares, pourtant il semble que ce ne soit pas le cas. Dans la littérature scientifique, de nombreuses hypothèses ont été formulées pour tenter d'expliquer les fonctions des cris spécifiques et typiques des femelles chez les oiseaux. Je propose donc ici de résumer les différentes hypothèses en rapport avec le sujet de cette thèse. Ces hypothèses sont regroupées en sections en fonction du receveur : les cris des femelles dirigés vers le mâle et ceux dirigés vers d'autres femelles. Je propose aussi d'inclure dans chaque section quelques exemples d'études qui ont porté sur l'hypothèse décrite dans la section et des prédictions quant au contexte et à l'utilisation des cris par les femelles.

I.3.2.1 Les cris des femelles dirigés vers le mâle

L'hypothèse de l'aide à l'échantillonnage des mâles

Dans la majorité des espèces, pour accéder à la qualité d'un partenaire potentiel, la femelle s'appuie sur les signaux des mâles (Lens et al. 1997). D'après l'hypothèse de l'aide à l'échantillonnage des mâles, les femelles utiliseraient leurs cris pour inciter le mâle à parader afin de mieux évaluer la qualité du mâle (Saether 2002). Si la femelle utilise ses vocalisations dans ce but, alors il est possible de prédire que les femelles utiliseraient leurs cris tôt dans la saison, avant l'appariement, ou juste après avoir décidé de se reproduire, dans le but, par exemple, de rechercher un accouplement avec un autre mâle que son partenaire. Il est aussi possible de prédire que le mâle répondrait à ces cris en paradant. Après l'appariement, le taux de cris émis par la femelle devrait diminuer drastiquement, voire même cesser complètement.

Chez la bécassine double (*Gallinago media*), les mâles sont attirés par la diffusion de cris spécifiques de femelles, et peuvent changer leur réponse à ces diffusions vocales

(Saether 2002). Le succès d'appariement du mâle dépend des réponses vocales qu'il donnera aux cris des femelles (Saether 2002). Cela suggère que, chez cette espèce, les cris des femelles peuvent inciter le mâle à parader, et que, en retour, les parades du mâle peuvent influencer les décisions d'appariement de la femelle (Saether 2002). Deux autres études ont suggéré que les cris des femelles pouvaient être utilisés comme aide à l'échantillonnage des mâles puisque les cris des femelles pouvaient déclencher très rapidement des chants de mâle en retour (Balsby & Dabelsteen 2002 ; Kipper et al. 2015). Cependant, ces études ne démontrent pas comment la décision de la femelle a été affectée par la suite par la parade du mâle.

L'hypothèse de la sollicitation à l'accouplement

Les femelles peuvent émettre des cris avant la copulation. Ces cris sont connus sous le nom de cri « d'invitation », « de sollicitation à l'accouplement », « d'appariement », ou de cri « pré-copulatoire » et sont présents chez les oiseaux chanteurs et non chanteurs (par exemple Balsby & Dabelsteen 2002 ; Collias & Collias 2004 ; Cramp 1977 ; Dabelsteen 2005 ; Kok 1971 ; Marler 2004a ; Noble 1936 ; Sherman 1995). Une étude récente sur les vocalisations émises à faible amplitude chez les oiseaux nord américains a rapporté que, chez beaucoup d'espèces, les femelles produisaient des cris pré-copulatoires (Reinchard & Welklin 2015).

Il semblerait donc que les femelles utilisent ce type de vocalisations pour signaler aux mâles qu'elles sont prêtes à s'accoupler. Si c'est bien le cas, ce type de cris devrait être associé à une sollicitation à la copulation ou à des parades, et devrait être émis surtout pendant la phase fertile du cycle de reproduction de la femelle, juste avant la ponte du premier œuf. La faible amplitude de ce type de cris pourrait servir à éviter l'interruption de la copulation par des mâles rivaux. On pourrait enfin prédire que le mâle répondrait aux cris en montant la femelle qui a émis ces types de cris.

Les études expérimentales sur les cris de sollicitation à l'accouplement chez les femelles sont assez rares. Chez la fauvette grisette, Sylvia communis, les cris spécifiques de femelle appelés « cri-ze » déclenchent une tentative de copulation par les mâles (Balsby & Dabelsteen 2002). De plus, l'étude que j'ai réalisé lors de mon Master 1 a montré que les femelles de canari domestique pouvaient solliciter une copulation en utilisant un cri de femelle spécifique relativement faible en amplitude avec une posture

de sollicitation à l'accouplement pendant laquelle la femelle s'accroupit, courbe son dos, relève la tête et la queue simultanément, et décolle ses ailes de son corps et les plumes de ses ailes et de son cloaque se mettent à vibrer (Amy et al. 2015)(voir figure 1 plus bas).

L'hypothèse de l'avertissement de la fertilité

Comme l'ont suggéré Montgomerie et Thornhill (1989), les femelles peuvent utiliser leurs cris pour signaler leur fertilité. Ainsi, on pourrait prédire que ce type de cris pourrait être émis pendant la période de copulation et de ponte des œufs et contrairement à l'hypothèse de la sollicitation à l'accouplement, pourrait être un cri à forte amplitude. Les cris à forte amplitude pourraient attirer l'attention d'un mâle qui n'est pas le partenaire social et ainsi faciliter les accouplements extra-pairs. Ce type de cris pourrait aussi inciter les mâles à entrer en compétition entre eux et ainsi servirait à augmenter les probabilités que la femelle soit fertilisée par un mâle de meilleure qualité. Plusieurs espèces de passereaux et d'oiseaux non chanteurs utilisent ce type de cris à forte amplitude pendant la période de fertilité, appuyant ainsi l'hypothèse de l'avertissement de la fertilité (par exemple Deregnaucourt & Guyomarc'h 2003 ; voir la revue de Montgomerie & Thornhill 1989). Certaines études ont rapporté que, parfois, les cris à forte amplitude des femelles attirent d'autres mâles, incitent les interactions agonistiques entre mâles (Montgomerie & Thornhill 1989 ; Thornhill 1988) ou conduisent à une parade d'un mâle ne faisant pas partie du groupe social (Ellis et al. 2009).

Quelques études expérimentales ont recherché de quelle manière les cris à forte amplitude des femelles incitaient la compétition entre mâles. Chez le rouge gorge familier, *Erithacus rubecula*, la femelle émet un cri de quémande, appelé « seep call » en anglais, constitué d'une seule note courte et à forte amplitude, et est produit, dans la majorité des cas, seulement par les femelles pendant la phase fertile (Tobias & Seddon 2002). Il a été observé que les mâles voisins approchaient plus fréquemment les « seep calls » émis avec un taux de répétition important comparés à des « seep calls » émis à un taux plus faible (et à un cri contrôle). Les mâles voisins ont aussi plus approché l'enceinte diffusant des « seep calls » lorsque celle-ci était placée au bord du territoire plutôt qu'au centre (Tobias & Seddon 2002). Chez les fauvettes grisettes, des diffusions

imitant des interactions de parade entre des mâles et des femelles induisaient plus d'intrusions de mâles voisins que des diffusions mimant des interactions entre mâles (Balsby & Dabelsteen 2005). De plus, les mâles qui avaient entendu une simulation d'intrusion d'un mâle voisin sur leur territoire, interrompaient leur parade et tentaient de chasser l'intrus (Balsby & Dabelsteen 2005).

L'hypothèse de la diminution du harcèlement du mâle

Les femelles subissant des coûts liés au harcèlement du mâle peuvent adopter des stratégies pour contrer ce harcèlement (Clutton-Brock & Parker 1995). Beletsky et Orians (1985) ont proposé que les cris des femelles pourraient avoir comme fonction de diminuer le harcèlement des mâles ou d'interrompre une copulation forcée. Cette hypothèse prédit que les femelles qui n'émettraient pas de cris seraient plus harcelées par les mâles, et que la fréquence des cris émis par les femelles devrait varier avec la densité de mâles et leur « penchant naturel » à chercher des copulations extra-paires. Chez les Anatidés, un comportement de répulsion du mâle de la part de la femelle a été observé fréquemment pendant la ponte d'un œuf et pendant l'incubation (Lorenz 1953) et ce comportement était associé à des cris spécifiques de femelles (par exemple Abraham 1974). Chez le carouge à épaulettes, *Agelaius phoeniceus*, les femelles qui partaient et qui revenaient au nid en silence étaient plus poursuivies par les mâles que les femelles qui vocalisaient (Birks & Beletsky 1987). Ainsi, les cris spécifiques des femelles au départ et à l'arrivée au nid (Beletsky & Orians 1985 ; Yasukawa 1989) peuvent aussi être utilisés pour diminuer le harcèlement des mâles.

L'étude la plus convaincante appuyant l'hypothèse de la diminution du harcèlement du mâle a été réalisée chez la poule domestique (*Gallus gallus domesticus*) et chez l'espèce sauvage. Chez ces deux espèces, deux types de cris supportent cette hypothèse. Les femelles émettent un cri spécifique à forte amplitude, appelé « cackle » en anglais, après avoir pondu un œuf (Pizzari & Birkhead 2001). Les « cackles » apparaissent au moment où la probabilité de copulation est la plus basse et n'affectent pas le comportement du mâle comparé à un cri contrôle. Ces « cackles » peuvent être utilisés par la femelle pour signaler aux mâles un moment qui n'est pas favorable à l'insémination et peuvent ainsi servir de la sorte à éviter le harcèlement sexuel du mâle (Pizzari & Birkhead 2001).

Chez la poule domestique, la femelle émet aussi des cris spécifiques de détresse à forte amplitude lorsqu'elle résiste à une copulation forcée. De plus, les femelles ont tendance à émettre plus de cris de détresse lorsqu'elles sont en présence d'un mâle non partenaire avec un plus haut rang social (Løvlie et al. 2014). Les cris de détresse augmenteraient donc les probabilités qu'une copulation soit interrompue par un mâle de plus haut rang social qui copulerait souvent par la suite avec la femelle (Pizzari 2001). Ainsi, les cris de détresse pourraient aussi servir d'avertissement de la fertilité par les femelles (voir l'hypothèse de l'avertissement de la fertilité plus haut).

L'hypothèse du recrutement de la vigilance du mâle

Les cris émis lorsque l'individu est au nid ou lors d'un départ du nid sont coûteux parce qu'ils peuvent augmenter la prédation au nid ou le parasitisme. Pourtant, il pourrait y avoir un bénéfice possible de ces cris, à savoir, augmenter la vigilance du mâle pendant que la femelle n'incube plus ses œufs et mobiliser la vigilance du mâle contre les prédateurs potentiels du nid (Yasukawa 1989). D'après cela, on pourrait s'attendre à ce que le taux de cris émis par les femelles augmente en présence du partenaire de celle-ci (Grunst et al. 2014). Pourtant, le taux des cris des femelles devrait diminuer lorsqu'un prédateur est à proximité du nid, pour réduire le risque de prédation au nid (Grunst et al. 2014). De plus, la surveillance du nid par le mâle devrait augmenter lorsque la femelle émet des cris.

L'hypothèse du recrutement de la vigilance du mâle a été tout d'abord étudiée chez le carouge à épaulettes. Chez cette espèce, les femelles émettent un cri spécifique de femelle appelé « chit » depuis leur nid ou lors de leur arrivée ou de leur départ du nid en réponse au chant du mâle (Yasukawa 1989 ; voir aussi le paragraphe sur l'hypothèse de la diminution du harcèlement du mâle). Une expérience a montré que les prédateurs endommageaient plus les nids qui étaient associés à des cris « chit » que les nids sans cris (Yasukawa 1989). De plus, lorsqu'un prédateur était présent (mimé grâce à un leurre représentant un corbeau), les mâles qui défendaient un nid associé à des cris « chit » montraient un comportement de défense du nid plus important que les mâles qui défendaient un nid sans cri (Yasukawa 1989). Pour finir, les femelles qui avaient réussi à se reproduire, répondaient avec plus de cris « chit » au chant de leur partenaire que les femelles qui n'avaient pas réussi à se reproduire (Yasukawa 1989), ce qui

suggèrait que les femelles qui avaient réussi à se reproduire bénéficiaient d'une surveillance du nid par leur partenaire si elles le sollicitaient.

L'hypothèse de la synchronisation de la reproduction

Dans les latitudes tempérées, les oiseaux ont évolué de manière à ajuster le début de leur cycle de reproduction aux variations du cycle de la photopériode. Cependant, les variations de ce cycle, années après années, ont poussé les oiseaux à se servir aussi d'autres informations telles que la température (par exemple Visser et al. 2009) et la disponibilité des ressources alimentaires (par exemple Wingfield et al. 1992).

L'hypothèse de la synchronisation de la reproduction propose que les individus pourraient utiliser des signaux entre partenaires pour synchroniser des ajustements physiologiques fins pour la reproduction. Les vocalisations des mâles sont connues pour influencer l'activité ovarienne des femelles (par exemple Lehrman & Friedman 1969 ; Hinde & Steel 1978). Ainsi, le comportement des femelles et leurs vocalisations pourraient aussi en retour stimuler la croissance des gonades des mâles (Wingfield & Marler 1988).

Chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), sauvage et captif, un taux de testostérone dans le plasma plus élevé et un maintien plus long de la taille des testicules ont été mesurés chez les mâles appariés à des femelles produisant des parades pré-copulatoires comparés à des mâles appariés à des femelles n'en produisant pas (Moore 1982, 1983). Un cri spécifique de femelle est émis par la femelle lors de la parade pré-copulatoire chez le bruant à couronne blanche. Ainsi, ces cris pourraient servir de signal augmentant la synchronisation physiologique entre les partenaires.

L'hypothèse de la reconnaissance du sexe

Les femelles peuvent bénéficier de cette reconnaissance si elles peuvent être reconnues par les mâles sans ambiguïté. Chez certaines espèces, la différence de sexe perçue dans les cris est évidente. Par exemple, les femelles de rapace ont une hauteur de cris plus basse que celui des mâles (Cramp 1977). Chez d'autres espèces, les cris des femelles et des mâles peuvent sembler similaires à l'oreille humaine, pourtant la structure fine des cris permet aux individus de reconnaître le sexe de leurs

conspécifiques (par exemple Carlson & Trost 1992 ; Cure et al. 2009 ; Takoa et al. 1989). La reconnaissance de sexe est un prérequis pour la majorité des autres hypothèses présentées dans cette partie consacrée aux fonctions des cris des femelles, puisque les conspécifiques devraient pouvoir reconnaître les cris spécifiques et typiques des femelles.

L'hypothèse du lien entre partenaires

L'hypothèse du lien entre partenaires implique que les cris contiennent une signature individuelle pouvant ainsi être utilisée pour reconnaître son partenaire (par exemple Speirs & Davis 1991 ; Szipl et al. 2014). Une femelle peut émettre des cris spécifiques pour renforcer le lien avec son partenaire et pour coordonner leurs activités (Beletsky & Orians 1985). Si un cri a pour fonction de renforcer le lien entre partenaire, il devrait alors être utilisé spécifiquement durant les interactions vocales avec le partenaire tout au long de la période de reproduction (par exemple Elie et al. 2010 ; Gill et al. 2015). Ces cris peuvent aussi être utilisés pour coordonner des activités partagées. Par exemple, chez le quiscale bronzé (*Quiscalus quiscula*), il a été rapporté que les femelles émettaient des cris lorsqu'elles quittaient une colonie en s'envolant et, en faisant cela, augmentaient la probabilité que leur partenaire les suivent (Wiley 1976).

L'hypothèse de la surveillance du partenaire

En émettant des cris, la femelle peut attirer l'attention de son partenaire et peut l'inciter à interagir vocalement avec elle. De cette manière, la femelle peut prévenir son partenaire d'une copulation extra-paire ou d'un accès possible à un accouplement extra-pair (Gorissen & Eens 2004). Si les cris d'une femelle ont pour fonction de déclencher la surveillance du partenaire, ces cris devraient être présents majoritairement chez les espèces monogames, mais aussi chez les espèces polygynes. Ces cris devraient être aussi plus fréquents au début de la période de reproduction et durant la période de fertilité de la femelle. Par exemple, il a été suggéré que, chez l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*), les femelles émettaient des trilles typiques à un taux plus élevé juste avant la période de reproduction que pendant la période de fertilité, pour réduire la probabilité de polygynie (Langmore & Davis 1997). De plus, les cris de sollicitation à la copulation

pourraient avoir pour fonction de déclencher la surveillance du partenaire puisque les copulations répétées avec le partenaire pourraient réduire la probabilité que le partenaire s'accouple avec une autre femelle (Petrie 1992).

I.3.2.2 Les cris des femelles dirigés vers les (autres) femelles

L'hypothèse de l'auto-stimulation

Les vocalisations des mâles sont connues pour influencer l'activité ovarienne des femelles (par exemple Hinde & Steel 1978). Ainsi, il est possible que les propres vocalisations des femelles stimulent le développement de leurs gonades et des structures neuroendocriniennes (Cheng 1979, 1992). Si les femelles émettent des cris pour s'auto-stimuler, le taux de cris émis par ces dernières devrait augmenter de manière assez prononcée juste avant la période de reproduction, il devrait y avoir un pic de vocalisations pendant la construction du nid et enfin ce taux devrait diminuer à la fin de la période de ponte des œufs. Les femelles qui émettent des cris à un taux plus élevé devraient ainsi pondre leurs œufs plus tôt que les femelles émettant des cris avec un taux plus bas (revue de Cheng 2003).

Dans une série d'études sur les tourterelles domestiques (*Streptopelia risoria*) utilisant des techniques variées de dévocalisations (lésions des noyaux mésencéphaliques, section du nerf hypoglosse ou ponction des alvéoles), Cheng et ses collaborateurs ont montré que les femelles dévocalisées émettaient moins de cris, appelés « nest cooing » en anglais, et qu'elles avaient un déficit dans leur développement folliculaire (Cheng, 1986; Cohen & Cheng, 1979, 1981). Toujours chez la tourterelle domestique, des études utilisant des techniques de repasses chez des femelles dévocalisées ont montré que la croissance folliculaire augmentait lorsqu'elles entendaient leurs propres vocalisations ou celles d'une autre femelle, alors que la croissance folliculaire était peu altérée lorsqu'elles entendaient des vocalisations de mâle (Cheng 1986). De plus, la libération de l'Hormone Lutéinisante (LH) était trois fois plus importante chez les femelles tourterelles domestiques lorsqu'elles étaient stimulées avec des cris de femelle au nid comparées à des femelles stimulées avec des cris de mâles (Cheng et al. 1998). D'autre part, même si les cris des mâles stimulaient peu les réponses endocrines des femelles, ils stimulaient fortement la production de cris émis par les femelles (Cheng et al. 1998). Pour finir, les retours d'information auditifs

semblaient être essentiels pour activer le système endocrinien des femelles. Ainsi, d'après ces résultats, les femelles rendues sourdes montraient une faiblesse ou un retard dans leurs cris au nid et dans leur activité de reproduction (review in Cheng 2003).

L'hypothèse de la coordination de nidification

Chez les espèces nichant en communauté, les cris des femelles peuvent servir à coordonner les activités de reproduction entre plusieurs femelles (Beletsky & Orians 1985) car le succès reproducteur des femelles peut être affecté par la synchronisation de ponte des œufs (Fernández & Mermoz 2003). Si les femelles utilisent des cris pour coordonner des activités de reproduction, on pourrait prédire qu'elles devraient émettre leurs cris à un taux faible avant le début de la nidification et à un taux fort tout le long du cycle de nidification. Le taux d'émission des cris devrait ensuite diminuer après que les oisillons aient pris leur envol (Yasukawa et al. 1987). On pourrait aussi prédire que la fréquence des cris varierait avec la densité des autres femelles en période de nidification. Cette fonction pour les cris des femelles peut être appliquée chez les espèces polygames aussi bien que chez les espèces monogames coloniales. Néanmoins, à notre connaissance, il n'y a pas d'études testant directement cette hypothèse.

L'hypothèse de la compétition entre femelles

Il est aujourd'hui admis que les femelles sont, elles aussi, en compétition les unes avec les autres pour accéder à un territoire de reproduction, pour l'accès à des ressources ou encore pour garder leur partenaire (Clutton-Brock 2009). La fonction des cris des femelles dans un contexte de compétition intrasexuelle pourrait être expliquée par de nombreuses hypothèses, incluant l'hypothèse de l'agression entre femelles, l'hypothèse de la défense de territoire et/ou de nid, l'hypothèse de la suppression de la reproduction ou du retard de nidification et l'hypothèse de la défense du statut hiérarchique. Ces hypothèses peuvent toutes être considérées comme des cas particuliers de l'hypothèse de la compétition entre femelles.

La prédiction principale de cette hypothèse que l'on pourrait proposer est que les cris de la femelle devraient être spécifiquement émis lorsqu'elle est en présence d'une

autre femelle. En retour, les femelles qui entendent ces cris devraient répondre de manière agressive. En effet, plusieurs études ont montré que les femelles utilisaient des cris pendant des interactions agonistiques avec d'autres femelles. De tels cris typiques de femelles sont retrouvés chez le vacher à tête brune (*Molothrus ater* ; Burnell & Rothstein 1994 ; Yokel 1989) et chez le quiscale à longue queue (Kok 1971) et sont connus sous le nom de « chatter » en anglais. Des femelles captives de tétras sombre, *Dendragapus obscurus,* émettent des « cackles » spécifiques de femelles lorsqu'elles attaquent leur propre image dans le miroir (Stirling 1968). Chez l'espèce sauvage, les femelles de tétras sombre répondent tout de suite à la diffusion de « cackles » (Hannon 1980).

Les cris peuvent être utilisés spécifiquement par les femelles pour défendre leur territoire ou leur nid (Beletsky 1983). Si c'est le cas, on pourrait prédire que le taux de cris devrait être élevé, émis tôt dans la période de reproduction, et que ce taux devrait diminuer après celle-ci (Yasukawa et al. 1987). Chez le tétras du Canada (*Canachites canadensis franklinii*), les femelles répondaient à des cris agressifs de femelles seulement lorsqu'elles avaient établi leur territoire (Herzog & Boag 1977). De plus, Gorissen et Eens (2005) ont suggéré que les cris spécifiques des femelles, chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et la mésange charbonnière, émis depuis la cavité de leur nid pendant la construction de celui-ci, pouvaient dissuader les autres femelles d'entrer dans la cavité et prendre possession du nid. Dans une expérience de repasse, Langmore et Davies (1997) ont montré que les femelles d'accenteur mouchet émettaient des « tseeps » pendant un conflit territorial avec une femelle rivale, et que ces échanges de « tseep » entre femelles rivales apparaissaient avant la nidification (Langmore & Davies 1997). Plus récemment, une étude a révélé que les femelles de troglodyte familier (*Troglodytes aedon*) produisaient souvent des cris typiques aigus à faible amplitude avant une attaque physique (Krieg & Burnett 2017). De plus, les femelles qui entendaient des playbacks de cris typiques aigus à faible amplitude répondaient plus avec des cris du même type que les femelles qui entendaient des cris contrôles (Krieg & Burnett 2017).

Un cas particulier existe pour cette hypothèse de compétition entre femelles. Les femelles peuvent utiliser leurs cris pour renforcer leur dominance reproductive, puisque leurs cris peuvent retarder voire inhiber la reproduction des autres femelles (Ellis et al. 2009 ; Yasukawa et al. 1987). Par conséquent, les cris des femelles peuvent avoir comme

fonction de défendre leur statut dans un harem ou dans une communauté. Dans ces cas-là, le taux de cris devrait être dépendant du statut de la femelle, avec des femelles de haut rang qui vocaliseraient plus que les femelles de rang inférieur. Et on pourrait aussi prédire que les cris devraient être émis plus fréquemment au début du cycle de reproduction (Ellis et al. 2009) et que les femelles qui émettent des cris à un taux plus important devraient se reproduire plus tôt que les femelles qui en émettent moins. A notre connaissance, il n'y a pas d'étude qui s'est intéressée à ce cas particulier concernant l'hypothèse de la compétition entre femelles.

I.4 Les mesures des préférences des femelles

Les femelles ne sont pas seulement passives et spectatrices comme elles ont été décrites pendant de nombreuses années dans la littérature scientifique (Cunningham & Birkhead 1998 ; Hrdy 1999 ; Amundsen 2000 ; Lebas 2006) lorsqu'elles étaient comparées aux mâles. En réalité, les femelles jouent un rôle primordial dans les interactions mâle-femelle et dans la sélection sexuelle de manière générale.

En effet, le comportement des femelles peut avoir un impact direct sur le succès reproducteur des mâles. Darwin (1871) a été le premier à proposer que les préférences des femelles pour un mâle pouvaient amener à une sélection de traits comportementaux et morphologiques spécifiques chez les mâles. Depuis, beaucoup d'études ont confirmé ses propositions et ont montré que les femelles préféraient en effet certains traits spécifiques plutôt que d'autres et que les mâles possédant ces traits spécifiques pouvaient avoir leur succès reproducteur amélioré (revue dans Thornhill et Alcock 1983 ; Searcy & Andersson 1986 ; Andersson 1994). Il semble important ici de préciser que la préférence dénote une disposition, un « goût » ou encore un penchant de l'individu pour un trait spécifique, alors que le choix correspond plutôt à une action (Heisler et al. 1987). La sélection sexuelle par les préférences et les choix des femelles peut donc être un moteur important pour l'évolution des caractères sexuels secondaires des mâles.

Les choix des femelles pour les mâles ont donc fait l'objet de nombreuses études et par conséquent de nombreuses méthodes en laboratoire ou dans le milieu naturel ont été mises en place afin de tester les préférences des femelles pour un trait spécifique de

mâle puisque ces préférences pourraient prédire le choix futur de la femelle pour un partenaire (Aspbury & Basolo 2002 ; Cummings & Mollaghan 2006 ; Lehtonen & Lindström 2008). Cependant, des variations dans les préférences des femelles ont été rapportées dans la littérature scientifique et ces variations peuvent être liées à des artéfacts dérivés de l'utilisation de différentes méthodes afin de mesurer les préférences des femelles (Wagner 1998). Il est donc nécessaire d'évaluer les différentes méthodes qui nous permettent d'accéder aux préférences des femelles.

Parmi les différentes méthodes utilisées pour accéder aux préférences des femelles, on trouve : la mesure des postures de sollicitation à l'accouplement, la mesure des réponses vocales aux diffusions de chants, le test de double choix en réponse à des mâles vivants ou des diffusions de vocalisations, le test de conditionnement opérant, la mesure de la réponse cardiaque pendant la diffusion de chant et l'effet maternel. Je décrirai le principe général de chaque méthode et présenterai quelques exemples d'études pour illustrer les différentes méthodes.

I.4.1 Mesure des postures de sollicitation à l'accouplement

Chez les oiseaux chanteurs, la mesure des Postures de Sollicitation à l'Accouplement (abrégé par PSA dans cette introduction générale) a été très largement utilisée afin de détecter les préférences des femelles pour un chant de mâle. Lors d'une PSA (figure 1), la femelle s'accroupit, arque son dos et simultanément relève la queue et la tête, décolle ses ailes du corps et les plumes de ses ailes et de son cloaque vibrent (Kreutzer & Vallet 1991).



Figure 1. Posture de sollicitation à l'accouplement d'une femelle de canari domestique.

Cette méthode consiste à diffuser des chants de mâles, avec une ou plusieurs enceintes, à des femelles qui sont généralement placées individuellement dans des

caissons d'isolement acoustique. Le nombre de PSA, donné en réponse aux chants diffusés, est dénombré. On considère que les femelles préfèrent les chants pour lesquels elles produisent le plus de PSA. Ces PSA sont répandues chez beaucoup d'espèces et sont généralement suivies d'une copulation (Searcy 1992). Les premiers à avoir utilisé cette méthode sont King et West (1977) chez le vacher à tête brune, *Molothrus ater*. Grâce à cette méthode, ils ont pu montrer que les femelles de vacher à tête brune répondaient plus fortement avec des PSA à des chants conspécifiques comparés à des chants hétérospécifiques et qu'elles faisaient aussi plus de PSA pour des chants de mâles isolés socialement comparés à des chants de mâles ayant eu une expérience normale.

Cependant, chez certaines espèces, les PSA sont difficiles à obtenir. C'est le cas par exemple des femelles du bruant des marais, *Melospiza georgiana*, et du bruant chanteur, *Melospiza melodia*. Afin d'observer des PSA chez les femelles qui n'en donnent pas naturellement en conditions de test, celles-ci peuvent recevoir un implant d'œstradiol préalablement aux tests de préférence. A ma connaissance, Moore (1982, 1983) a été le premier à poser des implants d'œstradiol chez le bruant à couronne jaune, *Zonotrichia leucophrys*, et a pu montrer que, grâce à ces implants, les femelles effectuaient des PSA. D'autres études utilisant des implants d'œstradiol ont ensuite vu le jour, comme celles de Searcy et Marler (1981) et Searcy et ses collaborateurs (1981) qui ont pu mettre en évidence que les femelles de bruant des marais et les femelles de bruant chanteur faisaient plus de PSA à l'écoute de chants conspécifiques comparés aux chants hétérospécifiques. Chez le canari domestique, *Serinus canaria*, Kreutzer et Vallet (1991) ont pu mettre en évidence que les femelles ayant été traitées avec de l'œstradiol produisaient plus de PSA pour des chants conspécifiques que pour des chants hétérospécifiques. A la place des implants, des injections d'œstradiol ont aussi été utilisées afin de déclencher des PSA chez les femelles (par exemple Dabelsteen & Pedersen 1988a, b).

Cependant, cette méthode utilisant des implants ou des injections a été controversée (Searcy 1992). L'opération nécessaire à l'implantation est une intervention invasive, même si celle-ci reste minime. D'autre part, l'œstradiol implanté ou injecté transforme la physiologie de la femelle, il est donc nécessaire d'attendre quelques jours après l'opération ou l'injection avant de commencer les tests et les résultats peuvent être controversés (Searcy 1992).

Des études ont donc cherché à utiliser cette méthode sans l'ajout d'œstradiol aux femelles. C'est le cas par exemple chez le canari domestique où il a été démontré que les femelles faisaient des PSA sans implant d'œstradiol au préalable (Nagle et al. 1993). Une étude comparant des femelles ayant un implant d'œstradiol et des femelles n'en ayant pas a prouvé que les deux groupes de femelles répondaient par des PSA à des chants de mâles si les femelles étaient placées dans une photopériode stimulant leur comportement reproducteur, à savoir une photopériode de jours longs avec 15 heures de jour et 9 heures de nuit pendant 3 semaines avant le test (Leboucher et al. 1994). L'utilisation de l'implant ou l'injection d'œstradiol chez le canari domestique ont donc été arrêtées par la suite et la variation de la photopériode a été privilégiée.

Cette méthode a ainsi permis d'avancer dans les recherches sur les préférences des femelles pour différentes caractéristiques du chant du mâle et a été généralisée à de nombreuses espèces d'oiseaux.

Certains points négatifs ont cependant été relevés pour cette méthode. Cette méthode n'étant pas réalisable et contrôlée en condition naturelle, il est nécessaire de capturer les femelles pour les mettre en isolement acoustique et en conditions de laboratoire contrôlées (Searcy 1992). Le stress amené par cette capture pourrait avoir un impact négatif sur les résultats des tests. D'autre part, au sein d'une espèce où cette méthode fonctionne, durant les tests, un pourcentage assez important de femelles ne répondent pas par des PSA (60 à 70% de femelles n'ont pas répondu par des PSA aux stimulations dans l'étude de Searcy et Brenowitz (1988)). De plus, chez certaines espèces, comme l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* ; Hindmarsh 1984), cette méthode ne fonctionne pas et les femelles ne répondent pas par des PSA, même avec un implant : Searcy (1992) propose que ce manque de réponse provienne soit d'une perturbation trop importante due à l'observation direct d'un humain (ce problème ayant disparu avec la mise en place de caméras dans les chambres d'isolement acoustique), soit d'un trop grand stress dû à la captivité ou l'isolement social. Enfin, un effet d'habituation peut être observé avec la répétition de la stimulation.

I.4.2 Mesure des réponses vocales aux diffusions de chants

Chez les oiseaux chanteurs, il est admis que les femelles évaluent la qualité du mâle grâce à leur chant et aux différentes caractéristiques contenues dans le chant,

comme la taille du répertoire, le nombre de syllabes, la largeur de bandes de fréquence, etc. En effet, le chant du mâle est un caractère sexuel secondaire contenant de nombreuses informations sur l'émetteur (Catchpole & Slater 1995). De plus, les chants peuvent atteindre les limites physiologiques de l'espèce et ainsi montrer la qualité du mâle qui le produit (Podos 1997 ; Ballentine 2009). De ce fait, les chants sont très attractifs pour les femelles qui peuvent l'utiliser afin d'évaluer la qualité d'un partenaire potentiel.

La méthode de mesure des réponses vocales des femelles aux diffusions de chants consiste à diffuser à des femelles différents types de chants, naturels ou synthétiques, un par un et ayant différentes caractéristiques (McGregor et al. 1992). Les réponses vocales données par les femelles en réponse aux différents types de chants entendus sont mesurées. Ainsi, plus la femelle répond avec un type de cris généralement à valeur sexuelle à l'un des stimuli présentés, plus on considère qu'elle préfère ce stimulus (par exemple Nagle et al. 2002 ; Amy et al. 2015). Cette méthode peut être utilisée sur des animaux captifs ou non (Falls 1992). Lorsque les femelles sont en condition de laboratoire, elles sont généralement placées individuellement dans des caissons d'isolement acoustique (par exemple Nagle et al. 2002 ; Amy et al. 2015). Cette méthode a été utilisée chez plusieurs espèces afin de tester les préférences des femelles pour un chant de mâle grâce à leur réponse vocale (par exemple Nagle et al. 2002 ; Vyas et al. 2009).

Nagle et ses collaborateurs (2002) ont ainsi pu montrer grâce à cette méthode que les femelles de canari domestique répondaient avec plus de cris simples aux chants des mâles contenant une phrase très attractive, qu'aux chants n'en contenant pas ou aux chants hétérospécifiques. Plus récemment, Amy et ses collaborateurs (2015) ont montré que les femelles de canari domestique répondaient plus avec des trilles-spécifiques de femelles aux chants de mâles contenant une phrase très attractive comparés aux chants contenant une phrase moins attractive et aux chants hétérospécifiques, et que les trilles-spécifiques de femelles étaient corrélés positivement aux PSA. Ainsi, chez le canari domestique, cette méthode a été validée puisque, dans ces deux études, les réponses vocales des femelles, avec des cris simples (Nagle et al. 2002) et des trilles-spécifiques de femelles (Amy et al. 2015), ont montré un schéma de réponses aux chants des mâles équivalent aux PSA (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). Chez une autre espèce, le diamant mandarin, les femelles émettaient plus de cris longs en réponse à des chants

complexes qu'à d'autres types de chants (chants prototypiques ou chants longs ; Vyas et al. 2009).

L'avantage de cette méthode est que l'on peut l'utiliser à la fois sur des femelles réceptives en période de reproduction mais aussi sur des femelles moins réceptives hors de la période de reproduction, afin de tester l'effet de la période de reproduction sur les réponses vocales des femelles aux chants des mâles, lorsque l'on mesure des cris qui ne sont pas exclusivement émis pendant la période de reproduction (par exemple Nagle et al. 2002). Cette méthode peut aussi être utilisée sur de jeunes femelles juvéniles qui ne présentent pas encore de comportements sexuels. Nelson et Marler (1993) ont pu démontrer que les femelles juvéniles de bruant à couronne jaune émettaient plus de cris « chirps » à l'écoute de chants conspécifiques qu'à l'écoute de chants hétérospécifiques. Clayton (1988) a aussi montré que les femelles juvéniles de diamant mandarin émettaient plus de cris pour le chant de leur père comparé à un nouveau chant. D'autre part, cette méthode ne requiert pas d'implant d'œstradiol placé au préalable sur les femelles dans certaines espèces afin d'avoir une réponse sexuelle des femelles aux chants de mâles (voir aussi mesure des postures de sollicitation à l'accouplement au dessus). Cependant, il est souvent possible d'observer un effet d'habituation au cours de l'expérimentation avec la répétition des stimulations (Weary 1992).

I.4.3 Test de double choix en réponse à des mâles vivants ou des diffusions de vocalisations

La méthode de double choix est sûrement la méthode qui a été la plus utilisée pour étudier les préférences des femelles pour un trait de mâle. Dans cette méthode, de manière générale, deux stimuli (cela peut aller jusqu'à la présentation de quatre stimuli en même temps) plus ou moins contrastés sont présentés simultanément à la femelle. Les réponses des femelles face à ces deux stimuli sont ensuite mesurées, soit de manière dichotomique (préféré ou non préféré), soit de manière continue (par exemple le temps passé à proximité de chaque stimulus, ou le temps passé à parader). Les préférences d'un échantillon de femelles pour l'un ou l'autre stimulus sont ainsi testées et l'hypothèse que la population de femelle préfère un trait plutôt qu'un autre est évaluée statistiquement. Si la femelle testée montre un biais significatif envers l'un des stimuli, on en conclue que la femelle préfère ce stimulus. Les stimuli présentés aux femelles

peuvent être de différentes formes en fonction des espèces, des conditions de test et des variables testées. Afin de minimiser les biais de côté, de plus en plus d'études ont contrebalancé le côté de diffusion des stimuli entre les essais (voir Wagner 1998).

Chez les poissons, les signaux visuels tels que la taille, la couleur, les parades, semblent jouer un rôle primordial dans les préférences des femelles. Ainsi, lorsque l'on teste ces animaux, on optera plutôt pour des stimuli visuels dans les tests de double choix. Des individus vivants pourront être ainsi présentés aux femelles. Dans la plupart des expériences, un aquarium séparé en trois parties minimum est utilisé avec une partie centrale. A chaque extrémité sont placés les mâles avec des traits testés différents et la femelle est placée au centre. Les trois individus sont séparés par des parois en plexiglas opaques. Après une période d'acclimatation, les séparateurs en plexiglas sont retirés. Le temps passé par la femelle à proximité de chaque mâle ou le temps passé par la femelle à parader avec l'un ou l'autre mâle sera mesuré. Le mâle avec qui la femelle passe le plus de temps sera considéré comme le mâle préféré ainsi que les traits qui y sont associés (par exemple Endler 1980 ; Bischoff et al. 1985 ; Kodric-Brown 1985 ; Reynolds & Gross 1992).

Chez les animaux non aquatiques, en général, des chambres de choix ou des labyrinthes en T ou en Y sont utilisés et des mâles ayant différentes caractéristiques morphologiques ou odorantes sont placés à chaque extrémité de ces dispositifs. Ce type d'équipement a été utilisé pour tester de nombreuses espèces telles que les rongeurs (par exemple Williams et al. 1992 ; Clarke & Faulkes 1999 ; Drickamer et al. 2000 ; Roberts & Gosling 2003), les insectes (par exemple Ehrman & Probber 1978 ; Wilkinson et al. 1998 ; Thornhill 1992), les reptiles (par exemple Bleay & Sinervo 2007). Dans certains cas, les mâles vivants peuvent être remplacés par des vidéos (par exemple Clark & Uetz 1992).

Chez les oiseaux, des tests de double choix avec des mâles vivants ont aussi été utilisés pour tester les préférences des femelles pour un mâle. Cette méthode a été beaucoup utilisée chez le diamant mandarin (par exemple Burley et al. 1982 ; Ten Cate & Mug 1984 ; Burley & Coopersmith 1987 ; Forstmeier & Birkhead 2004 ; Holveck & Riebel 2007) mais aussi chez d'autres espèces d'oiseaux comme le roselin du Mexique (*Carpodacus mexicanus* ; Hill 1990), la caille japonaise (*Coturnix japonica* ; White & Galef 1999), le chardonneret jaune (*Carduelis tristis* ; Johnson et al. 1993).

Lorsque des espèces communiquent plutôt de manière acoustique et dont les vocalisations jouent un rôle important dans les interactions mâle-femelle, des enceintes diffusant des sons sont plutôt utilisées à la place des individus vivants. Cette technique, appelée phonotaxis et défini comme l'approche de l'individu vers la source sonore (Searcy 1992), permet de tester l'influence seule du son sur le comportement des femelles. Dans ce type de dispositif, une femelle réceptive est placée de manière équidistante entre deux enceintes diffusant des vocalisations de mâles, en général synthétiques et contrôlées, dans lesquelles un seul paramètre varie (par exemple la durée, la répétition, la fréquence etc..). Les préférences des femelles sont ensuite mesurées en prenant en compte le temps passé à proximité de chaque enceinte ou le nombre de réponses vocales ou comportementales données à l'un ou l'autre son diffusé. Ce type de dispositif a été largement utilisé chez les amphibiens (Gerhardt 1974 ; Ryan 1980 ; Sullivan 1983 ; Arak 1988 ; Gerhardt et al. 2000), chez les insectes (Popov & Shuvalov 1977 ; Hedrick 1986 ; Bailey & Gwynne 1988) et chez les oiseaux chanteurs. Chez ces derniers, on peut citer des travaux de référence effectués chez le diamant mandarin par Miller (1979a) et Clayton (1988). Chez cette espèce, le chant du mâle joue un rôle très important dans le choix de partenaire de la femelle (MacDougall-Shackelton et al. 1998). Différents chants, contenant différents paramètres acoustiques, sont diffusés sur différentes enceintes et les réponses comportementales des femelles, comme le temps d'approche et le temps passé à proximité de chaque enceinte, sont mesurées en réponse à ces chants. Grâce à cette méthode, Miller (1979a) a pu démontrer que les femelles préféraient le chant de leur partenaire comparé à un chant d'un autre mâle et qu'elles préféraient aussi le chant de leur père comparé à un autre chant (Miller 1979b). Clayton (1988) a démontré, avec cette méthode, que les mâles et les femelles de diamant mandarin préféraient le chant de leur père, ou un chant qu'ils avaient entendu de manière précoce dans leur vie, comparé à un autre chant non familier.

Dans certaines expériences, les enceintes sont remplacées par des leurres, des robots ou des vidéos. Les leurres et les robots permettent de contrôler la majorité des variables visuelles présentées à la femelle testée. Lorsque les enceintes sont remplacées par des leurres, des robots ou des vidéos, les études peuvent chercher à comprendre l'effet de plusieurs signaux spécifiques, acoustiques et visuels, dans les préférences des femelles. Chez certaines espèces, telles que les grenouilles et les oiseaux, les signaux

visuels et acoustiques peuvent jouer un rôle important dans les préférences des femelles (Stange et al. 2016). On peut citer le cas de la grenouille túngara (*Physalaemus pustulosus*), où il a été montré que l'inflation du sac vocal ainsi que les vocalisations du mâle étaient des signaux ayant un effet sur les préférences des femelles. Ainsi, dans ce type d'expériences, de simples enceintes sont remplacées par des vidéos combinées à des diffusions de cris afin de tester les préférences des femelles pour des combinaisons différentes de signaux acoustiques et visuels (Rosenthal et al. 2004). L'avantage d'utiliser d'autres stimuli que des mâles vivants est qu'il est ainsi possible de maîtriser un maximum de variables puisque le simple changement de comportement d'un mâle peut être lié à un changement de préférence de la femelle (Goldschmidt et al. 1993).

L'utilisation de cette méthode soulève cependant quelques problèmes. Les préférences sont souvent évaluées de manière directionnelle et dichotomique (stimulus préféré ou non). Ainsi, les potentielles variations des préférences entre les femelles et au sein d'une même femelle ou d'une population peuvent ne pas être mises en évidence (Wagner 1998).

I.4.4 Test de conditionnement opérant

La méthode du conditionnement opérant est une méthode utilisée depuis la moitié du 20ème siècle (Ferste & Skinner 1957). Le principe général de cette méthode est que l'animal, placé dans un dispositif de conditionnement opérant, doit effectuer une tâche ou un comportement, comme par exemple appuyer sur une pédale, lors de la présentation d'un premier type de stimuli ou ne doit pas effectuer la tâche/le comportement ou doit appuyer sur une autre pédale lors de la présentation d'un second type de stimuli. Si la tâche est effectuée correctement, l'animal est récompensé par de la nourriture par exemple, ainsi la tâche positive ou le type de stimuli à choisir sont renforcés de manière positive (renforcement positif) (Weary 1992). Grâce à cette méthode, il est donc possible de déterminer si un individu est capable de percevoir les similarités (ou les différences) entre des stimuli présentés lors de la phase d'entraînement et des stimuli présentés lors de la phase de test (Weary 1992). Afin d'évaluer les capacités d'apprentissage et de mémorisation des animaux, une fois la tâche apprise, les chercheurs peuvent inverser les stimuli récompensés et évaluer le

temps ou le nombre d'essais que mettra l'animal à reproduire la tâche à nouveau correctement en choisissant le bon stimulus.

Cette méthode a été utilisée chez plusieurs espèces, comme l'oiseau chanteur (par exemple Sinnott 1980), le rat (par exemple Dunnett et al. 1999), le lapin (par exemple Lockhart & Moore 1975), le primate non humain (par exemple Schulze & Paule 1991), afin de tester les perceptions sensorielles et les habilités à discriminer entre plusieurs stimuli.

Dans les études sur le pinson des arbres, *Fringilla coelebs*, Stevenson (1967, 1969, Stevenson-Hinde 1973) a mis en évidence que le chant seul pouvait servir de récompense et servir de renforçateur dans les expériences de conditionnement opérant. L'utilisation du chant comme renforçateur a été aussi testé chez le diamant mandarin dans les études de Ten Cate (1991) et Adret (1993).

Par la suite, l'utilisation du chant comme renforçateur a été utilisée dans les tests de conditionnement opérant afin d'évaluer les préférences des femelles d'oiseau chanteur pour un chant de mâle. Ainsi, pendant le test de conditionnement opérant, la femelle, isolée socialement et acoustiquement, pouvait appuyer sur l'une ou l'autre clé ou se percher sur l'un ou l'autre perchoir dans la cage, déclenchant la diffusion d'un type de chant spécifique à chaque clé ou perchoir. En appuyant sur une clé ou en se perchant, la femelle pouvait activer autant de fois qu'elle voulait et quand elle voulait la diffusion du chant attribué à la clé ou au perchoir activé. Pour éviter les biais de côté, les stimuli étaient contrebalancés entre les clés ou les perchoirs d'un jour à l'autre. Il était considéré que la femelle appuyait plus sur la clé, ou se perchait plus sur le perchoir, qui déclenchait la diffusion de son chant préféré.

De cette façon, Riebel et Slater (1998) ont démontré que les femelles de pinson des arbres se perchaient plus sur le perchoir qui déclenchait la diffusion d'un chant non familier de mâle pinson des arbres contenant une phrase de fin complexe comparé à un perchoir diffusant un chant non familier de mâle pinson des arbres ne contenant pas de phrase de fin complexe. Chez le diamant mandarin, les femelles appuyaient plus sur la clé qui déclenchait la diffusion du chant de leur père (Riebel et al. 2002) ou le chant auquel elles avaient été exposées au début de leur vie (Riebel 2000) comparée à la clé qui déclenchait la diffusion de chants non familiers. Chez le bruant des marais, les femelles préfèraient se percher sur le perchoir qui déclenchait la diffusion d'un chant de

mâle local qu'un chant de mâle « étranger » (Anderson 2009). Chez l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, les femelles se perchaient plus sur les perchoirs déclenchant la diffusion des chants les plus longs depuis une boite de nidification (Gentner & Hulse 2000).

La mise en place et l'utilisation d'un matériel spécialisé et coûteux (ordinateur, cage et outil spécialisés, caisson d'isolement acoustique, logiciels spécialisés dans le traitement automatique des données, etc.) pour gérer le dispositif de conditionnement opérant de manière automatique peuvent être une contrainte à l'utilisation de cette méthode pour tester les préférences des femelles. De plus, la phase d'entraînement peut être longue et fastidieuse (Weary 1992) et certains individus ne réussisent jamais à apprendre la tâche demandée (par exemple Riebel et al. 2002), le comportement demandé n'étant pas toujours naturel chez l'espèce testée. Cependant, cette méthode peut être une alternative aux méthodes qui ne fonctionnent pas chez certaines espèces, comme la méthode de mesure des PSA. En effet, dans l'étude de Anderson (2009), les femelles qui n'ont pas effectué de PSA ont quand même montré une préférence pour un type de chant dans le test de conditionnement opérant. De plus, cette méthode implique un choix actif de la femelle qui peut être testé de manière répétée sur un long terme, sans effet d'habituation observable dans d'autres méthodes (Anderson 2009), et permet ainsi d'évaluer les procédés motivationnels associés au chant (Ikebuchi et al. 2003).

I.4.5 Réponse cardiaque pendant la diffusion de chant

L'utilisation de la réponse cardiaque pendant la diffusion de chant est une méthode qui est rarement utilisée et dont les résultats peuvent être controversés (Searcy 1992). De manière générale, deux ou trois électrodes sont implantées de manière sous-cutanée, au moins une électrode au niveau de l'épaule et une autre au niveau de l'abdomen. Le rythme cardiaque est ainsi mesuré à l'écoute de stimulations auditives. Pendant les tests de diffusion, les oiseaux sont maintenus individuellement dans un caisson d'isolement acoustique. Lors des diffusions de chants, une accélération ou une décélération du rythme cardiaque peuvent être observées et mesurées. Cette méthode est surtout utilisée pour évaluer la capacité des femelles (et des mâles) à discriminer entre des chants conspécifiques et hétérospécifiques (par exemple Ikebuchi

et al. 2003) mais la préférence de la femelle pour un chant, démontrée par un changement de rythme cardiaque, reste critiquable (Searcy 1992).

Les différences de mesures et d'observations entre les différentes recherches ne permettent pas de conclure facilement sur l'utilisation de cette méthode pour mesurer les préférences des femelles pour un chant. En effet, certaines études (par exemple Dooling & Searcy 1980 ; Diehl & Helb 1986) montrent une accélération et une décélération du rythme cardiaque lors de la stimulation acoustique alors que d'autres études (par exemple Zimmer 1982 ; Ikebuchi et al. 2003) montrent seulement une accélération du rythme cardiaque. D'autre part, les études ayant utilisé la réponse cardiaque comme mesure, ne trouvent pas forcément les mêmes résultats : Ikebuchi et collaborateurs (2003) trouvent une réponse cardiaque différente entre les mâles et les femelles alors que ce n'est pas le cas pour Zimmer (1982). Ikebuchi et collaborateurs (2003) décrivent la phase d'accélération cardiaque comme une phase démontrant un procédé de perception du stimuli alors que d'autres études utilisent plutôt la phase de décélération cardiaque (Diehl & Helb 1986 ; Hugdahl 1995).

D'autres difficultés peuvent être attribuées à cette méthode. Une opération est nécessaire afin de poser les électrodes sur les oiseaux rendant l'intervention invasive et pouvant avoir un impact sur le comportement de l'oiseau pendant le test (Searcy 1992). L'utilisation de radio transmetteur a été testée par la suite pour éviter l'opération mais les transmissions de rythmes cardiaques semblent être plus compliquées, moins précises et les radio-transmetteurs peuvent être perdus par l'oiseau (Searcy 1992). D'autre part, cette méthode demande d'avoir un matériel assez spécifique et conséquent pour l'analyse du rythme cardiaque, en plus du matériel nécessaire aux diffusions de chants (Searcy 1992).

I.4.6 L'effet maternel

L'effet maternel, de manière générale, inclut tout acte maternelle en relation avec les soins aux jeunes, c'est-à-dire tout acte prodigué au bénéfice de sa descendance afin d'en accroître sa survie (Mousseau et Fox 1998). Ces effets maternels sont un mécanisme adaptatif de plasticité comportementale et phénotypique en réponse à l'hétérogénéité et aux variations de l'environnement. Une bonne ou une mauvaise adaptation de la mère à cette hétérogénéité de l'environnement pourrait ainsi avoir des

conséquences sur les conditions de développement, l'état physiologique et la croissance de la progéniture. Le mâle a ainsi tout intérêt à stimuler le comportement maternel des femelles conspécifiques afin de maximiser un bon développement de sa progéniture. De plus, rappelons que la femelle aura intérêt à sélectionner et donc à préférer un mâle de la meilleure qualité possible pour maximiser les bénéfices directs (de bons soins paternels, un bon territoire, etc.) et/ou indirects (des descendants de bonne qualité génétique) apportés par le mâle (Kirkpatrick & Ryan 1991 ; Andersson 1994). Ces effets maternels peuvent être mesurés de différentes manières, comme par exemple la date de ponte des œufs, la composition des œufs, les soins aux jeunes, la défense du nid, etc.

Des études ont ainsi utilisé cette théorie afin de mesurer les préférences des femelles pour un mâle en observant les comportements maternels de la femelle. Ils font ainsi l'hypothèse que la femelle, face à un mâle préféré, investirait plus dans sa progéniture que face à un mâle non préféré.

On peut citer les expériences de Kroodsma (1976) et de Hinde et Steel (1976) qui ont montré que les femelles de canari, *Serinus canaria*, construisaient plus leur nid lorsqu'elles entendaient des chants de mâles conspécifiques comparés à des chants de mâles hétérospécifiques (Hinde & Steel 1976) et pondaient plus d'œufs lorsqu'elles entendaient des chants de mâles conspécifiques constitués d'un large répertoire syllabique comparés à des chants de mâles constitués d'un plus petit répertoire (Kroodsma 1976).

Cette méthode ne semble pas permettre de tester des animaux en condition naturelle et exige un traitement à l'œstradiol chez certaines espèces (par exemple Spitler-Nabors & Baker 1983), de la même manière que la méthode de mesure des PSA. D'autre part, si l'on utilise certaines mesures, comme le nombre d'œufs pondus, les données ne peuvent pas être obtenues rapidement (Searcy 1992).

I.5 Présentation de l'étude

I.5.1 Objectif de l'étude

Pendant de nombreuses années, les études sur la théorie de la sélection sexuelle se sont surtout focalisées sur l'étude des caractères sexuels secondaires des mâles,

créant ainsi un biais important dans les études sur la reproduction animale (Caro 2012). D'autre part, la femelle a été décrite traditionnellement comme l'individu passif dans les rencontres mâle-femelle (Cunningham & Birkhead 1998; Hrdy 1999). Enfin, la recherche sur la communication animale s'est elle aussi principalement focalisée sur l'étude des vocalisations des mâles, et plus particulièrement le chant, laissant de côté la femelle et les nombreuses informations qu'elle pourrait nous apporter pour mieux comprendre son rôle dans les interactions entre congénères et dans la sélection sexuelle.

Ainsi, l'objectif principal de cette thèse est de mieux comprendre les signaux que les femelles émettent lors d'interactions avec un mâle dans un contexte de reproduction chez le canari domestique.

Chez les oiseaux, les interactions entre un mâle et une femelle sont souvent multimodales, c'est-à-dire que la communication entre les individus peut impliquer un comportement complexe utilisant plusieurs canaux sensoriels (auditif, visuel, chimique, tactile ; Partan & Marler 2005). Cependant, la plupart des études se sont focalisées sur les signaux émis par les mâles (Catchpole & Slater 2008) et l'on sait encore peu de choses sur la façon dont les femelles utilisent leurs signaux lorsqu'elles interagissent avec ces derniers. J'ai donc tout d'abord cherché à décrire les comportements et les signaux échangés entre un mâle vivant et une femelle vivante dans un contexte de reproduction, sans utiliser de playback, et en faisant varier les modalités avec lesquels les individus pouvaient interagir. Ensuite et à l'aide de playback, j'ai cherché à mieux comprendre les fonctions des signaux des femelles, en étudiant l'effet de différentes combinaisons de signaux de femelles sur les signaux des mâles. Afin de mieux comprendre le rôle de la femelle dans la sélection sexuelle et les variations de ses préférences sexuelles, j'ai cherché à savoir si les femelles étaient capables de copier le choix de partenaire d'une autre femelle en se basant uniquement sur des interactions acoustiques entre un mâle et une femelle. Ensuite, en utilisant deux méthodes, la méthode du conditionnement opérant et la méthode de mesure des vocalisations, j'ai testé les préférences des femelles pour différents types de chants de mâles et, en comparant les résultats des deux méthodes, j'ai cherché à savoir si les différentes méthodes utilisées en laboratoire pour tester les préférences des femelles apportaient des résultats identiques, congruents et répétables. En effet, depuis quelques années, des variations dans les préférences des femelles ont été rapportées dans la littérature

scientifique et ces variations peuvent provenir d'un artéfact dérivé de l'utilisation de différentes techniques mesurant les préférences des femelles (Wagner 1998). Il est donc important d'évaluer l'influence de différentes méthodes dans la mesure des préférences des femelles. Pour finir, toujours dans le but de mieux comprendre le rôle des signaux des femelles dans les interactions mâle-femelle et plus précisément ici de mieux comprendre l'effet de leurs vocalisations sur les mâles, j'ai utilisé les deux mêmes méthodes précédentes pour tester les préférences des mâles pour différents types de vocalisations de femelles.

I.5.2 Choix et intérêt du modèle d'étude

Puisque les oiseaux chanteurs interagissent souvent grâce à des signaux multimodaux, il m'a semblé judicieux de pouvoir tester ces différents signaux indépendamment les uns des autres. Les interactions auditives peuvent être facilement simulées grâce à des repasses d'interactions préalablement enregistrées ou créées (par exemple Mennill et al. 2003 ; Freed-Brown & White 2009). L'utilisation de repasses peut être utilisée en nature ou en laboratoire. Cependant, en nature, il est difficile de limiter le nombre de participants aux interactions et de limiter l'influence sociale d'individus voisins. Les conditions de laboratoire permettent de contrôler un maximum de variables pouvant influencer les réponses des individus testés. Les conditions de laboratoire permettent aussi de contrôler les modalités sensorielles présentées aux individus testés, notamment grâce à l'utilisation de la technique de repasses et de caissons d'isolement acoustique ; ces conditions permettent par exemple de tester exclusivement l'influence de la modalité auditive sur les préférences des femelles pour un chant de mâle. Par ailleurs, les conditions de laboratoire permettent aussi de contrôler la luminosité dans laquelle les individus vivent et d'observer continuellement le cycle reproducteur des animaux testés. Enfin, l'utilisation du conditionnement opérant avec un chant comme récompense nécessite également des conditions d'expérimentations contrôlées et un matériel informatique important. Il a donc été nécessaire de choisir un modèle d'étude que l'on peut élever en laboratoire.

Le canari domestique, *Serinus canaria*, a ainsi été choisi pour l'ensemble des expériences réalisées dans cette thèse. Le canari domestique est une espèce bien connue et ayant des conditions d'élevage et de reproduction très bien maîtrisées puisqu'il est

élevé en laboratoire et en animalerie depuis de nombreuses années. De plus, étant donné que plusieurs expériences portent sur les préférences des femelles et leurs interactions multimodales avec les mâles, le canari domestique est un bon candidat puisque nous savons que cette espèce communique grâce à des modalités visuelles et auditives et que les préférences des femelles de cette espèce sont étudiées depuis plusieurs années (pour plus de détails, voir la partie juste en dessous sur la présentation de l'espèce). Cependant, les fonctions et les effets des signaux des femelles sur les mâles sont encore très mal connus et nécessitent encore beaucoup de recherches. Pour finir, chez cette espèce, la simple variation de luminosité et le changement de nourriture, facilement modifiables en laboratoire, permettent de faire varier les périodes du cycle de reproduction de l'individu que l'on veut tester, rendant ainsi cette espèce très intéressante pour les expériences réalisées dans cette thèse.

I.5.3 Présentation de l'espèce

Le canari est un oiseau appartenant à l'ordre des Passériformes (Passereaux), au sous-ordre des Oscines (les oiseaux chanteurs) et à la famille des Fringillidés. Il fait partie du genre *Serinus* qui regroupe 37 autres espèces. Le canari domestique provient de la souche sauvage, le canari sauvage (*Serinus canaria*), originaire des îles Canaries, des îles des Açores et de l'archipel de Madère. Cette espèce est granivore et frugivore. Les individus mesurent environ 15 centimètres du bec à la queue, pour une envergure d'environ 25 centimètres et pesant entre 18 et 28 grammes. Ces oiseaux ne présentent pas de dimorphisme sexuel et exhibent, à l'origine, un plumage marbré de vert et de brun.

Le canari a été domestiqué au début du XV^{ème} siècle. Les éleveurs, séduits à l'origine par le chant du canari, ont très rapidement sélectionné des caractéristiques particulières puisque cette espèce se reproduisait très bien en captivité. Suite à une commercialisation importante et à des sélections différentes entre époques et pays, on compte aujourd'hui plus d'une quarantaine de variétés classées en trois souches : les canaris communs, les canaris chanteurs et les canaris de formes et de postures. Dans les expériences de ma thèse, j'ai utilisé la souche commune. Même si le canari sauvage et le canari domestique restent proches génétiquement (Arnaiz-Villena et al. 1999), les nombreuses sélections ont généré une variabilité génétique et phénotypique

importante, notamment au sein de la souche commune issue de la souche de canaris non « strictement » sélectionnés (Pomarède 1992). Suite à cette domestication, on a vu apparaître différentes robes : orange, jaune, verte, blanche et grise, tachetée, etc.

Afin de mieux différencier le canari sauvage du canari domestique, je commencerai par présenter ce que l'on sait sur le canari sauvage puis j'essayerai de résumer les nombreuses études réalisées sur le canari domestique.

I.5.3.1 Le canari sauvage

Le canari sauvage n'est pas un oiseau migrateur. Il est socialement monogame et les femelles et les mâles ne cherchent pas de copulation extra-paire. En dehors de la période de reproduction, ils forment des groupes mixtes. Leur période de reproduction s'étend de février à juin. Le taux de testostérone n'est pas différent en période de reproduction et les principaux facteurs influençant le début de la période de reproduction sont les conditions environnementales telles que la disponibilité en nourriture et en eau (Leitner et al. 2003). Les conditions environnementales telles que le climat, parfois difficiles sur les îles, peuvent aussi impacter grandement les conditions dans lesquels les canaris sauvages se reproduisent (Voigt & Leitner 1998). Le choix des mâles par les femelles se fait hors période de reproduction et la mise en place des couples se fait juste avant la période de reproduction (Voigt et al. 2003). Ces couples restent ensemble pendant au moins une saison de reproduction mais peuvent être observés ensemble parfois hors de la saison et même durant deux saisons de reproduction consécutives (Voigt & Leitner 1998).

Les nids sont construits exclusivement par les femelles pendant 2 à 11 jours. Pendant cette période de construction du nid, les mâles vont garder et défendre leur femelle en copulant régulièrement avec elle et en émettant des chants au dessus des nids (Voigt & Leitner 1998). Le mâle copulera également souvent avec la femelle lorsqu'elle pondra ses œufs (Voigt et al. 2003). Les mâles ne possèdent pas de large territoire mais ils défendent intensément leur nid. Les femelles vont construire leur nid dans des plantes ou des arbres entre 10 et 180 centimètres de haut et n'auront pas de préférence particulière pour un type de plantes. Le nid mesure environ 5 centimètres de diamètre et est formé de végétaux et de plumes de goéland. On trouve une distance moyenne entre deux nids voisins de 15 à 30 mètres (Voigt & Leitner 1998). Les femelles

pondent entre 3 à 5 œufs (Bannerman & Bannerman 1965 ; Voigt & Leitner 1998) et les paires font deux à trois couvées par saison de reproduction (Voigt & Leitner 1998). La femelle commence à couver lorsque l'avant dernier œuf est pondu et la couvaison dure 14 jours. Le canari est une espèce nidicole, c'est-à-dire que les jeunes sont élevés au nid. Une fois les œufs éclos, pendant la première semaine, le mâle nourrit la femelle et les oisillons. Ensuite, toutes les 20 minutes, les deux parents nourrissent les jeunes qui quittent le nid 15 jours après l'éclosion (Voigt & Leitner 1998).

Chez le canari sauvage, le mâle chante pendant et hors de la période de reproduction. La taille du répertoire syllabique du chant ne diffère pas entre les deux saisons mais c'est la composition du répertoire qui varie. 75% des syllabes seront chantées pendant les deux saisons (Leitner et al. 2001). Mais, pendant la période de reproduction, les chants seront plus longs et on observera une augmentation des syllabes modulées en fréquence (Leitner et al. 2001). Ces syllabes modulées en fréquence forment des phrases qui sont très attractives pour les femelles (Leitner et al. 2001). Ainsi, Voigt et ses collaborateurs (2003) proposent qu'au vu des grandes variabilités interindividuelles dans la qualité des chants des mâles émis hors de la saison de reproduction, cette qualité hors saison de reproduction pourrait refléter la qualité des chants émis pendant la période de reproduction.

I.5.3.2 Le canari domestique

De nombreuses études ont été réalisées sur le canari domestique. Je tenterai ici de les résumer. Je commencerai par parler de la reproduction, puis des études sur les femelles et en particulier des préférences de celles-ci. Enfin, je parlerai des mâles et de leur chant.

La reproduction

Chez le canari domestique, la photopériode semble jouer un rôle important dans la physiologie et le développement des comportements liés à la reproduction. Le changement de photopériode semble avoir un impact sur la construction du nid (Hinde et al. 1974 ; Hinde & Steel 1975, 1978), le développement des gonades (Nicholls & Storey 1976, 1977 ; Pohl 1994) ou encore sur l'apparition des postures de sollicitation à

l'accouplement (PSA ; Leboucher et al. 1994). Ainsi, pour déclencher les comportements liés à la reproduction, une photopériode dite de jours longs (minimum 15 heures de jour et 9 heures de nuit) est préconisée et remplacerait les implants d'œstradiol utilisés pendant longtemps dans les expériences sur le comportement sexuel des femelles (Leboucher et al. 1994). Cependant, pour que les comportements sexuels se développent au mieux, il est nécessaire d'exposer les femelles à une photopériode dite de jours courts (9 heures de jour et 15 heures de nuit) pendant minimum 6 semaines avant de les exposer à une photopériode de jours longs (Hinde & Steel 1978 ; Leboucher et al. 1994). D'autres facteurs peuvent jouer sur la reproduction des femelles et leur comportement. Kroodsma (1976) et Hinde et Steel (1976, 1978) ont proposé que les chants du mâle canari, en particulier les chants spécifiques à large répertoire, stimulaient de manière importante le déclenchement du cycle reproducteur de la femelle, augmentait le taux d'hormone lutéinisante dans le plasma, activait la phase folliculaire, la ponte des œufs et la construction du nid. Par la suite, plusieurs études ont montré que le chant du mâle et la phrase A pouvaient stimuler la ponte (Bentley et al. 2000), influencer la taille des œufs (Leitner et al. 2006) et la composition des œufs (Gil et al. 2004 ; Tanvez et al. 2004 ; Garcia-Fernandez et al. 2013). L'injection de progestérone ou de fradrozole inhibe les comportements sexuels des femelles de canari domestique (Leboucher et al. 1998, 2000). L'augmentation de l'œstradiol semble être liée au déclenchement de la construction du nid et de la ponte des œufs (Leboucher et al. 1994). En ce qui concerne la ponte chez la femelle canari domestique, elle pond entre 2 à 5 œufs par cycle et la couvaison dure 14 jours et débute dès que le premier œuf a été pondu.

Les préférences des femelles

Les préférences sexuelles des femelles de canari domestique pour les chants des mâles ont fait l'objet de nombreuses études. La mesure des PSA (figure 1) a été très largement utilisée afin de détecter leurs préférences pour un chant de mâle. Ainsi, il a été démontré que les femelles faisaient plus de PSA pour des chants de mâles conspécifiques (Kreutzer & Vallet 1991) et surtout que les femelles réagissaient plus avec des PSA à des chants de mâles contenant une phrase particulière, que l'on appelle la phrase « sexy » ou la phrase A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). Cette phrase est constituée de syllabes composées de deux notes répétées couvrant une large

bande de fréquence (minimum 2kHz) et ces syllabes sont émises à un fort taux de répétition avec un tempo supérieur à 15 syllabes par seconde (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998) (figure 2). De plus, il a été montré que les femelles faisaient plus de PSA pour des chants de mâles maximisant à la fois le taux de répétition des syllabes et la largeur de bande de fréquence, ce qui n'est pas produit naturellement par les mâles (Drãgãnoiu et al. 2002). En réalité, les mâles de canari domestique produisent un compromis entre la largeur de bande de fréquence et le taux de répétition syllabique réalisable physiquement lors de la production des trilles dans le chant (Drãgãnoiu et al. 2002 ; Podos 1997 ; Sprau et al. 2013). Des études ont montré que les femelles possédaient des prédispositions de préférences pour les larges bandes de fréquence (6kHz) qui ne sont pas chantés naturellement par les mâles (Drãgãnoiu et al. 2002). Les femelles semblent aussi avoir des prédispositions de préférences pour certaines caractéristiques du chant et préfèrent par exemple les chants contenant une phrase A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998), les chants émis à basses fréquences (Pasteau et al. 2007), les chants longs (Pasteau et al. 2009a) et de forte intensité (Pasteau et al. 2009b). Les phrases sexy sont aussi produites par le canari sauvage et déclenchent aussi des PSA chez les femelles de canari domestique (Leitner et al. 2001).

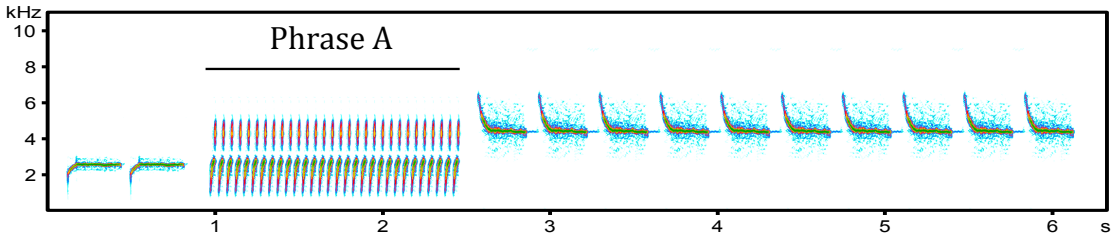


Figure 2. Sonogramme d'un chant de mâles de canari domestique contenant une phrase A (la fréquence en fonction du temps est représentée ici).

Les préférences des femelles pour un chant de mâle peuvent aussi être mesurées par leur réponse vocale. Nagle et ses collaborateurs (2002) ont montré que les préférences des femelles de canari domestique pouvaient être aussi mises en évidence en étudiant le nombre de cris simples (aussi appelé cris de contact) émis en réponse aux chants de mâles. En effet, ils ont trouvé un modèle de réponse identique pour les PSA et les cris simples : les femelles répondaient plus avec des PSA et des cris simples aux

chants de mâles canaris domestiques contenant une phrase A qu'aux chants de mâles canaris domestiques n'en contenant pas et aux chants de mâles hétérospécifiques. Dans une étude réalisée lors de mon Master 1, nous avons mis en évidence que les femelles émettaient plus de trilles-spécifiques des femelles (TSF) en réponse aux chants des mâles contenant une phrase A comparés à des chants contenant une phrase B moins attractive et à des chants hétérospécifiques (Amy, Salvin, Naguib et Leboucher 2015). Les TSF sont des notes répétées de manière arythmique avec de grandes variations dans l'intensité d'émission (figure 3). De plus, nous avons montré une corrélation positive entre les PSA et les TSF, montrant ainsi un modèle identique de réponses visuelles et acoustiques par les femelles de canari domestique pour les chants contenant une phrase A. Les femelles de canari domestique communiquent donc grâce à des signaux multimodaux. Et les TSF semblent avoir comme fonction de solliciter la copulation par le mâle, comme les PSA. D'autre part, l'utilisation des TSF est indépendante des PSA puisque les TSF ont été observées sans PSA (Amy, Salvin, Naguib et Leboucher 2015).

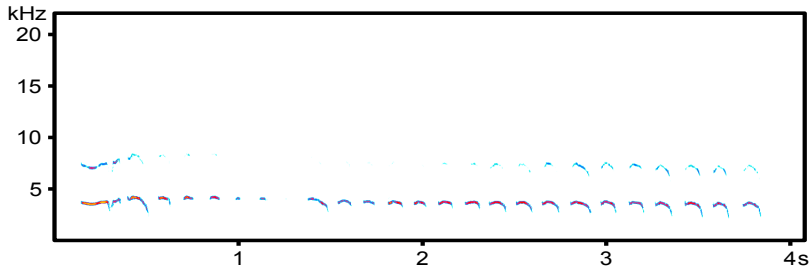


Figure 3. Sonogramme d'un trille-spécifique de femelles de canari domestique (la fréquence en fonction du temps est représentée ici).

Cependant, les préferences des femelles de canari domestique sont plastiques et peuvent être modifiées par l'expérience acoustique qu'elles ont vécue, très tôt pendant leur développement mais aussi à l'âge adulte. Dans les expériences de Nagle et Kreutzer (1997b), les femelles, à l'âge adulte, ont montré une préférence pour le modèle de chant qu'elles avaient entendu précocement (voir aussi Depraz et al. 2000). De plus, ils ont montré qu'elles pouvaient aussi modifier leurs préférences pour un chant de mâle à l'âge adulte après leur premier cycle de reproduction et après avoir entendu différents types de chants de mâles provenant de la même volière qu'elles (Nagle & Kreutzer 1997b). Les femelles préféraient aussi le chant de leur partenaire plutôt que le chant d'un autre

mâle, même s'ils avaient été séparés plus d'un mois (Béguin et al. 1998). Les femelles sont aussi capables de diriger leur préférence pour un chant après avoir entendu une interaction entre deux mâles ; celles-ci préféraient le chant gagnant, c'est-à-dire le chant qui avait recouvert l'autre chant (Leboucher & Pallot 2004 ; Amy et al. 2008). Enfin, le bruit urbain à basse fréquence recouvrant le chant des mâles peut aussi modifier les préférences des femelles pour les chants à basses fréquences (Huet des Aunay et al. 2014). Les préférences des femelles semblent être aussi dépendantes de leur condition physique puisqu'elles semblent être moins sélectives lorsqu'elles sont en moins bonne condition physique (Lerch et al. 2011, 2013).

Le chant du mâle

Chez le canari domestique, le chant est principalement produit par le mâle. L'organisation générale du chant du mâle domestique semble être similaire à celle du chant de la souche sauvage malgré la domestication. On retrouve en effet dans les chants des deux espèces une succession de phrases composées de répétitions de syllabes constituées d'une ou plusieurs notes (Güttinger 1985 ; Leitner et al. 2001). Le canari domestique est un « open-ended learner » en anglais, ou « apprenti ouvert » ou encore « à apprentissage non limité », c'est-à-dire qu'il peut continuer à apprendre un chant tout au long de sa vie. Chez le canari domestique, le mâle continue à changer son répertoire syllabique tout au long de sa vie (Lehongre et al. 2006). Le canari produit un chant grâce à une syrinx, qui est un organe spécifique situé là où les deux bronches se rejoignent pour former la trachée (figure 4). Le passage de l'air est régulé par la syrinx qui est composée de muscles. La vibration de ces muscles produit un son. La syrinx est composée de deux parties : une partie droite et une partie gauche, qui peuvent fonctionner séparément puisqu'elles sont innervées de manière indépendantes. Ainsi, chez le canari domestique, chaque côté de la syrinx est capable de produire une variété de syllabes mais les deux syrinx peuvent produire des gammes de fréquences différentes. Suthers et ses collaborateurs (2004) ont montré que la syrinx gauche produisait des fréquences allant de 1 à 3,6 kHz, alors que la syrinx droite produisait des fréquences de 2,5 à 6-7 kHz (voir aussi Vallet et al. 2006).

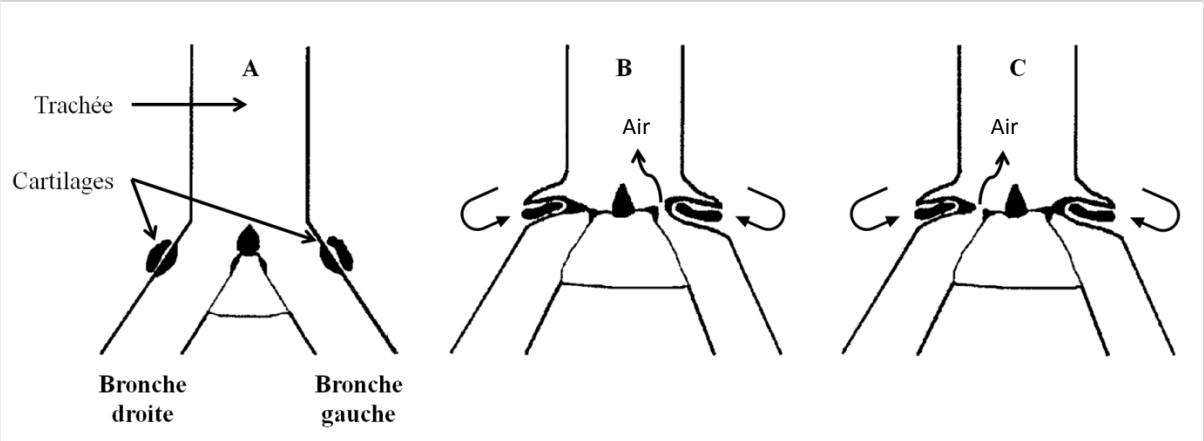


Figure 4. Schéma en vue frontale d'une syrinx d'oiseau chanteur (d'après Suthers et al. 1999). A : Syrinx au repos lors d'une respiration sans vocalisation. B et C : la contraction des muscles syringaux provoque la rotation des cartilages. La syrinx est en position phonatoire. Cette phonation peut se faire de manière bilatérale (non illustré ici) ou en position unilatérale. Lors d'une phonation unilatérale, un côté de la syrinx va se mettre à vibrer lors du passage de l'air en expirant et provoquer un son pendant que l'autre côté est obstrué. Le schéma B représente la production d'un son par la syrinx gauche alors que le schéma C représente la production d'un son par la syrinx droite.

Un système moteur au niveau du cerveau, composé notamment des noyaux HVC (nucleus hyperstriatalis ventrale pars caudale or High Vocal Center) et RA (robustus arcopallialis), contrôle cette syrinx. Le HVC et le RA sont impliqués dans la production des vocalisations apprises, comme le chant. Le RA pourrait être impliqué plus précisément dans le contrôle moteur du bec, de la langue et de la syrinx. On observe une augmentation de la taille du HVC lorsque le chant de l'espèce est complexe et sa taille est plus importante chez le mâle lorsque celui-ci chante et que la femelle ne chante pas (Naguib & Riebel 2006). D'autres noyaux sont aussi impliqués dans le chant, avec l'aire X et l'aire IMAN, impliquées dans l'apprentissage du chant et le complexe L impliqué dans le traitement du chant (Gil & Gahr 2002 ; Naguib & Riebel 2006)(figure 5).

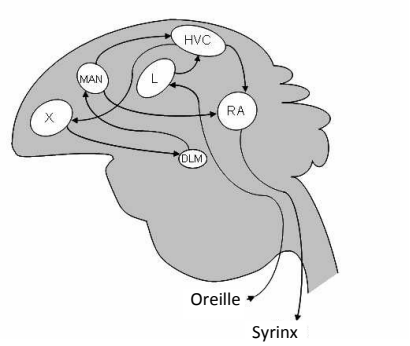


Figure 5. Schéma représentant le système neuronal et les principaux noyaux impliqués dans la production, l'apprentissage et la perception du chant.

Le HVC, semble aussi jouer un rôle important chez la femelle dans la discrimination entre les chants conspécifiques et hétérospécifiques (Brenowitz 1991 ; Del Negro et al. 1998) et dans la discrimination des phrases sexuellement attractives et moins attractives (Del Negro et al. 1998). Leitner et Catchpole (2002) ont montré une corrélation positive entre la taille du HVC et la capacité à discriminer entre des chants. Si on lèse une partie du HVC, les préférences sexuelles des femelles seront retrouvées après plusieurs mois, mettant en évidence une réorganisation possible du HVC. Ainsi, des études ont fait l'hypothèse que la réorganisation du HVC pouvait être impliquée dans la plasticité des préférences sexuelles des femelles suite à des expériences reproductives (Nagle & Kreutzer 1997b ; Béguin et al. 1998 ; Hallé et al. 2002). Une étude récente a supposé que le rôle du système de perceptions d'apprentissage et de production du chant chez le mâle pourrait être étendu à la production des contractions des muscles du cloaque visibles pendant une PSA chez la femelle, voire même à la production des PSA en elle-même (Wild & Botelho 2015)(figure 6).

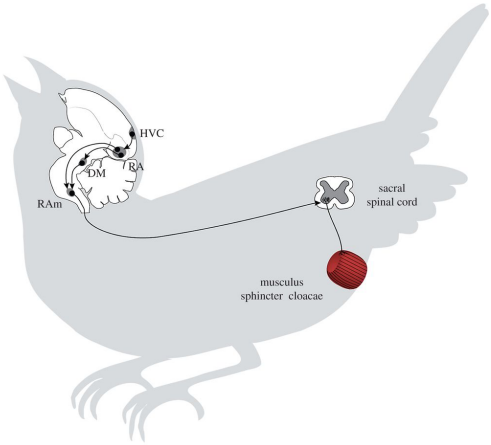


Figure 6. Schéma représentant le système d'interaction neuronale impliqué dans les contractions musculaires cloacales et potentiellement dans la formation d'une PSA : HVC - RA (robustus arcopallialis) - RAm (noyau retroambigualis) - motoneurone du cloaque (Wild & Botelho 2015).

Au laboratoire de Nanterre, une phrase spécifique, chantée par le mâle canari, a fait l'objet de nombreuses études : la phrase « sexy » ou phrase A. Cette phrase A est produite pendant la période de reproduction. Comme précisé au dessus, cette phrase est constituée de notes émises très rapidement avec une large bande de fréquences. Lors de la production de ces phrases A, les mâles créent un compromis entre l'utilisation des largeurs de bandes de fréquences et le rythme syllabique (Podos et al. 2009) et tentent de s'approcher des limites physiques de performance vocale chez cette espèce (Drăgănoiu et al. 2002). Ainsi, cette phrase A ne pourrait être chantée que par des mâles de bonnes qualités physiques et motrices (Suthers et al. 2004). Les mâles dominants semblent chanter plus de phrases A et avoir un meilleur succès reproducteur que les mâles subordonnés (Parisot 2004) et les phrases A semblent inhiber socialement le comportement vocal des autres mâles (Parisot et al. 2002). De plus, les femelles vont répondre plus par des PSA (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998), des TSF (Amy et al. 2015) et des cris simples (Nagle et al. 2002) aux phrases A. La phrase A semble donc être un signal honnête de la qualité du mâle (Zahavi 1975 ; Drăgănoiu et al. 2002 ; Leboucher et al. 2012). Pourtant, si l'on compare le coût énergétique nécessaire pour chanter, celui-ci est inférieur à celui nécessaire pour le vol (Ward et al. 2003) mais le chant, et en particulier la phrase A, met en évidence les aptitudes « respiro-phonatoires » des mâles (Vallet et al. 2006).

Afin de produire des chants typiques, les jeunes mâles ont besoin d'avoir un modèle pendant leur première année de vie, sans quoi l'acquisition du chant ne se fait pas correctement à l'âge adulte (Lehongre et al. 2006). Le procédé d'apprentissage à la suite duquel le jeune imite le chant du modèle prend approximativement 6 à 8 mois mais les premières phrases peuvent être audibles vers 60 jours de vie (Nottebohm et al. 1986). De plus, il est possible d'accélérer la production de chant typique en exposant les jeunes canaris à un taux de testostérone égal à celui d'un mâle adulte (Gardner et al. 2005).

I.5.4 Organisation de l'étude

Ma thèse est composée de cinq chapitres rédigés sous la forme d'articles indépendants les uns des autres. Ils peuvent donc être lus dans un ordre différent de celui proposé. Cependant, le chapitre 1 peut être considéré comme une description des interactions « naturelles » entre le mâle et la femelle de canari. Je vous invite donc à le lire en premier.

Chapitre 1 : « Les interactions entre les mâles et les femelles varient en fonction du contact visuel, acoustique et physique chez le canari domestique (*Serinus canaria*). »

Ce premier chapitre vise à décrire les séquences comportementales lors d'interactions entre un mâle et une femelle non appariés. Afin de déterminer au mieux comment les mâles et les femelles utilisent leurs signaux, ces séquences comportementales ont été caractérisées dans trois conditions différentes : a) lorsque les individus pouvaient s'entendre mais pas se voir, b) lorsque les individus pouvaient s'entendre et se voir mais ne pouvaient pas interagir physiquement, et enfin c) lorsque les individus étaient réunis et pouvaient ainsi interagir visuellement, vocalement et physiquement. Ce chapitre fait l'objet d'un article en préparation.

Chapitre 2 : « Les effets des signaux multimodaux des femelles sur les mâles chez un oiseau chanteur en utilisant des leurres naturalisés ou des vidéos. »

Cette étude avait pour objectif de comprendre comment les signaux des mâles de canari domestique étaient influencés par différents types de signaux acoustiques de

femelles (des TSF ou des cris de contact) combinés à différents types de signaux visuels (des PSA ou non) présentés aux mâles sous forme de femelles naturalisées ou sous forme de vidéos. Ce chapitre fait l'objet d'un article prêt à être soumis.

Chapitre 3 : « Copie acoustique de choix de partenaire chez le canari domestique ? »

Cette expérience avait pour but de tester si les femelles inexpérimentées sont capables de copier les préférences d'une autre femelle en s'appuyant seulement sur des interactions acoustiques entre une femelle et un mâle.

Chapitre 4 : « Mesurer les préférences des femelles pour les chants de mâles chez le canari domestique : le conditionnement opérant et la réponse vocale sont congruents. »

L'expérience présentée dans ce quatrième chapitre visait à comparer les préférences des femelles obtenues grâce à deux mesures : un test de conditionnement opérant et la mesure des réponses vocales émises par les femelles. Ce chapitre a fait l'objet d'un article accepté pour publication dans la revue *Behavioural Processes*.

Chapitre 5 : « Les mâles de canari domestique ne montrent pas de préférences pour les vocalisations de femelles. »

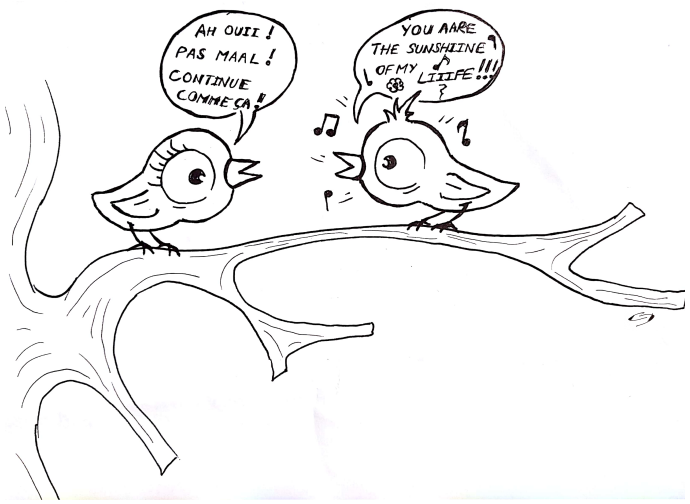
Cette expérience avait pour objectif de déterminer si un test de conditionnement opérant permettait de révéler des préférences chez les mâles de canari pour différents types de vocalisations de femelles.

Chapitre I

Les interactions entre les mâles et les femelles varient en fonction du contact visuel, acoustique et physique chez le canari domestique (*Serinus canaria*).

Ce chapitre est constitué d'un article en préparation

"Male-female interactions vary with visual, acoustic and physical contact in the domestic canary (*Serinus canaria*)".



Male-female interactions vary with visual, acoustic and physical contact in the domestic canary (*Serinus canaria*).

Pauline Salvin*[1], William Salvin, Gérard Leboucher[1] & Mathieu Amy[1]

[1] UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre France

*Corresponding author: salvinpauline@gmail.com

Résumé

Les parades des mâles et des femelles sont une composante fondamentale de la reproduction dans le règne animal. Les parades nécessitent la coordination de comportements complexes entre les mâles et les femelles impliquant souvent l'utilisation de signaux multimodaux élaborés. Cependant, chez les oiseaux chanteurs, la plupart des études sur les parades se sont surtout focalisées sur les signaux des mâles, alors qu'il est de plus en plus évident que les comportements et les signaux des femelles peuvent influencer les parades des mâles. Lors de parades, les individus peuvent combiner des signaux visuels et acoustiques qui peuvent aussi fonctionner indépendamment les uns des autres. La communication vocale et visuelle est importante mais la communication visuelle entre des individus peut être perturbée par les caractéristiques de l'habitat et par la distance. L'expérience présentée ici a pour but d'étudier les interactions naturelles intervenant dans les parades chez le canari domestique, *Serinus canaria*, en utilisant des femelles et des mâles vivants, afin de décrire les séquences comportementales produites dans trois conditions mimant différentes contraintes que l'on pourrait retrouver dans l'environnement : 1) contact vocal seulement, 2) contacts vocaux et visuels et 3) contacts vocaux, visuels et physiques. Nos résultats révèlent que le nombre et le pattern des parades ainsi que le nombre et le pattern des cris sont différents en fonction des modalités dans lesquelles les mâles et les femelles de canari interagissent. Cette étude est l'une des rares à décrire de quelle manière les mâles et les femelles d'oiseaux chanteurs interagissent durant la parade.

Mots-clés : parade, signal visuel, communication vocale, séquence comportementale, oiseau chanteur.

Abstract

Male-female courtships are a fundamental component of reproduction in the animal kingdom. Courtships require complex behavioural coordination between males and females and frequently imply the use of elaborate multimodal signals. However, in songbirds, most studies on courtship mainly focussed on male signalling whereas there is growing evidence that female behaviours and signals could affect male's courtship. During courtship interactions, individuals can combine visual and acoustic signals, which can also function independently of the other. Vocal and visual communications are crucial, but visual communication between individuals can be disturbed by habitat characteristics or by distance. The present experiment aimed to describe natural courtship interactions in the domestic canary, *Serinus canaria*, using living males and females, to characterize behavioural sequences in three conditions that could mimic different constraints of the habitat: 1) with vocal contact only, 2) with vocal and visual contacts and 3) with vocal, visual and physical contacts. Our results revealed that the amount and patterns of courtship as well as the amount and the pattern of calls were different according to the modalities with which male and female canaries were allowed to interact. This study is one of the few describing how living male and female songbirds interact during courtship.

Keywords: courtship, visual signal, vocal communication, behavioural sequence, songbird

Introduction

Male-female courtships are especially noteworthy in the animal kingdom. They are a fundamental component of reproduction in animals: courtships can function to advertise quality or to synchronize reproductive physiology and can lead to essential decisions such the pair bond formation or the copulation (Fusani 2008; Bateson 1983). Courtships require complex behavioural coordination between males and females and frequently imply the use of elaborate multimodal signals (e.g. Ota et al. 2015). In songbirds, there is growing evidence that individuals combine visual courtship display with vocalizations, which may increase the attractiveness of the emitter (e.g. Stange et al. 2016; Rybak et al. 2002). For example, male brown-headed cowbird, *Molothrus ater*, combined a song with an elaborate sequence of physical behaviour, which elicited longer lasting copulation solicitation by the female than the two modalities separated (Cooper & Goller 2004). In the superb lyrebird, *Menura novaehollandiae*, males coordinated repertoires of song types with different types of dance movements with their legs, wings and tail (Dalziell et al. 2013). In the zebra finches, *Taeniopygia guttata*, dance movements could be associated to courtship song (Ullrich et al. 2016). At last in few species, males and females performed audio-visual courtship displays, such as the blue-capped cordon bleu, *Uraeginthus cyanocephalus*, where a tap dancing was associated to songs (Ota et al. 2015).

Visual and acoustic signals emitted during courtship interactions can also function independently of the other. Vocal interactions play an important role in the formation and maintenance of pair bonding (Silcox & Evans 1982; Beletsky 1983; Hile et al. 2000) and the synchronization of the breeding activities (Hinde & Steel 1978; Moore 1983; Wingfield & Marler 1988; Montgomerie & Thornhill 1989). Besides, visual signals also are crucial during courtships; females and males are known to exhibit extravagant traits, such as brightly coloured plumage, elaborate ornaments (Andersson 1994; Clutton-Brock 2007) and performed complex visual displays (e.g Ota et al. 2015; Schlinger et al. 2001) used to attract the opposite sex (Clutton-Brock 2009). Yet, visual communication between individuals could be disturbed by habitat characteristics or by distance (Perez et al. 2015) and, to our knowledge, few studies experimentally investigated the effect of the alteration of visual contact on male-female signalling

interactions; in the zebra finch, the lack of visual contact between the male and the female was compensated by a higher vocal coordination (Perez et al. 2015).

Also, most studies on courtship in songbirds mainly focussed on male signalling whereas there is growing evidence that female behaviours and signals could affect male's courtship (Amy et al. 2018). For example, in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*), the intensity of the male courtship display could be modified by the female startling (Patricelli et al. 2006). In the common whitethroat, *Sylvia communis*, different types of female calls combined with jump influenced song and copulation attempts by the male (Balsby & Dabelsteen 2002).

The present experiment aimed to describe natural courtship interactions, using living males and females, to characterize behavioural sequences in three conditions that could mimic different constraints of the habitat: 1) with vocal contact only (VO), 2) with vocal and visual contacts (VOVI) and 3) with vocal, visual and physical contacts (VOVIPH). The domestic canary was used as a model species since both male and female behaviours are known to affect signals of the other sex. Male songs containing a particular attractive phrase (called "sexy phrase" or A phrase) elicit female Copulation Solicitation Displays (CSD), Female-Specific Trills (FST) and female Contact Calls (CC) (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998; Nagle et al. 2002; Amy et al. 2015). In return, female copulation solicitation signals (i.e. CSD and FST) seem to affect male signalling (Salvin et al. in prep).

In general, we hypothesized that patterns of behavioural sequences will vary according to the modalities of interactions imposed by our experimental conditions. We expected that calling interactions would be favoured in the condition where the birds could only interact vocally (VO), as in zebra finches (Perez et al. 2015). Besides we expected that courtship interactions would be favoured in conditions where birds additionally visually interact (VOVI) or where birds were in physical contact (VOVIPH).

Material and methods

Subjects and housing conditions

Fifteen males and fifteen females of domestic canary (*Serinus canaria*) were used for this experiment. All birds were obtained from a breeder (Animal Diffusion) and were

at least 10 months old at the beginning of the experiment. One month before the experiment, all males and a group of 8 females were placed on a long-day photoperiod (16L: 8D) to trigger their reproductive cycle (Leboucher et al. 1994) and were housed separately. The remaining 7 females were lately placed on a long day-photoperiod (See below, test for sexual receptivity section). Before the experiment, males were maintained in an aviary (3m long x 1m large x 2m high) and females were housed in another room in individual cages (38 × 22 × 26 cm) equipped with two perches, nest bowls and nesting material. All birds were provided with water and seeds daily ad libitum, with breeding food twice a week, and calcium (cuttlebones) for females.

Test for sexual receptivity

Testis size of male canaries drastically increases during the first month of the photoperiod regime change (Hurley et al. 2008) and, therefore, all males were tested after one month of the photoperiod regime change. Yet, to assure that both males and females were sexually receptive during male-female encounters, sexual receptivity of females was more finely assessed. Female canaries generally start to exhibit sexual receptivity (i.e. with CSD) after one up to three weeks of the photoperiod regime change (Leboucher et al. 2012). To determine female sexual receptivity, females were daily exposed to attractive songs (Huet des Aunay et al. 2014). In this manner, male-female encounters were only performed with a male which has spent at least one month in the long photoperiod regime and with a female showing sexual receptivity with CSD during song playbacks. Three females exhibited sexual responses and laid eggs before the minimum of 1 month required for males and were thus tested in their second reproductive cycle. The 12 other females were tested in their first reproductive cycle.

Apparatus and interaction protocol

Fifteen minutes before the experiment, a male was placed in an individual cage (38 × 22 × 26 cm) equipped with two perches, water and seeds and the cage was maintained next to its social aviary for habituation.

At the beginning of the experiment, the female cage and the male cage were placed at the same time on a table in an empty room. The two birds were successively tested in three different conditions: with vocal contact only (VO), with vocal and visual

contact (VOVI) and with vocal, visual and physical contact (VOVIPH). Each condition lasted for 10 minutes. For the VOVI condition, the cages of the male and of the female were placed in the table in front of each other (12 cm of distance) and could visually and vocally interact for 10 minutes. For the VO condition, an opaque partition was placed between the two individual cages and the two birds could vocally interact for 10 minutes. Finally, for the VOVIPH condition, the male was placed in the female's cage and they could interact for 10 minutes. The experiment always started with the VO condition or the VOVI condition. The order of these two conditions was alternated between pairs. The VOVIPH condition was always at the end of the experiment to avoid multiple handlings.

Recordings and video analysis

All male-female interactions were recorded with both a microphone (Behringer C-2) and a webcam (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p) connected to a computer (HP ProBook 640 G2 working under Windows 7 Pro) situated at equal distance of the two cages.

From videos, behaviors and vocalizations of females and males were coded using the Solomon Coder software (by András Péter) to obtain temporal patterns of the behaviors of each member of the pair. For the female, we noted the occurrence and the duration of CSD, begging and display. For the male, we noted the occurrence and the duration of CSD, copulation and display. For characterizing birds' vocalizations, we used Salomon coder to determine if it was the female or the male who vocalized and Avisoft SASlab Pro Avisoft (Raimund Specht, Berlin, Germany) to categorize the vocalization. We noted the number of Contact Call (CC), Simple Trill (TS), Male Specific Call (MSC; only emitted by the male), Female-Specific Trill (FST; only emitted by the female), and the number and the duration of the song emitted by the males. See table 1 for the description of the behaviors.

Behaviors	Elicited by	Description
Contact Call (CC)	Female and male	Single stereotyped note.
Simple Trill (ST)	Female and male	'Repeated calls' (Mulligan & Olsen 1969) consisting of more than one note, emitted in a rhythmic sequence with a constant sound pressure level

		(Amy et al. 2015).
Male Specific Call (MSC)	Male	High-pitched brief note emitted by male canaries when interacting with a female (unpublished data).
Song	Male	"Song tend to be long, complex vocalizations produced by males in the breeding season" (Catchpole & Slater 2008, p.8)
Female-Specific Trills (FST)	Female	Call consisting of more than one note with variation in the number of notes, but emitted in an arrhythmic sequence (Mulligan & Olsen 1969) with variation in the sound pressure level (Amy et al. 2015)
Begging	Female	The female raises her head and gaps toward the male (Schwabl 1996) and emits calls.
Copulation Solicitation Display (CSD)	Female and male	During a CSD, the bird crouches, arches her back and simultaneously brings her tail forward and her head back, moves the wings away from the body and vibrates them and the cloaca (Kreutzer & Vallet 1991).
Display	Female and male	The bird gathers nestling material in the beak (Béguin et al. 2006), runs quickly in the floor of the cage and quickly shakes the head with the nest material in the beak.
Copulation	Female and male	A copulation is noted when the male climbed on the back of the female.

Table 1. Descriptions of male and female behaviours.

Statistics

For each pair and for each condition, sequences of behaviors were extracted from Salomon coder sheets using a computer program created on Java (Java 8 version). This computer program also allowed us to classify behavior sequences in matrices listing the number of times that each behavior follows another (See annexe 2). A behavior could repeat/follow itself. As we took into account the type of behavior starting and finishing a behavioral sequence, we obtained a square matrix of order 14 (13 different behaviors + Start/End) for each pair and for each condition.

In order to test if turn-takings within pairs differed according to the proximity induced by the experimental conditions, we differentiated turn-takings of courtship from turn-takings of call. To characterize turn-takings of courtship, we summed, for each pair, the number of transitions from a male courtship (songs or MSC) followed by a female courtship (CSD or FST) with the number of transitions from a female courtship followed by a male courtship. To characterize turn-takings of call, we summed, for each pair, the number of transitions from a male call (CC or ST) followed by a female call (CC or ST) with the number of transitions from a female call followed by a male call. We then performed Friedman repeated measures analysis of variance on ranks (RM ANOVA) since normality or equal variance failed for turn-takings of courtship and turn-takings of call, respectively. If appropriate, *post hoc* comparisons were performed following the Student-Newman-Keuls method.

In order to describe the behavioral sequences characterizing each condition, we pulled the matrix of all pairs in the same condition as we hypothesized that all pairs behaved in the same way. We thus obtained three matrices (one per condition) providing the number of transitions from one behavior to another. From these matrices, we calculated the transition frequency for each behavioural sequence. The transition frequency is the percentage of times that a particular action pattern follows another (given the first action pattern). Thus, we constructed three transition frequency matrices (one for each condition) based on the number of appearance of each behaviour (see annexe 2 table a, b, c). To determine whether behavior sequences differed from chance, we first calculated expected transition frequencies for each type of behavior. Supposing that each type of behavior was independent and could occur by chance, the expected frequency for each type of behavior was 1/14 = 0.071. Then, we performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transitions of each

type of behavior to the expected frequency. If there was a significant difference, we performed post-hoc test to determine which transition differed from the chance using a chi-square test of goodness-of-fit. False discovery rate was controlled by using a Bonferroni correction by dividing the significant level (0.05) by the number of comparison (14). We thus obtained a new significant level (0.0036). Moreover we discarded all significant transitions under the expected number of behavior (total number of a behavior multiply with the expected frequency) since we wanted to describe which behavior was more likely to follow another one.

Results

Turn-takings of courtship significantly changed between the experimental conditions (χ^2 = 13.35, p = 0,001, N = 15). Pairs alternated significantly more courtship behaviours when visual and vocal (VOVI) contacts were allowed compared to both VO condition (q = 3.74, p < 0,05) and VOVIPH condition (q = 4.56, p < 0,05). Turn-takings of courtship were not significantly different in the VOVIPH condition compared to the VO condition (q = 0.73, p > 0,05). Also, turn-takings of call significantly changed between the experimental conditions (χ^2 = 10.77, p = 0,005, N = 15). Pairs alternated significantly more calls in the VO condition compared to both VOVI condition (χ^2 = 3.47, p > 0,05) and VOVIPH condition (χ^2 = 4.52, p > 0,05). Moreover, pairs alternated significantly more call in the VOVI condition compared to the VOVIPH condition (χ^2 = 2.92, p > 0,05). A Friedman RM ANOVA on ranks followed by a Student-Newman-Keuls procedure was performed for both turn-takings of courtships and turn-takings of calls. See figure 1.

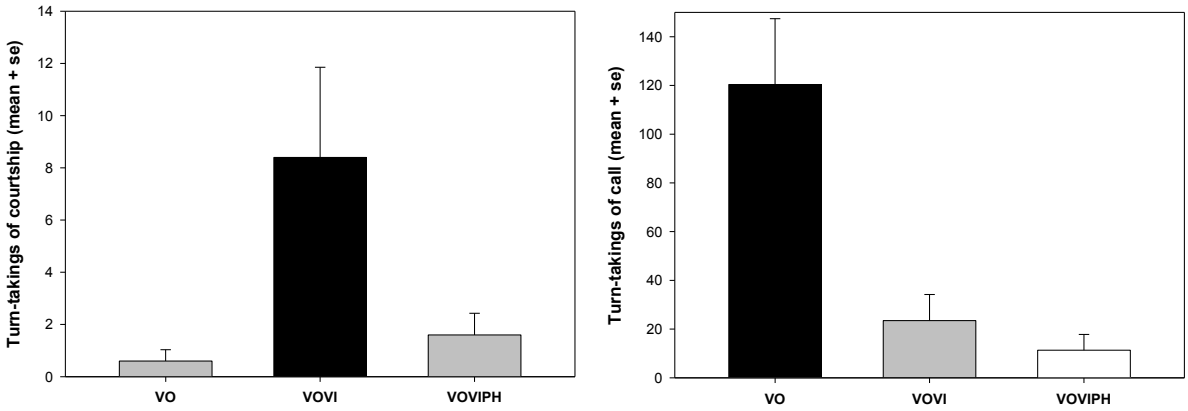


Figure 1. Turn-takings of courtship (left panel) and call (right panel) within pairs according to the modalities of interaction. VO: Vocal contact only; VOVI: Vocal and visual contacts; VOVIPH: Vocal, visual and physical contacts. Different colors indicate a significant difference (Student-Newman-Keuls two-tailed, $p < 0,05$, $N = 15$).

In the VO condition, CSDs of female were followed by more FSTs than expected by chance ($\chi^2 = 65.154$, $p < 0.001$). Songs were followed by more CSDs of female ($\chi^2 = 42.751$, $p < 0.001$) and CCs of female ($\chi^2 = 19.225$, $p < 0.001$) than expected by chance. The CCs were followed by the own CCs of the emitter (female CC: $\chi^2 = 955.75$, $p < 0.001$; male CC: $\chi^2 = 3995.2$, $p < 0.001$) and by CCs (female CC were followed male CC: $\chi^2 = 847.87$, $p < 0.001$; male CC were followed female CC: $\chi^2 = 381.84$, $p < 0.001$) and STs (female ST: $\chi^2 = 148.07$, $p < 0.001$; male ST: $\chi^2 = 282.75$, $p < 0.001$) of the other sex more often than expected by chance. STs, in the same way, were followed by the own STs of the emitter (female ST: $\chi^2 = 2977.9$, $p < 0.001$; male ST: $\chi^2 = 3907.4$, $p < 0.001$) and by the STs (female STs were followed male STs: $\chi^2 = 466.78$, $p < 0.001$; male STs were followed female STs: $\chi^2 = 470.28$, $p < 0.001$) and CCs (female CC: $\chi^2 = 135.09$, $p < 0.001$; male CC: $\chi^2 = 203.91$, $p < 0.001$) of the other sex more often than expected by chance. At last, STs of female followed the MSCs of the male more frequently than expected by chance ($\chi^2 = 280.11$, $p < 0.001$). (For all results, $df = 1$). See table 2, figure 2a.

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	0,0051282	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	**8,6205**	3,7385	**35,328**	1,1538
Display	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846	**65,154**	0,53846	0,53846	0,53846	0,53846
Begging	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MSC	2,6923	2,6923	2,6923	2,6923	2,6923	2,6923	2,6923	0,96923	2,6923	2,6923	2,6923	0,96923	2,6923	**280,11**
Song	1	1	1	1	1	**42,751**	1	1	1	0,0059172	1	1	**19,225**	1
FST	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CCm	81,744	90,154	90,154	90,154	90,154	90,154	90,154	90,154	88,013	90,154	**3995,2**	0,2859	**381,84**	**148,07**
STm	78,25	88,692	88,692	88,692	88,692	88,692	88,692	88,692	86,552	88,692	5,419	**3907,4**	**135,09**	**470,28**
CCf	52,383	60,692	60,692	60,692	60,692	60,692	60,692	42,856	50,401	60,692	**847,87**	**282,75**	**955,75**	2,0498
STf	80,937	83,077	83,077	83,077	83,077	83,077	83,077	37,956	72,657	83,077	**203,91**	**466,78**	8,8251	**2977,9**

Table 2. Khi-squares for each behavioural sequence in the vocal contact only condition (VO condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transitions of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

In the VOVI condition, CSDs of female were followed by songs ($\chi^2 = 173.48$, $p < 0.001$) and FSTs ($\chi^2 = 11.372$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. Songs were followed by other songs ($\chi^2 = 239.64$, $p < 0.001$) and CSDs of female ($\chi^2 = 128.72$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. FSTs were followed by songs ($\chi^2 = 51.751$, $p < 0.001$) and by other FSTs ($\chi^2 = 14.548$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. The CCs of male followed more often the begging of the female than expected by chance ($\chi^2 = 22.154$, $p < 0.001$). The CCs of the emitter were followed their own CCs (female CC: $\chi^2 = 12.265$, $p < 0.001$; male CC: $\chi^2 = 5238.2$, $p < 0.001$) and the CCs of the other sex (female CCs were followed male CCs: $\chi^2 = 705.23$, $p < 0.001$; male CCs were followed female CCs: $\chi^2 = 30.78$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. STs of the emitter were followed by their own STs (female ST: $\chi^2 = 226.21$, $p < 0.001$; male ST: $\chi^2 = 2842.1$, $p < 0.001$) and the STs of the other sex (female STs were followed male STs: $\chi^2 = 288.15$, $p < 0.001$; male STs were followed female STs: $\chi^2 = 27.396$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. (For all results, df = 1). See table 3, figure 2b.

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	1,1538	0,0051282	**24,415**	0,0051282	**24,415**	0,0051282
Display	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	5,8462	5,8462	5,8462	5,8462	5,8462	2,5304	5,8462	4,1457	**173,48**	**11,372**	2,332	1,17	5,8462	0,40486
Begging	0,61538	0,61538	0,61538	0,61538	0,61538	0,61538	0,61538	3,8462	3,8462	0,61538	**22,154**	0,61538	0,61538	0,61538
MSC	8,5708	8,5708	10,615	10,615	10,615	1,0792	8,5708	**616,89**	0,37681	6,7447	3,748	1,0792	1,6254	3,748
Song	9,7692	9,7692	9,7692	9,7692	9,7692	**128,72**	5,9364	3,0533	**239,64**	0,50939	1,9679	4,3761	5,9364	0,13628
FST	0,058275	2,5385	2,5385	2,5385	2,5385	0,058275	2,5385	1,2331	**51,751**	**14,548**	0,84149	0,058275	2,5385	0,84149
CCm	47,732	54	54	54	54	39,975	45,728	39,975	38,144	54	**5238,2**	3,7098	**30,78**	45,728
STm	30,134	36,308	36,308	36,308	36,308	34,186	34,186	11,187	36,308	34,186	0,5867	**2842,1**	7,8879	**27,396**
CCf	8,9516	11	11	11	11	8,9516	11	1,8725	8,9516	11	**705,23**	6,3911	**12,265**	5,4874
STf	2,9841	11,154	11,154	11,154	11,154	9,104	11,154	4,2021	1,974	9,104	1,974	**288,15**	7,2621	**226,21**

Table 3. Khi-squares for each behavioural sequence in the vocal and visual contacts condition (VOVI condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transition of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

In the VOVIPH condition, copulations were followed by FSTs ($\chi^2 = 62.92$, $p < 0.001$) but followed CSDs of female ($\chi^2 = 38.877$, $p < 0.001$) and FSTs ($\chi^2 = 10.511$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. FSTs were followed by beggings of female ($\chi^2 = 20.12$, $p < 0.001$) and by copulations ($\chi^2 = 10.511$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. CCs of the emitter were followed by their own CCs (female CC: $\chi^2 = 147.950$, $p < 0.001$; male CC: $\chi^2 = 416.670$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. STs of the emitter were followed by their own STs (female ST: $\chi^2 = 721.280$, $p < 0.001$; male ST: $\chi^2 = 2251$, $p < 0.001$) and the STs of the other sex (female STs were followed male STs: $\chi^2 = 378.490$, $p < 0.001$; male STs were followed female STs: $\chi^2 = 101.6$, $p < 0.001$) more often than expected by chance. (For all results, df = 1). See table 4, figure 2c.

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display	0,215	**181,140**	5,385	5,385	3,520	1,939	3,520	3,520	3,520	0,862	3,520	0,215	0,862	3,446
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	1,923	1,923	0,372	0,028	1,923	0,372	1,923	6,231	0,889	**62,920**	1,923	1,923	1,923	0,372
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	2,692	0,969	2,692	**38,877**	2,692	0,108	0,108	0,108	0,108	5,277	0,969	0,969	2,692	0,108
Begging	2,208	0,176	4,077	4,077	4,077	0,013	**65,848**	0,176	2,208	7,734	2,208	0,419	0,176	0,013
MSC	12,923	11,002	12,923	15,000	15,000	4,860	9,234	**1883,300**	12,923	11,002	11,002	12,923	9,234	9,234
Song	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FST	3,000	0,239	3,000	**10,511**	3,000	3,994	**20,120**	0,570	0,239	0,239	3,000	3,000	3,000	1,896
CCm	4,039	0,063	6,000	6,000	6,000	2,466	4,039	4,039	6,000	6,000	**416,670**	0,036	0,477	0,036
STm	26,615	16,936	26,615	26,615	26,615	22,482	16,936	24,505	26,615	26,615	16,936	**2251,000**	20,546	**101,600**
CCf	2,568	2,122	4,462	4,462	4,462	4,462	0,005	2,568	4,462	4,462	2,122	0,340	**147,950**	2,122
STf	9,193	3,155	18,385	18,385	14,329	9,193	10,779	10,779	16,294	12,491	9,193	**378,490**	6,399	**721,280**

Table 4. Khi-squares for each behavioural sequence in the vocal, visual and physical contacts condition (VOVIPH condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transition of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

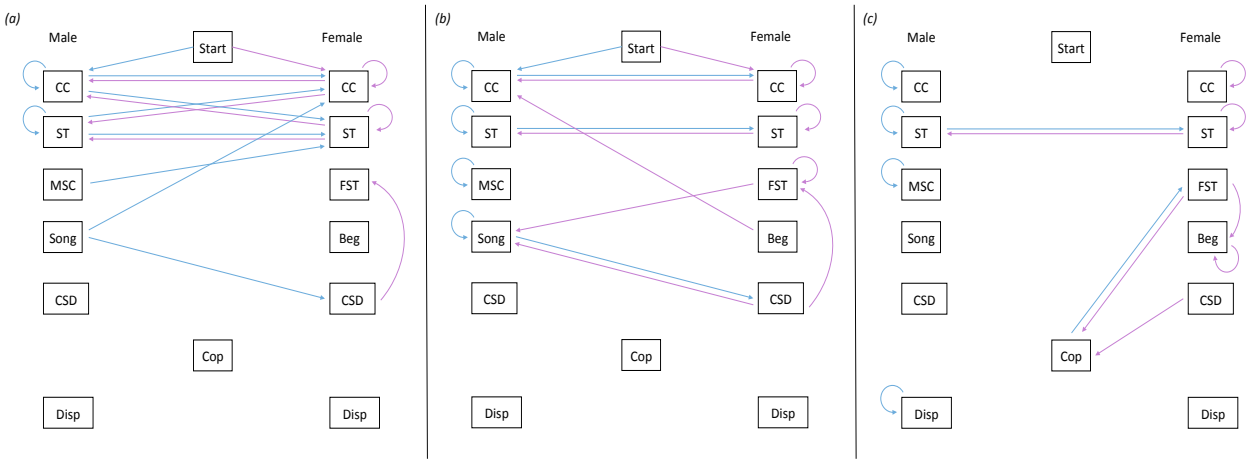


Figure 2. Male-female behavioural transitions according to the modalities of interaction. *(a)* VO: vocal contact only; *(b)* VOVI: vocal and visual contacts; *(c)* VOVIPH: vocal, visual and physical contacts. Significant transitions after bonferonni correction are represented by an arrow. Behaviours of the male are presented on the left side. Behaviours of the female are presented on the right side. Start: beginning the sequence, CC: Contact Call, ST: Simple Trill, Beg: begging, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CSD Copulation Solicitation Display, Cop: Copulation, Disp: Display. See table 1 for the description of each behaviour.

Discussion

Our results revealed that male-female behavioural sequences varied according to the modalities with which they were allowed to interact. Pairs mostly alternated courtship behaviours when both visual and vocal contacts were allowed (VOVI) whereas they mostly alternated calls when they only could interact vocally (VO). Also, each condition revealed a different pattern of behavioural sequences between the male and the female canaries.

The lack of visual contact between male and female canaries was not suitable for the turn-taking of courtship. This result is surprising because several studies have previously shown that female canaries responded to playbacks of male songs by eliciting courtship behaviours (i.e. CSD or FST; review in Leboucher et al. 2012; Lerch et al. 2013; Huet des Aunay et al. 2014; Amy et al. 2015; Huet des Aunay et al. 2017; Salvin et al. in prep). In our experiment, alternating of courtship was most frequent when birds could see and hear each other but without physical contact. Therefore, the sight of the other sex seemed important for canaries to respond to a courtship with a courtship. Courtship exchange was not frequent when bird could physically interact probably because a courtship given by one sex (see also below) is enough to lead to copulation. Also, the lack of visual contact was compensated by a higher number of calling exchanges as in zebra finches (Perez et al. 2015). In addition, calling exchange was even less frequent when physical contact was allowed.

When birds were allowed to only vocally interact (VO condition), we found a complex pattern of behavioural sequences. Firstly, encounters started by either a female CC or a male CC. This CC was either repeated or followed by a ST or a CC of the opposite sex and this latter was either repeated or followed by a ST or a CC of the opposite sex. Secondly, male songs were followed by female CCs or female CSDs and these latter were followed by FSTs. These results are in agreement with previous studies on canaries showing that female canaries emitted more CC and more CSD in response to male domestic canary songs (Nagle et al. 2002) and that female could solicit copulation by combining a CSD with a call (i.e. FST; Amy et al. 2015).

Another pattern of behavioural sequences was revealed when birds could vocally and visually interact (VOVI condition). Firstly, encounters started by either a female CC or a male CC as in the VO condition. This CC was either repeated or followed by the CC of

the opposite sex. In the same way, STs were either repeated by the emitter or followed by a ST of the opposite sex. Both male and female thus matched the call type of the opposite sex in this condition. Hence, call matching may be used by the domestic canary to promote pair bonding (Groth 1993) and to signal their willingness to affiliate (Vehrencamp et al. 2003). Secondly, female begging behaviours were followed by male CC. We have no ready-made explanation to explain this transition. Thirdly, our analysis revealed different courtship sequences. Male songs were either repeated or followed by female CSDs and these latter were immediately followed by a FST. In addition, female FSTs and CSDs were followed by male songs. Thereby, these two signals seemed to be used by the female to incite male to display (Saether 2002).

Finally, the condition where birds could vocally, visually and physically interact (VOVIPH) revealed a third pattern of behavioural sequences. Both female CSDs and FSTs were followed by copulation. Thereby, we could confirm that CSD and FST were used by the female domestic canary as an invitation to copulate (Amy et al. 2015). FSTs were also followed by female begging; beggings are supposed to be used by female birds not only to signal their nutritional need but also their fertility (review in Ellis et al. 2009). Surprisingly, female CSDs and FSTs were not preceded by male song in this condition. Two non-exclusive explanations may explain this. The condition where birds could physically interact always was placed at the end of our protocol (to avoid multiple handlings) and, therefore, birds may had already court enough. It is also possible that song is not a part of the last stage of the male and female courtship in canaries. Also, only STs seemed to be matched by the other sex; other vocalisations were generally followed by their repetition. STs are supposed to reflect arousal or motivational state of the bird (Mulligan & Olsen 1969; Amy et al. 2015).

To summary, our study revealed that the amount and patterns of courtship were different according to the modalities with which male and female canaries were allowed to interact. Only females responded to male courtship with a courtship when birds could not see each other whereas both males and females responded to the courtship of the other sex with a courtship when they can see and hear each other. This may explain why the exchange of courtships is more frequent in this condition. When physical contact was allowed, it seemed that only female courtship lead to copulation. Concerning the calling interactions, they were more frequent when lacking visual contact but call matching seemed more systematic when birds could see each other. Yet, call matching

could be more difficult to detect in the VO condition because birds called more often. This study is one of the few describing how living male and female songbirds interact during courtship (Morris 1954; Beehler 1983; Balsby & Dabelsteen 2003; Ota et al. 2015; Perez et al. 2015). So far, most studies focussed on how female responded to male song (Wagner 1998) but further studies are needed to understand how male perceive and respond to variations in features of female courtship.

Acknowledgments

Pauline Salvin was supported by a PhD grant from the University Paris Nanterre. We are very grateful to P. Groué, E. Martin and O. Bouillet for taking care of the birds.

References

Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271 (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002).

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140196–140196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196

Balsby, T. J. S., Dabelsteen, T., 2002. Female behaviour affects male courtship in whitethroats, *Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues. Animal Behaviour, 63, 251–257.

Balsby, T.S., Dabelsteen, T., 2003. Male singing behaviour and female presence in the territory in whitethroats *Sylvia communis*. Acta ethologica, 5, 81–88. https://doi.org/10.1007/s10211-002-0068-z

Bateson, P.P.G., 1983. Mate Choice. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Beehler, B., 1983. Lek behaviour of the lesser bird of paradise. Auk, 100, 992-995.

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.

Beletsky, L.D., 1983. Aggressive and Pair-bond Maintenance Songs of Female Red-winged Blackbirds (*Agelaius pboeniceus*). Zeitschrift für Tierpsychologie, 62, 47–54. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1983.tb02140.x

Catchpole, C. K., Slater, P. J. B., 2008. Bird song: biological themes and variations. New York: Cambridge University Press.

Clutton-Brock, T., 2007. Sexual Selection in Males and Females. Science, 318, 1882–1885. https://doi.org/10.1126/science.1133311

Clutton-Brock, T., 2009. Sexual selection in females. Animal Behaviour, 77, 3–11. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026

Cooper, B.G., Goller, F., 2004. Multimodal signals: enhancement and constraint of song motor patterns by visual display. Science, 303, 544–546.

Dalziell, A.H., Peters, R.A., Cockburn, A., Dorland, A.D., Maisey, A.C., Magrath, R.D., 2013. Dance choreography is coordinated with song repertoire in a complex avian display. Current Biology, 23, 1132–1135. (doi:10.1016/j.cub.2013.05.018).

Ellis, J. M. S., Langen, T. A., Berg, E. C., 2009. Signalling for food and sex? Begging by reproductive female white-throated magpie-jays. Animal Behaviour, 78, 615–623. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.024

Fusani, L., 2008. Testosterone control of male courtship in birds. Hormones and Behavior, 54, 227–233. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.04.004

Groth, J.G., 1993. Call matching and positive assortative mating in Red Crossbills. Auk, 110, 398– 401.

Hile, A.G., Plummer, T.K., Striedter, G.F., 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, Melopsittacus undulatus. Animal Behaviour, 59, 1209–1218. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1438

Hinde, R. A., Steel, E., 1978. The influence of daylenght and male vocalizations on the estrogen-dependent behavior of female canaries and budgerigars, with discussion of data from other species. Advances in the study of behavior, 8, 39-73.

Huet des Aunay, G., Grenna, M., Slabbekoorn, H., Nicolas, P., Nagle, L., Leboucher, G., Malacarne, G., Draganoiu, T.I., 2017. Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries. Ethology, 123, 843–853. https://doi.org/10.1111/eth.12659

Huet des Aunay, G., Slabbekoorn, H., Nagle, L., Passas, F., Nicolas, P., Draganoiu, T.I., 2014. Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries. Animal Behaviour, 87, 67–75. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.010

Hurley, L.L., Wallace, A.M., Sartor, J.J., Ball, G.F., 2008. Photoperiodic induced changes in reproductive state of border canaries (*Serinus canaria*) are associated with marked variation in hypothalamic gonadotropin-releasing hormone immunoreactivity and the volume of song control regions. General and Comparative Endocrinology, 158, 10–19. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.05.011

Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the Responses of Captive Female Canaries to Variation in Conspecific and Heterospecific Songs. Behaviour, 117, 106–116.

Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation Displays in Female Canaries (*Serinus canaria*): are Oestradiol Implants Necessary? Ethology, 97, 190–197.

Leboucher, G., Vallet, E., Nagle, L., Béguin, N., Bovet, D., Hallé, F., Draganoiu, T.I., Amy, M., Kreutzer, M., 2012. Studying Female Reproductive Activities in Relation to Male Song, in: Advances in the Study of Behavior. Elsevier, pp. 183–223. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394288-3.00005-8

Lerch, A., Rat-Fischer, L., Nagle, L., 2013. Condition-Dependent Choosiness For Highly Attractive Songs In Female Canaries. Ethology, 119, 58–65. https://doi.org/10.1111/eth.12037

Montgomerie, R., Thornhill, R., 1989. Fertility advertisement in birds: a means of inciting male-male competition? Ethology, 81, 209–220.

Moore, M. C., 1983. Effect of female sexual displays on the endocrine physiology and behaviour of male white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. Journal of Zoology, 199, 137–148. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb02085.x

Morris, D., 1954. The reproductive behaviour of the zebra finch *Poephila guttata*, with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities. Behaviour, 6, 271–322.

Mulligan, J.A., Olsen, K.C., 1969. Communication in canary courtship calls. In Bird vocalisations (ed. RA Hinde), pp. 165–184. London, UK: Cambridge University Press.

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

Ota, N., Gahr, M., Soma, M., 2015. Tap dancing birds: the multimodal mutual courtship display of males and females in a socially monogamous songbird. Scientific Reports, 5. (doi:10.1038/srep16614).

Patricelli, G.L., Coleman, S.W., Borgia, G., 2006. Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. Animal Behaviour, 71, 49–59. (doi: 10.1016/j.anbehav.2005.03.029).

Perez, E.C., Fernandez, M.S.A., Griffith, S.C., Vignal, C., Soula, H.A., 2015. Impact of visual contact on vocal interaction dynamics of pair-bonded birds. Animal Behaviour, 107, 125–137. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.019

Rybak, F., Sureau, G., Aubin, T., 2002. Functional coupling of acoustic and chemical signals in the courtship behaviour of the male *Drosophila melanogaster*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 269, 695–701. (doi:10.1098/rspb.2001.1919)

Saether, S. A., 2002. Female calls in lek-mating birds: indirect mate choice, female competition for mates, or direct mate choice? Behavioral Ecology, 13, 344–352.

Salvin, P, Manet, M., Leboucher, G., Amy, M., In preparation. Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird: experiments with a stuffed decoy or a video playback.

Schlinger, B.A., Schultz, J.D., Hertel, F., 2001. Neuromuscular and endocrine control of an avian courtship behavior. Hormones and Behavior, 40, 276–280.

Schwabl, H., 1996. Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs. Journal of Experimental Zoology, 276, 157–163.

Silcox, A.P., Evans, S.M., 1982. Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour, 30, 1237–1243. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80216-9

Stange, N., Page, R.A., Ryan, M.J., Taylor, R.C., 2016. Interactions between complex multisensory signal components result in unexpected mate choice responses. Animal Behaviour, 1-9. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.005

Ullrich, R., Norton, P., Scharff, C., 2016. Waltzing Taeniopygia : integration of courtship song and dance in the domesticated Australian zebra finch. Animal Behaviour, 112, 285–300. (doi: 10.1016/j.anbehav.2015.11.012).

Vallet, E., Beme, I., Kreutzer, M., 1998. Two-note syllabes in canary songs elicit high levels of sexual display. Animal Behaviour, 55, 291–297. (doi:10.1006/anbe.1997.0631)

Vallet, E., Kreutzer, M., 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. Animal Behaviour, 49, 1603–1610. (doi:10.1016/0003-3472(95)90082-9)

Vehrencamp, S.L., Ritter, A.F., Keever, M., Bradbury, J.W., 2003. Responses to playback of local vs. distant contact calls in the orange-fronted conure, *Aratinga canicularis*. Ethology, 109, 37–54.

Wagner, W.E., 1998. Measuring female mating preferences. Animal Behaviour, 55, 1029–1042. https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0635

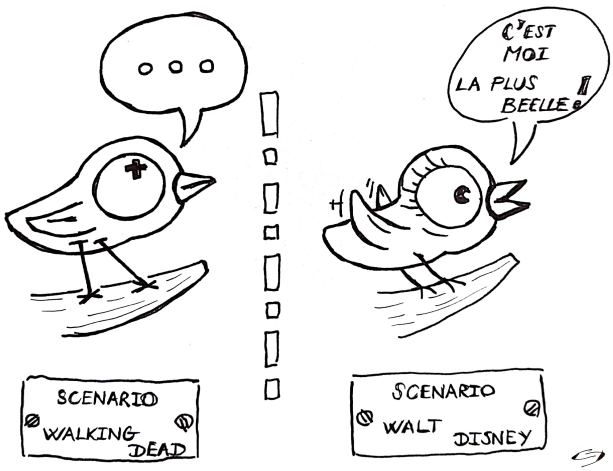
Wingfield, J.C., Marler, P., 1988. Endocrine basis of communication in reproduction and aggression. In: E. Knobil and J. Neil (Editors), The Physiology of Reproduction. Raven Press, New York, pp. 1647-1677.

Chapitre II

Les effets des signaux multimodaux des femelles sur les mâles chez un oiseau chanteur en utilisant des leurres naturalisés ou des vidéos.

Ce chapitre est constitué d'un article en préparation et prêt à être soumis :

"Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird"



Chapitre 2

Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird

Pauline Salvin*[1], Maëva Manet[1], Gérard Leboucher[1] & Mathieu Amy[1]

[1]UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre France

*Corresponding author: Pauline Salvin, e-mail address: salvinpauline@gmail.com,

Résumé

Chez les oiseaux chanteurs, les mâles et les femelles produisent des signaux multimodaux complexes pendant les parades. Cependant, les signaux multimodaux des femelles dirigés vers les mâles ont reçu assez peu d'attention dans la littérature scientifique. Les expériences présentées ici ont pour but d'étudier les effets de différentes combinaisons de signaux de femelles sur les signaux des mâles chez un oiseau chanteur, le canari domestique, *Serinus canaria*. Lors d'interactions avec les mâles, les femelles de canari vont souvent produire des cris de contact (CCs) ou des trilles simples (TSs) et vont parfois combiner une posture de sollicitation à l'accouplement (PSA) avec une vocalisation, les trilles spécifiques de femelles (TSFs). Un premier groupe de mâles a été exposé à des femelles naturalisées en PSA ou dans une posture debout, associées à des vocalisations de femelles canari (CCs ou TSFs). Un second groupe a été exposé à des vidéos de femelles (produisant une PSA ou étant redressées et en mouvement) associées à des vocalisations de femelles canari (CCs ou TSFs). Nos résultats ont montré que les femelles naturalisées et les vidéos ont provoqué différentes réponses chez les mâles. Les femelles naturalisées ont peu influencé les réponses des mâles mais les TSFs associés aux femelles naturalisées ont provoqué plus de chants chez les mâles que les cris de contact. Lorsque les mâles ont été exposés aux vidéos de femelles, ils ont émis plus de chants pour les vidéos de femelles produisant des PSA que pour les vidéos de femelles redressées et en mouvement. Contrairement à l'expérience utilisant des femelles naturalisées, les mâles ont plus chanté en réponse aux vidéos associées aux cris de contact qu'à celles associées aux TSFs. Dans les deux expériences, les mâles ont produit plus de cris de contact en réponse aux cris de contact

des femelles qu'en réponse aux TSFs. Cette étude est l'une des rares à montrer que les femelles jouent un rôle actif dans les parades réciproques en utilisant des signaux multimodaux.

Mots-clés : signal multimodal, oiseau chanteur, signal de femelles, diffusion de vidéos, parade.

Abstract

In songbirds, both male and female produce complex multimodal signals during courtship interactions. Yet, female multimodal signals directed to males have received few attentions. The present paper investigated the effects of different combinations of female signals on male signals in a passerine bird, the domestic canary *Serinus canaria*. When interacting with males, female canaries often give Contact Calls (CCs) or Simple Trills (STs) and sometimes combine a Copulation Solicitation Display (CSD) with a vocalization, the Female-Specific Trills (FST). A first group of male canaries was exposed to dummy females displaying a CSD or in a standing posture associated with female canaries' vocalizations (CC or FST). A second group of males was exposed to videos of a female (performing a CSD or standing and moving) associated to female vocalizations (CC or FST). Our results showed that the use of dummies or videos had differential impact on male signals. Static dummies poorly influenced males' responses though FSTs associated to dummies provoked more male songs compared to Contact Calls. When exposed to female videos, male sang more to a video of a female performing a CSD compared to a video of a standing/moving female. In opposite to the dummy experiment, males sang more when videos were associated to Contact Calls compared to FSTs. In both experiments, males produced more Contact Calls when hearing female CCs than when hearing FSTs. The present study is one of the rare contributions showing that females play an active role in reciprocal courtship by using multimodal signals.

Keywords: multimodal signal, songbird, female signal, video playback, courtship.

Introduction

Multimodal signals are widespread in the animal kingdom and are used in various contexts such as aggressive interactions (Beletsky 1983), begging for food (Kilner et al. 1999) and sexual interactions (Wiley 1973). Most studies focused on male multimodal displays directed to female (Elias et al. 2012; Diniz et al. 2015; Ota et al. 2015; Manica et al. 2016) and some of them have suggested that the use of multimodal signals may increase the attractiveness of the producer (e.g. Stange et al. 2016; Rybak et al. 2002). Therefore, it is generally assumed that male multimodal courtships probably have evolved under sexual selection pressure (Ota et al. 2015).

In songbirds, courtship is often multimodal and there is growing evidence that males produce complex coordination of visual and acoustic signals (e.g. Cooper & Goller 2004; Dalziell et al. 2013; Barske et al. 2015; Ullrich et al. 2016). Though courtships in birds are often reciprocal, female multimodal signals directed to male have received less attention than male multimodal signals to female. In duet species, males and females perform coordination of multimodal signals during courtship (e.g. Barske et al. 2015; Ota et al. 2015). In non-duet species, female birds are often reported to solicit copulation by combining a visual display with a call (Amy et al. 2018). In the common whitethroat, *Sylvia communis*, Balsby and Dabelsteen (2002) used visual and acoustic stimuli to test the effect of the female multimodal signalling on the male's courtship. Female signals differently influenced male behaviour: the female 'dscharp-call' quickly elicited male song, the female 'ze-call' increased the copulation attempts by the male and the female jump influenced the number of songs emitted by the male. To our knowledge, this is the only study focusing on how female multisensory signals affect male behaviour in a non-duet species.

Animals receiving multimodal signals should be able to detect and integrate the components from multiple channels (Rowe 1999; Partan & Marler 2005) and these components may be redundant or not (Partan & Marler 1999). Redundant components should provoke the same response when presented independently and could increase the intensity of the receiver response (enhancement) or not (equivalent) when presented conjointly (Partan & Marler 2005). Non-redundant components should provoke different responses when presented independently and a new message can emerge from the interactions of two channels when presented conjointly (Partan &

Marler 1999; 2005). Also, an acoustic stimulus produced with a visual stimulus can facilitate the detection and the recognition of the sender by the receiver. In these lines, the efficacy trade-off hypothesis states that there is a trade-off between the communication range and the localization of different components of multimodal signals (Hebets & Papaj 2005).

The present paper investigated the effects of female multimodal signals on male signals in the domestic canary, *Serinus canaria*. During male-female interactions, the female domestic canary produces different signals (Amy et al. 2015). When exposed to male song, she produces multiple signals to solicit copulation by combining a Copulation Solicitation Display (CSD) and a vocalization, the Female-Specific Trills (FST). Amy and collaborators (2015) showed a positive correlation between these two soliciting copulation signals. Moreover, female canaries usually utter Contact Calls (CCs) and/or Simple Trills (STs) after the end of male song while FST and CSD usually are emitted during male song (Amy et al. 2015). In canaries and in other species, CCs could be used to promote pair bond (Groth 1993b; Nagle et al. 2002) and individuals may signal their willingness to affiliate with conspecifics by matching their contact calls (i.e. call matching; Vehrencamp et al. 2003). The function of the ST remains unclear in the domestic canary but they are supposed to reflect a motivational state (Mulligan & Olsen 1969; Amy et al. 2015).

Here, two experiments were designed to test whether male signals were influenced by different types of female acoustic signals (FST and CC) combined with different types of female visual stimuli (CSD or not). A first group of male canaries was exposed to female canaries' vocalizations (Contact Calls or FST) associated to dummy females displaying a CSD or in a standing posture. A second group of males was exposed to female vocalizations (Contact Calls or FST) associated to a video of a female (performing a CSD or standing and moving). For both groups, we noted the different signals emitted by males: songs, CCs and STs. We expected that males should respond with more songs when exposed to FSTs compared to when exposed to CCs, mostly when FSTs were associated to a female displaying a CSD (dummy or video). Besides, we expected that males would respond with more contact calls when hearing female contact calls than when hearing FSTs (Vehrencamp et al. 2003) regardless of the visual signal. Since ST are supposed to reflect a motivational state (Mulligan & Olsen 1969;

Amy et al. 2015), we thus hypothesized that the pattern of ST should be similar to the pattern of songs.

Material and methods

We used 47 randomly chosen sexually mature male domestic canaries (ages: 43.6 ± 2.7 months; mean +- se). All males were hatched and reared in the 'Laboratoire Ethologie Cognition Développement' of the University of Paris Nanterre, had a heterogeneous genetic background and previous experience of reproduction. There were two groups of males. Both groups were exposed to associations of female acoustic and visual stimuli.

One group of 28 males (ages: 57.4 ± 1.1 months; mean +- se) was tested in *the dummy female experiment*. In this experiment, male canaries were exposed to a dummy female in CSD, a standing dummy female and a feeder as a control. These visual stimuli were associated to two types of female canary vocalizations: a Contact Call (CC) or a Female-Specific Trill (FST).

Another group of 19 males (ages: 23.3 ± 2.4 months; mean +- se) was tested in *the video experiment*. Here, males were exposed to videos of a female (performing a CSD or standing and moving). These videos were associated to two types of female canary vocalizations: a Contact Call (CC) or a Female-Specific Trill (FST).

Before each experiment, all males were maintained in social groups in aviaries (118 x 50 x 50 cm), on a short-day photoperiod (8L: 16 D) for a minimum of 6 months. One month before each experiment, subjects were placed on a long-day photoperiod (16L: 8 D) to trigger their reproductive cycles and behaviours (Leboucher et al. 1994; Hurley et al. 2008). During both experiments, males were individually placed in cage (see below for more details). After the experiments, males were replaced in their social aviaries.

Ethical note

Experimental designs were both approved under the license number APAFiS #392 by the Charles Darwin ethic committee and were in line with the guidelines of the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). In *the dummy experiment*, birds

were placed in sound-proof chambers. In order to minimize the social isolation of this apparatus, doors were always opened between trials allowing birds to communicate with each other. Birds were examined several times a day by animal caretakers and experimenters to avoid any sign of distress or discomfort, and to be sure of their well being. After the experiments, all birds were replaced in their social aviaries.

Acoustic and visual stimuli

All female vocalizations, used as acoustic stimuli for the two experiments, were recorded during the preceding years in our laboratory from 16 different female canaries. The digitalization and construction of the acoustic stimuli were done with Avisoft SASLab-Pro software (Raimund Specht, Berlin, Germany) with a sample frequency of 22050 Hz, to be the most realistic and equal in frequency as possible and to control the frequency variations. We selected 8 FSTs and 8 CCs. All calls were adjusted to the same amplitude and were passed through a band pass filter (0.8-8 kHz).

In *the dummy experiment*, we used 3 different types of visual stimuli: a dummy female displaying a copulation solicitation display (CSD), a dummy female standing on a perch and an empty feeder as a control. All dummies were produced by a professional taxidermist from female canaries died of natural causes in our laboratory. The dummy females in CSD were crouched, had the back arched, the head and the tail raised and the wings slightly away from the body. These dummies thus had a posture very similar to the apex of a natural CSD (e.g. Kreutzer & Vallet 1991) except that the wings and the cloaca didn't move. To minimize pseudo-replication, we used two different dummy females in CSD and two different standing dummy females. Each male was randomly assigned to one out of the two dummy females in CSD and one out of the two standing dummy females.

In *the video experiment*, all female videos were recorded during the preceding years in our laboratory from 8 different female canaries. From these videos, we selected recordings of 4 seconds during which the female performed a CSD and videos during which the female was standing and moving. At the end, we had 8 videos of females performing a CSD and 8 videos of females without CSD, standing and moving. Each male was randomly assigned to one video with a CSD and one video without a CSD. There was not a control condition with a feeder as in the dummy experiment since, in this latter,

the feeder was used i) to control for the neophobic effect of an object placed near the male's cage and ii) to test if males perceived the dummy females as a congener or as a simple object.

Combination of acoustic and visual stimuli

For *the dummy experiment*, from the selections of the female vocalisations (8 FST and 8 CC; see above), we constructed FST bouts and CC bouts with Avisoft SASLab-Pro software (Raimund Specht, Berlin, Germany). FST bouts started with 4 seconds of silence and were composed of seven identical 4-seconds FST with 5 seconds of silence between each FST. Thus, a FST bout lasted 1 minute. As CCs (mean duration of 0.3 seconds) were shorter than FSTs (mean duration 4s), CC bouts were composed of 20 CCs with one CC repeated every 3 seconds; a CC bout lasted 1 minute. Finally we constructed sequences from bouts. A sequence was composed of three identical bouts, each separated by one minute of silence. Therefore CC and FST sequences lasted for 6 minutes (figure 1). To minimize pseudo-replication, males were randomly assigned to one out of the eight contact calls sequences and to one out of the eight female-specific trills sequences. During the test and the broadcasting of the acoustic stimuli, a dummy female (CSD female or standing female) or the feeder was placed in the male's sound-proof chamber but out of the male's cage. See figure 1.

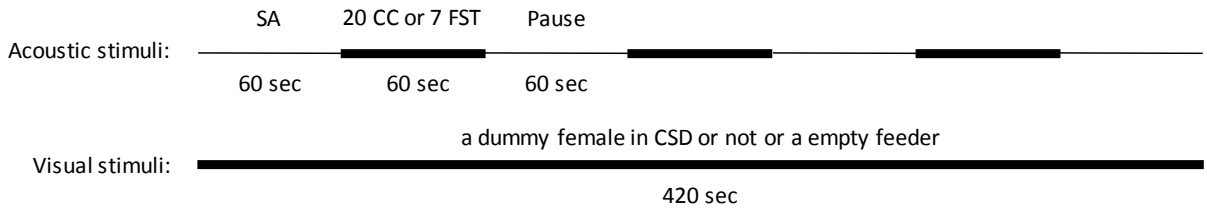


Figure 1. Representation of a call sequence (three identical call bouts, each separated by one minute of silence) and the presentation of the visual stimuli. SA: Spontaneous Activity, CC: Contact Call, FST: Female-Specific Trill. Acoustic stimuli: black dense part: a bout (composed of 20 CC or 7 FST); fine black part: 60 seconds of silence. Visual stimuli: black dense part: presentation of a dummy female on CSD or not or an empty feeder as a control to the tested male.

For *the video experiment*, using VideoPad software (version 4.40), we combined a video with either a FST or two identical CCs (one CC per 3 seconds). We built 4 possible combinations: a video of a female performing a CSD combined to a FST, a video of a female performing a CSD combined to two CCs, a video of a standing/moving female combined to a FST, and a video of a standing/moving female combined to two CCs. At the end, we had 32 videos. From these combinations, we constructed video bouts. Video bouts were composed of the same combination repeated 7 times with 5 seconds of pause between each (black screen and no sound). A bout thus lasted 1 minute. Finally, we built sequences where the same bout was repeated 3 times with one minute of pause between each bout. A sequence thus lasted 6 minutes. See figure 2.

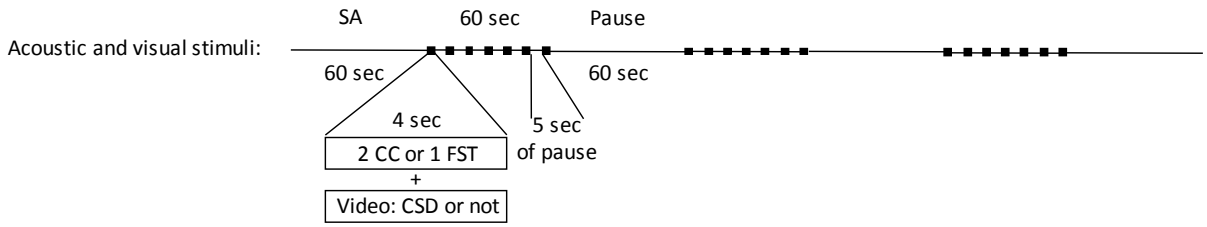


Figure 2. Representation of a sequence (three identical video bouts, each separated by one minute of silence). One condition. SA: Spontaneous Activity. Black dense part: broadcast of 2 CC or 1 FST and a video of a CSD or not. Fine black part: silence.

Experimental conditions and experimental designs

In both experiments, trials occurred between 09:00 am and 12:00 am. All males were provided with water and seeds daily ad libitum and with breeding food and their cages were equipped with two perches.

For *the dummy experiment*, three days before the beginning of the trials, males were housed in individual cages (38 x 22 x 26 cm) and placed individually in sound-proof chambers (68 x 51 x 51 cm). Males were successively placed in six conditions during six consecutive days; each condition was an association of an acoustic stimulus (FST or CC, see above) and a visual stimulus in such a way that, at the end of these six days, each male was exposed to all possible combinations of acoustic and visual stimuli. The order in which the combinations were presented was balanced. The acoustic stimuli were broadcasted with a natural sound pressure level (i.e. approximately 65 dB measured at a distance of 30 cm from the loudspeaker) by one Dell loudspeaker

(HK206). During trials all sound-proof chambers were closed and, between trials, sound-proof chambers were opened allowing them to communicate with each other (see Ethical note below).

For *the video experiment*, one day before the trials, the tested subject was placed in an individual cage (59 x 50 x 50 cm). A TFT (Thin-Film Transistor) computer screen (HP L1902 19 inch) was placed in the cage between the perches and a Dell loudspeaker (HK206) was placed behind the computer screen. TFT screens are suitable to test birds (e.g. Guillette & Healy 2017). The computer screen and the loudspeaker were connected to a computer (Dell Inspiron 15) which allowed us to broadcast the videos using the Windows Media Player software. Subjects were subsequently placed in four consecutive trials with 15 minutes of pause between each trial. During a trial, the subject was exposed to one out of the four acoustic and visual combinations. Each subject was exposed to all four possible combinations whose the order of presentation was pseudo-randomized. At the end of the four trials, the male was replaced in his home cage with conspecifics.

Acoustic behaviour measures

In both experiments, male vocalizations were recorded with a microphone (Anchor MIC-50), placed in front of the cage, connected to a digital recorder (Marantz PMD 670) with a sample frequency of 44 100 Hz. From sound spectrograms (Avisoft SASLab-Pro software; Raimund Specht, Berlin, Germany), we extracted the following variables: i) the number of male Contact Calls (CC), ii) the number of male Simple Trills (ST), iii) the number of male song, and iv) the song duration. CCs were calls consisting of a single and stereotypic note. STs were 'repeated calls' (Mulligan & Olsen 1969) consisting of more than one note, emitted in a rhythmic sequence with a constant sound pressure level. Songs were longer and more complex sound than call and composed of series of syllables which occur together in a particular pattern and named phrases (Catchpole & Slater 2008). See Amy et al. 2015 for sonograms.

Statistical analyses

First, to test whether the female acoustic and visual signals influenced the occurrence of the male vocalizations, we used general linear mixed models (GLMMs)

using library 'lme4' of the R software (v. 2.11.1). To obtain an orthogonal design, we used the sums for each male and for each signal according to the different acoustic and visual stimulations. GLMMs allowed us to construct a model with both fixed effects and random effects, and to specify data distribution (a Poisson distribution for the dummy experiment and a Gamma distribution for the video experiment); we specified the focal male as the random factor (to control for repeated measures) and the acoustic stimuli type (CC or FST), the visual stimulus type (3 levels in the dummy experiment and 2 levels for the video experiment) and their interaction as the fixed factors. Then, we used a frequentist null-hypothesis test approach to test for the fixed effects and their interaction. For each variable, we first tested the model with the interaction against the model without the interaction. If the interaction was no significant, we removed it from the model and then tested the new model against the minimal model. Finally, we performed Tukey post hoc tests when appropriate, using library 'multcomp' of the R software (v. 2.11.1).

Secondly, we wanted to test whether the female acoustic signals and the female visual signals influence the duration of the song emitted by the male canary. We used the mean duration of songs emitted by each male according to the different acoustic and visual stimulations. Since all males did not utter a song, we used GLMM using 'lme4' of the R software (v. 2.11.1.). This method allowed us to specify the focal male as the random factor to control for both repeated measures and that all males did not utter song. The acoustic stimuli type (CC or FST), the visual stimulus type (3 levels in this experiment) and their interaction were specified as the fixed factors. Then, we tested this model against the minimal model.

Thirdly, since we used two different groups of males for the two experiments, we tested if the two groups varied in their vocal activity. All conditions lasted 6 minutes in both experiments but, to take into account the difference of the number of conditions between the experiments (i.e. 6 in the dummy experiment and 4 in the video experiment), we divided the sums of type of signal given by males (i.e. songs, CCs and STs) by the number of conditions. We then used Mann-Whitney Rank sum tests to compare the songs, the CCs and the STs emitted by the two groups of males.

Results

Effects on song occurrence and song duration

In *the dummy experiment,* there was a significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of males' songs (GLMM; $\chi^2 = 9.5$, $P = 0.009$). Tukey *post hoc* tests showed that male canaries sang significantly more frequently during the broadcast of FSTs than during the broadcast of CCs in the presence of a dummy female in CSD ($q = 5.4$, $P < 0.001$) and in the control condition ($q = 4.9$, $P < 0.001$). Males only tend to sing more often during the broadcast of FSTs than during the broadcast of CCs in the presence of a dummy female without CSD ($q = 2.7$, $P = 0.072$). $N = 28$ for all tests. See Table 1 and figure 3 *(a)*.

There was no significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the duration of males' songs (GLMM; $\chi^2 = 1$, $P = 0.60$). Female visual signal did not affect male song duration (GLMM; $\chi^2 = 0.72$, $P = 0.70$) neither female call type (GLMM; $\chi^2 = 0.003$, $P = 0.96$). $N = 28$ for all tests. See Table 1.

In *the video experiment*, there was no significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of males' songs (GLMM; $\chi^2 = 0.52$, $P = 0.47$). Yet, female visual signal (GLMM; $\chi^2 = 20.16$, $P < 0.0001$) and female acoustic signal (GLMM; $\chi^2 = 27.94$, $P < 0.0001$) affected the number of male's songs. Tukey *post hoc* tests showed that males sang significantly more often during videos of a female performing a CSD than during videos with a standing/moving female ($q = 4.28$, $P < 0.0001$). $N = 19$ for all tests. See Table 2 and figure 4 *(a)*. Males also sang more often during female CCs than during FSTs ($q = -4.94$, $P < 0.0001$). See Table 2 and figure 4 *(b)*.

Then, there was no significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the duration of males' song (GLMM; $\chi^2 = 0$, $P = 0.99$). Female visual signal did not affect song duration (GLMM; $\chi^2 = 0.07$, $P = 0.79$) neither female call type (GLMM; $\chi^2 = 0.59$, $P = 0.44$). N= 19 for all tests. See Table 2.

Effects on contact calls

In *the dummy experiment,* the statistical analyses revealed a significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of males'

contact calls (GLMM; χ^2 = 36.5, P < 0.0001). Tukey *post hoc* tests showed that males uttered significantly more CCs during the broadcasting of the female CCs than during the broadcasting of FSTs in the presence of a dummy female in CSD (q = -6.8, P < 0.001) and in the control condition (q = -6.1, P < 0.001), but not in the presence of a dummy female without a CSD (q = 0.5, P = 0.996). See Table 1 and figure 3 *(b)*. N= 28 for all tests.

In *the video experiment*, there was no significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of the males' contact calls (GLMM; χ^2 = 1.08, P = 0.3). However, female visual signal (GLMM; χ^2 = 26.09, P < 0.0001) and female acoustic signal (GLMM; χ^2 = 157.5, P < 0.0001) affected the number of the males' contact calls. Tukey *post hoc* tests revealed that males uttered more contact calls during videos of a standing/moving female than videos with a female performing a CSD (q = -5.08, P < 0.0001). See Table 2 and figure 4 *(c)*. Males uttered more contact calls during female CCs than during FSTs (q = -11.38, P < 0.0001). N = 19 for all tests. See Table 2 and figure 4 *(d)*.

Effects on simple trills

In *the dummy experiment,* the statistical analyses revealed a significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of males' STs (GLMM; χ^2 = 15.5, P < 0.001). Males uttered more STs during FSTs than during CCs in all conditions. Yet, tukey *post hoc* tests only revealed a significant difference in the presence of a dummy female in CSD (q = 6.0, P < 0.001) but no significant difference in the presence of a standing dummy female (q = 2.3, P = 0.19) or in the control condition (q = 1.5, P = 0.65). See Table 1 and figure 3 *(c)*. N = 28 for all tests.

In *the video experiment*, there was no significant interaction between the visual and the acoustic female signals on the number of the males' STs (GLMM; χ^2 = 1.78, P = 0.18). However, female visual signal (GLMM; χ^2 = 3.99, P = 0.046) and female acoustic signal (GLMM; χ^2 = 87.64, P < 0.0001) affected the number of the males' STs. Tukey *post hoc* showed that males uttered more simple trills during videos of a female performing a CSD than videos with a standing/moving female (q = 2, P = 0.045). See Table 2 and figure 4 *(e)*. Males uttered more simple trills during the broadcast of FSTs than during female CCs (q = 9.27, P < 0.0001). N = 19 for all tests. See Table 2 and figure 4 *(f)*.

Difference of vocal activity between the two experiments

Males used in the dummy experiment did not differ from those used in the video experiment for their song activity (Mann-Whitney U Statistic= 249.50; $P = 0.716$) nor for their CC activity (Mann-Whitney U Statistic= 210.50; $P = 0.232$). Yet, males used in the video experiment have a higher ST activity than males used in the dummy experiment (Mann-Whitney U Statistic= 57.50; $P < 0.001$).

Pairwise multiple	Song occurrence		Song duration		Contact calls		Simple trills	
comparison	*χ 2 or z value*	*P*	*χ 2*	*P*	*χ 2 or z value*	*P*	*χ 2 or z value*	*P*
Acoustic stimuli	-	-	0.003	0.96	-	-	-	-
Visual stimuli	-	-	0.7	0.698	-	-	-	-
Acoustic * visual	9.5	**0.009**	-	-	36.5	**< 0.0001**	15.5	**< 0.001**
Within CSD								
FST vs CC	5.4	**< 0.001**	-	-	-6.8	**< 0.001**	6	**< 0.001**
Within No CSD								
FST vs CC	2.7	*0.072*	-	-	0.5	0.996	2.3	0.185
Within Ctrl								
FST vs CC	4.9	**< 0.001**	-	-	-6.1	**< 0.001**	1.5	0.646
Within FST								
CSD vs No CSD	2	0.306	-	-	-6	**< 0.001**	2.6	0.098
CSD vs Ctrl	1.5	0.628	-	-	-2.5	0.136	-0.2	1
No CSD vs Ctrl	-0.5	0.995	-	-	3.7	**0.003**	-2.8	*0.052*
Within CC								
CSD vs No CSD	-1.6	0.576	-	-	1.3	0.789	-1.5	0.671
CSD vs Ctrl	1.3	0.792	-	-	-1.8	0.465	-4.9	**< 0.001**
No CSD vs Ctrl	2.7	*0.07*	-	-	-3.1	**0.025**	-3.6	**0.004**

Table 1. Results of the dummy female experiment. Pairwise multiple comparisons of the occurrences for each signal. CSD: Copulation Solicitation Display; FST: Female-Specific Trill. Tukey *post hoc* tests were performed. $N = 28$ for each test. Significant values are given in bold.

Pairwise multiple	Song occurrence		Song duration		Contact calls		Simple trills	
comparison	*z value*	*P*	*χ 2*	*P*	*z value*	*P*	*z value*	*P*
Acoustic stimuli	-4.9	**< 0.0001**	0.6	0.444	-11.4	**< 0.0001**	9.3	**< 0.0001**
Visual stimuli	4.3	**< 0.0001**	0.1	0.793	-5.1	**< 0.0001**	2	**< 0.05**

Table 2. Results of the video experiment. Pairwise multiple comparisons of the occurrences for each signal. Tukey *post hoc* tests were performed. $N = 19$ for each test. Significant values are given in bold.

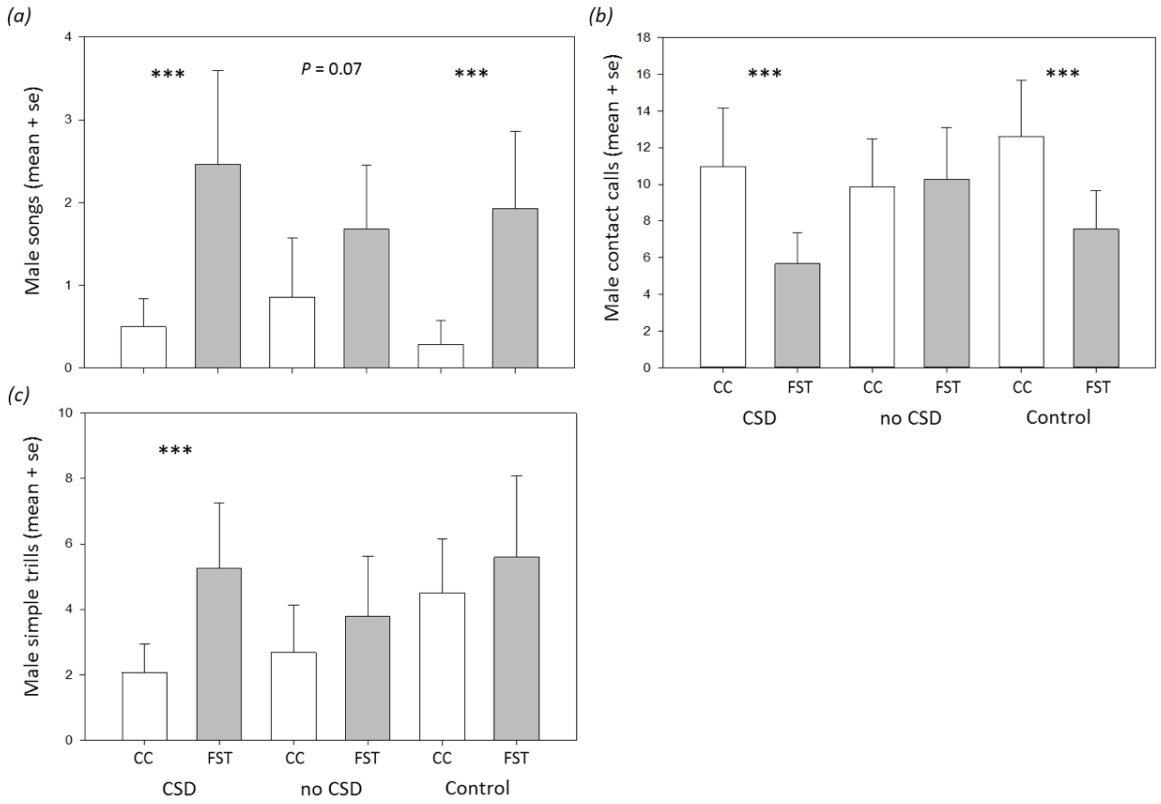


Figure 3. Responses of male during female's vocalizations (CC or FST) and presentation of a dummy female (CSD or no CSD) or a feeder (control). *(a)* Occurrence of male's songs in response to female signals. *(b)* Occurrence of males' contact calls in response to female signals. *(c)* Occurrence of male simple trills in response to female signals. Mean + se are presented. CSD: Copulation Solicitation Display, CC: female Contact Calls, FST: Female-Specific Trills.

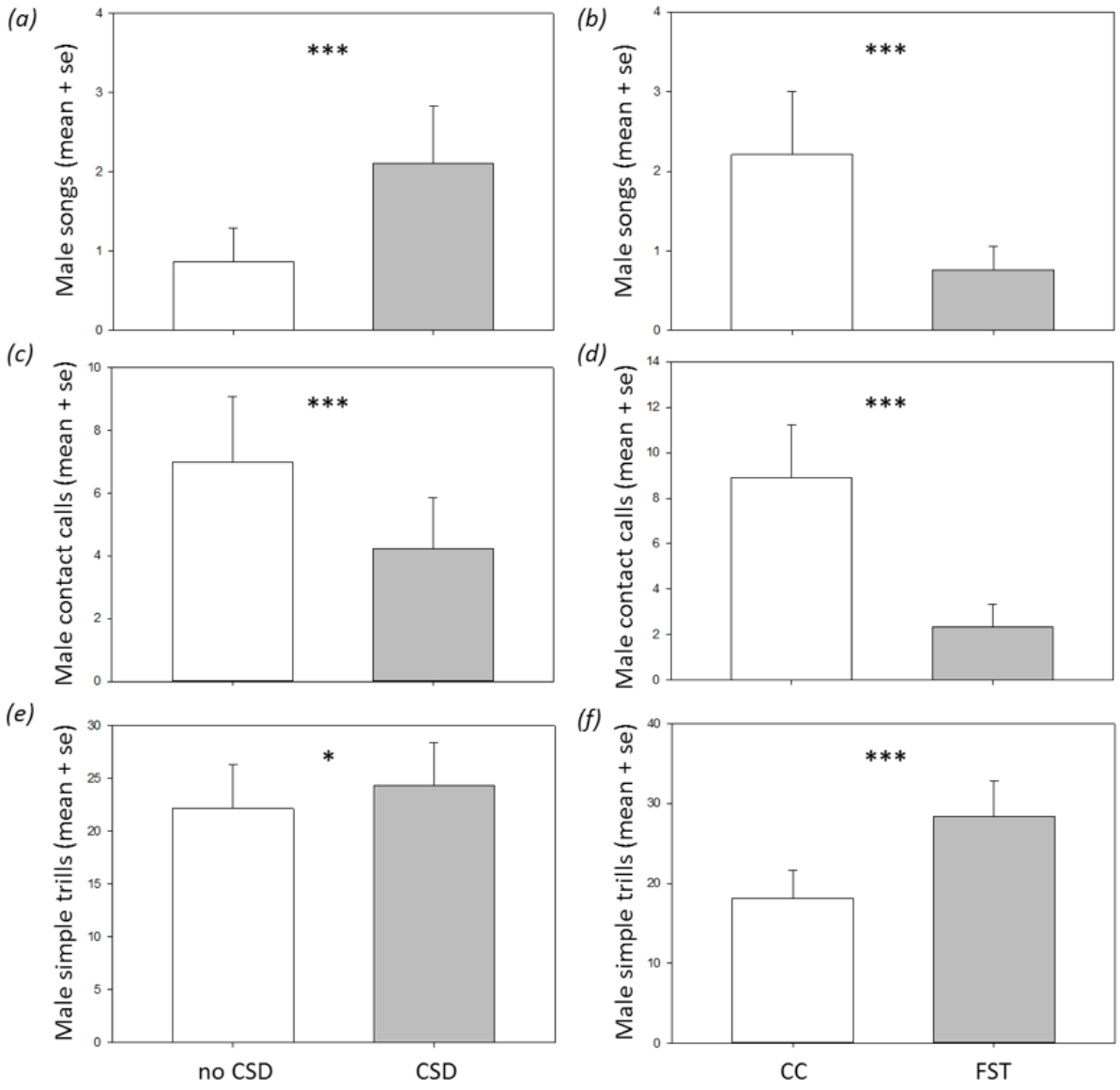


Figure 4. Responses of male during videos of female (CSD or no CSD) and female's vocalizations (CC or FST). Occurrence of *(a)* males' songs, *(c)* male contact calls and *(e)* male simple trills in response to video of female displaying a copulation solicitation display (CSD) or standing and jumping normally (no CSD). Occurrence of *(b)* males' songs, *(d)* male contact calls and *(f)* male simple trills in response to playbacks of female Contact Calls (CC) or Female-Specific Trills (FST). Mean + se are presented. CSD: Copulation Solicitation Display, CC: female Contact Calls, FST: Female-Specific Trills.

Discussion

This study provides quantitative evidence of the effects of visual and acoustic female signals on male's signals during intersexual communication. First of all, the use of dummies or the videos had differential impact on male songs. When exposed to female

dummies, males sang more in response to FSTs than to female CCs whereas they sang more to CCs than to FSTs when exposed to female videos. In addition, the different dummies (CSD or not) did not affected male song whereas different videos did: male sang more when they were exposed to a video of a female displaying a CSD in comparison to a video displaying a standing/moving female. Then, our results also reveal that males produced more Contact Calls when hearing female CCs than when hearing FSTs in both experiments. Males gave more STs when exposed to one or the other component of the female copulation solicitation. Finally, song activity and CC activity were not different between the two experiments but males used in the video experiment have a higher ST activity than males used in the dummy experiment.

The use of dummies or the videos had differential impact on male behaviours. Dummies are widely used in animal behaviour studies (e.g. Préault et al. 2002; Scriba & Goymann 2008) but they poorly influenced males' responses in our study. Animated female dummies/robots were shown to affect male behaviours (e.g. Balsby & Dabelsteen 2002; Patricelli et al. 2002) but a previous study reported that static dummies have no effect on song learning (Houx & ten Cate 1999). The present experiment was designed to assess whether female CSD influenced male behaviour. Yet, dummies in CSD were probably not perceived as such since a copulation solicitation display in the domestic canary is a dynamic display in which the female suddenly brings her tail forward and her head back and her wings vibrate (Amy et al. 2015; Kreutzer & Vallet 1991). Therefore, we assume that the absence of dummies' movement may explain why they have little influenced male behaviours in our study. Besides, and in opposite to the female dummies, video playbacks strongly influenced male's behaviours. These video playbacks allowed us to conjointly present visual and acoustic signals (Galoch & Bischof 2006) and video playbacks were successfully used in this way in a variety of birds such as in red jungle fowl (McQuoid & Galef 1993), in budgerigar (Mottley & Heyes 2003) and in zebra finch (Galoch & Bischof 2006; Guillette & Healy 2017). The present study is the first to use videos as stimuli in the domestic canary and we can reasonably assume that males perceived the two types of videos as different since they responded differently to them. In addition, their differential response was probably due to their perception of the key features of the female movements displayed in each video type.

However and contrary to our expectations, FSTs elicited less male songs than CCs in the presence of a female seen on a screen and mimicking a close range interaction. In

other words, FSTs less provoked male songs than mere CCs whereas they obviously elicited more songs in absence of a female (as in the control condition of the dummy experiment). These results should be interpreted in light of the knowledge on courtship behaviour of wild canaries. During nest building, males perform song flights over the nest and copulate frequently with their female (Voigt & Leitner 1998). Knowing this and that FSTs and CSDs are frequent during nest building (Amy et al. 2015), we suggest that the efficacy trade-off hypothesis (Hebets & Papaj 2005) may apply to the visual and acoustic components of the female canary copulation solicitation. This hypothesis states that no single component of a complex display can maximize efficiency 'on all counts' (Hebets & Papaj 2005): one component can be better to maximize communication range whereas another can be more efficient once received (Hebets & Papaj 2005). For instance, the vocal sac inflation helped female to detect males in a chorus where acoustic signal was not sufficient to be localizable in the túngara frogs (*Physalaemus pustulosus*; Rosenthal et al. 2004). In the domestic canary, FSTs are detectable by males over longer distances than CSD and could thus attract the male or incite him to sing when the female is out of his sight. CSDs are more localizable and could incite male courtship at closer distance. Female canaries may thus maximize their copulation solicitation in a variety of contexts. At last, regardless of the use of dummies or videos, both components of the female copulation solicitation (i.e. FST and CSD) increased the number of male songs but we never observed an enhancement effect when both components were presented conjointly. Thus, FST and CSD are likely to be redundant and probably are equivalent (Partan & Marler 2005).

Signals of female canaries also affected other male signals. In both experiments, as expected, males emitted more CCs during the broadcast of female CCs than the broadcast of female FSTs and we suggest that male canaries may use call matching to promote pair bonding (Groth 1993b) and to signal their willingness to affiliate with the female (Vehrencamp et al. 2003). Also, males emitted more STs when hearing FSTs than when hearing CCs in both experiments but males also gave more STs during CSD videos than during no-CSD videos regardless of the female acoustic signals. In other words, male ST occurrence always increased in conditions where a female sexual signal was presented. Hence, STs may well reflect emitter arousal as previously suggested (Mulligan & Olsen 1969). Males of the video experiment emitted more ST than the males of the dummy experiment. We cannot exclude that the age of males influenced this

difference in ST activity or, in other words, that younger males were more aroused than older males. Yet, another non-exclusive explanation may that videos aroused more males than dummies.

The study of male-female signalling interactions is male-biased although there is growing evidence that female behaviour and signals may affect male courtship (West & King 1988; Balsby & Dabelsteen 2002; Patricelli, Uy, Walsh, & Borgia, 2002; Patricelli et al. 2004; Patricelli, Coleman, & Borgia 2006). We here showed that female domestic canaries play an active role in reciprocal courtship as female signals usually given for copulation solicitation affected male willingness to sing as well as other male signals. Furthermore, our results suggest that visual and acoustic components of the multimodal signals are redundant and equivalent but the acoustic component may stimulate male song only when the female is out of his sight.

Acknowledgments

PS was supported by a PhD grant from the University Paris Nanterre. We are very grateful to P. Groué, E. Martin and O. Bouillet for taking care of the birds.

References

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The Functions of Female Calls in Birds. Advances in the Study of Behavior, 50, 243-271.

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140-196. (doi:10.1098/rsos.140196).

Balsby, T.J.S., Dabelsteen, T., 2002. Female behaviour affects male courtship in whitethroats,*Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues. Animal Behaviour, 63, 251–257. (doi:10.1006/anbe.2001.1920).

Barske, J., Schlinger, B.A., Fusani, L., 2015. The presence of a female influences courtship performance of male manakins. The Auk, 132, 594–603. (doi:10.1642/AUK-14-92.1).

Beletsky, L.D., 1983. Aggressive and pair-bond maintenance songs of female red-winged blackbirds (*Agelaius pboeniceus*). Ethology, 62, 47–54.

Bro-Jørgensen, J., 2010. Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. Trends in Ecology & Evolution, 25, 292–300. (doi:10.1016/j.tree.2009.11.003)

Catchpole, C.K., Slater, P.J.B., 2008. Bird Song: biological themes and variation. New York, NY: Cambridge University Press.

Chen, Y., Matheson, L.E., Sakata, J.T., 2016. Mechanisms underlying the social enhancement of vocal learning in songbirds. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113, 6641–6646. (doi:10.1073/pnas.1522306113).

Cooper, B.G., Goller, F., 2004. Multimodal signals: enhancement and constraint of song motor patterns by visual display. Science, 303, 544–546.

Dalziell, A.H., Peters, R.A., Cockburn, A., Dorland, A.D., Maisey, A.C., Magrath, R.D., 2013. Dance choreography is coordinated with song repertoire in a complex avian display. Current Biology, 23, 1132–1135. (doi:10.1016/j.cub.2013.05.018).

Diniz, P., Ramos, D.M., Macedo, R.H., 2015. Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signaling passerine. Animal Behaviour, 102, 109–117. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.006

Elias, D.O., Maddison, W.P., Peckmezian, C., Girard, M.B., Mason, A.C., 2012. Orchestrating the score: complex multimodal courtship in the *Habronattus coecatus* group of Habronattus jumping spiders (Araneae: Salticidae). Biological Journal of the Linnean Society, 105, 522–547. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01817.x

Galoch, Z., Bischof. H.-J., 2006. Zebra finches actively choose between live images of conspecifics. Ornithological Science, 5, 57–64.

Groth, J.G., 1993b. Call matching and positive assortative mating in Red Crossbills. Auk, 110, 398– 401.

Guillette, L. M., Healy, S. D., 2017. The roles of vocal and visual interactions in social learning zebra finches: a video playback experiment. Behavioural Processes, 139, 43–49. (doi:10.1016/j.beproc.2016.12.009).

Hebets, E.A., Papaj, D.R., 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. Behavioral Ecology and Sociobiology, 57,197–214. (doi:10.1007/s00265-004-0865-7).

Houx, B. B., Ten Cate, C., 1999a. Do stimulus-stimulus contingencies affect song learning in zebra finches (*Taeniopygia guttata*)? Journal of Comparative and Physiological Psychology, 113, 235-242.

Hurley, L.L., Wallace, A.M., Sartor, J.J., Ball, G.F., 2008. Photoperiodic induced changes in reproductive state of border canaries (*Serinus canaria*) are associated with marked variation in hypothalamic gonadotropin-releasing hormone immunoreactivity and the volume of song control regions. General and Comparative Endocrinology, 158, 10–19. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.05.011

Kilner, R.M., Noble, D.G., Davies, N.B., 1999. Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. Nature, 397, 667-672.

Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. Behaviour, 117, 106–115.

Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation Displays in Female Canaries (*Serinus canaria*): are Oestradiol Implants Necessary? Ethology, 97, 190–197.

Manica, L.T., Graves, J.A., Podos, J., Macedo, R.H., 2016. Multimodal flight display of a neotropical songbird predicts social pairing but not extrapair mating success. Behavioral Ecology and Sociobiology, 70, 2039-2052. doi: 10.1007/s00265-016-2208-x

McQuoid, L.M., Galef, B.G., 1993. Social stimuli influencing feeding behaviour of Burmese fowl: video analysis. Animal Behaviour, 46, 13–22.

Mottley, K., Heyes, C., 2003. Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) copy virtual demonstrators in a two-action test. Journal of Comparative Psychology, 117, 363–370. (doi:10.1037/0735-7036.117.4.363).

Mulligan, J.A., Olsen, K.C., 1969. Communication in canary courtship calls. In Bird vocalisations (ed. RA Hinde). London, UK: Cambridge University Press. pp. 165–184.

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

Ota, N., Gahr, M., Soma, M., 2015. Tap dancing birds: the multimodal mutual courtship display of males and females in a socially monogamous songbird. Scientific Reports, 5. (doi:10.1038/srep16614).

Partan, S., Marler, P., 1999. Communication goes multimodal. Science, 283, 1272-1273. (doi:10.1126/science.283.5406.1272).

Partan, S.R., Marler, P., 2005. Issues in the classification of multimodal communication signals. The American Naturalist, 166, 231–245. (doi:10.1086/431246).

Patricelli, G.L., Coleman, S.W., Borgia, G., 2006. Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. Animal Behaviour, 71, 49–59. (doi: 10.1016/j.anbehav.2005.03.029).

Patricelli, G.L., Uy, J.A.C., Borgia, G., 2004. Female signals enhance the efficiency of mate assessment in satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). Behavioral Ecology, 15, 297–304.

Patricelli, G.L., Uy, J.A.C., Walsh, G., Borgia, G., 2002. Sexual selection: male displays adjusted to female's response. Nature, 415, 279–280.

Préault, M., Deregnaucourt, S., Sorci, G., Faivre, B., 2002. Does beak coloration of male blackbirds play a role in intra and/or intersexual selection? Behavioural processes, 58, 91–96.

Rosenthal, G.G., Rand, A.S., Ryan, M.J., 2004. The vocal sac as a visual cue in anuran communication: an experimental analysis using video playback. Animal Behaviour, 68, 55–58. (doi: 10.1016/j.anbehav.2003.07.013).

Rowe, C., 1999. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. Animal Behaviour, 58, 921–931.

Rybak, F., Sureau, G., Aubin, T., 2002. Functional coupling of acoustic and chemical signals in the courtship behaviour of the male *Drosophila melanogaster*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 269, 695–701. (doi:10.1098/rspb.2001.1919)

Scriba, M., Goymann, W., 2008. The decoy matters! Hormonal and behavioural differences in the reaction of territorial European robins towards stuffed and live decoys. General and Comparative Endocrinology, 155, 511–516. (doi:10.1016/j.ygcen.2007.08.001).

Stange, N., Page, R.A., Ryan, M.J., Taylor, R.C., 2016. Interactions between complex multisensory signal components result in unexpected mate choice responses. Animal Behaviour, 134, 239-247. (doi : 10.1016/j.anbehav.2016.07.005).

Ullrich, R., Norton, P., Scharff, C., 2016. Waltzing Taeniopygia : integration of courtship song and dance in the domesticated Australian zebra finch. Animal Behaviour, 112, 285–300. (doi: 10.1016/j.anbehav.2015.11.012).

Vehrencamp, S.L., Ritter, A.F., Keever, M., Bradbury, J.W., 2003. Responses to playback of local vs. distant contact calls in the orange-fronted conure, *Aratinga canicularis*. Ethology, 109, 37–54.

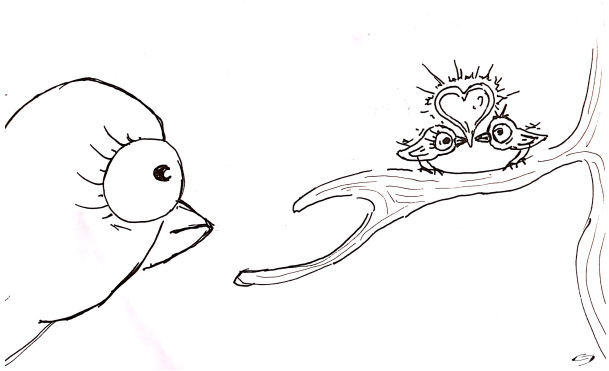
Voigt, C., Leitner, S., 1998. Breeding biology of the island canary (*Serinus canaria*) on the Desertas island Ilheú Chaõ. Boletim do Museu Municipal do Funchal, 50, 117-124.

West, M.J., King, A.P., 1988. Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. Nature, 334, 244–46

Wiley, R.H., 1973. The strut display of male sage grouse: a" fixed" action pattern. Behaviour, 47, 129–152.

Chapitre III

Copie acoustique de choix de partenaire chez le canari domestique ?



Chapitre 3

Acoustic mate copying in the domestic canary?

Pauline Salvin*[1], Gérard Leboucher[1] & Mathieu Amy[1]

[1]UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre France

*Corresponding author: salvinpauline@gmail.com

Résumé

Il existe de plus en plus d'études montrant que les facteurs sociaux influencent les préférences des femelles pour un partenaire. Les femelles peuvent obtenir des informations sociales provenant d'interactions intra- et intersexuelles, les utiliser pour obtenir de l'information sur la qualité d'un mâle et finalement diriger leurs préférences pour un partenaire potentiel. La copie de choix de partenaire est le fait qu'une femelle va préférer un mâle si elle a vu précédemment une autre femelle s'apparier avec ce mâle. La plupart des études sur la copie de choix de partenaire se sont souvent intéressées aux espèces vivant en lek et aux espèces polygames dans lesquelles les femelles peuvent observer facilement le choix des autres femelles. Cependant, il a été suggéré que chez les oiseaux chanteurs, les femelles pouvaient prêter attention aux interactions acoustiques entre un mâle et une femelle et, par la suite, utiliser cette « information publique » pour diriger leurs préférences. Ainsi, cette étude a pour but de tester l'hypothèse de la copie acoustique du choix de partenaire chez une espèce monogame, le canari domestique, *Serinus canaria*. Les femelles de canari domestique manifestent leurs préférences pour un chant en combinant un signal visuel, la posture de sollicitation à l'accouplement, avec une vocalisation, les trilles-spécifiques de femelles (TSF). De plus, les femelles de canari peuvent prêter attention aux interactions acoustiques entre deux mâles et, par la suite, diriger leurs préférences pour un mâle et changer leur investissement dans les œufs. Ainsi, pour tester si les préférences des femelles pour un chant pouvaient être influencées par les préférences acoustiques d'une autre femelle, nous avons exposé, tous les jours, pendant un cycle de reproduction, des femelles de canari inexpérimentées à trois types d'interactions vocales mâle-femelle constituées d'un chant modérément

attractif combiné à un TSF ou des cris de contact de femelles de canari ou des cris de contact de femelles de diamant mandarin. Nos résultats ont montré que, de manière générale, les femelles de canari ne copiaient pas les préférences d'autres femelles. Cependant, les femelles ont prêté attention aux interactions mâles-femelles car il semble que leurs vocalisations aient été perturbées par les vocalisations sexuelles de femelles (c-à-d les TSF) associées aux chants.

Mots-clés : copie de partenaire, interaction acoustique, signal de femelle, oiseau chanteur.

Abstract

There is a growing number of studies showing that social factors influence female mate preferences. Females can obtain social information from intrasexual and intersexual interactions, use it to gain information on the quality of the male and subsequently direct their preferences for a potential mate. Mate choice copying refers to the fact that female is likely to prefer a male if she previously observed another female mate with that male. Most studies on mate-choice copying often focused on lekking species and polygynous species where females can easily observe others' females' choice. However, it has been suggested that female songbirds could pay attention to acoustic male-female interactions and subsequently use this 'public information' to direct their preferences. Thus, the present study aimed to test the acoustic mate-copying hypothesis in a monogamous species, the domestic canary, *Serinus canaria*. The female canaries indicate their song preferences by combining a visual signal, the copulation solicitation display, with a vocalization, the Female-Specific Trills (FST). Moreover, female canaries could pay attention to acoustic male-male interactions and subsequently direct their preferences and their investment in eggs. Thus, to test if female preferences for a song could be influenced by other female acoustic preferences, inexperienced female canaries were daily exposed to three types of male-female vocal interactions during a reproductive cycle: a moderate attractive song combined to a FST or contact calls of female canaries or contact calls of female zebra finches. Our results showed that, in general, female canaries did not copy the preference of other females. However, females paid attention to the male-female interaction since their vocalizations

seemed to be 'disrupted' by the female sexual vocalization (i.e. by FST) associated to the songs.

Keywords: mate copying, acoustic interaction, female signal, songbird.

Introduction

Most models of sexual selection assume that female mate preferences are genetically based (Fisher 1930; Lande 1981; Iwasa et al. 1991). In these models, the preference for a male trait can evolve if the female obtains indirect genetic benefits such having attractive sons or direct phenotypic benefits such as better paternal care or disease avoidance (Andersson 1994; Hine et al. 2002). However, there is a growing number of studies showing that social factors also influence female mate choice (Otter et al. 1999; Mennill et al. 2002, 2003). Female may use social information to gain information on the quality of the male and direct their preferences for a potential mate (Mennill et al. 2002). Moreover, social information could reduce the cost of sampling (time, energy, risk of predation) and increase the probability of choosing a male of higher quality (Real 1990; Freeberg 2000; Valone 2007).

Female can obtain social information from intrasexual and intersexual interactions. For example, females can direct their preferences after having obtained information on the relative quality of males not only by witnessing a male-male aggressive interaction (Ophir & Galef 2003; Amy et al. 2008) but also by eavesdropping on a male-male singing interactions (McGregor & Dabelsteen 1996; Mennill et al. 2002). Other studies showed that female mate choice sometimes depends on the mating behaviour of other females. Mate-choice copying thus refers to the fact that female is likely to prefer a male if she previously observed another female mate with that male (Dugatkin & Godin 1992; Godin et al. 2005). Mate-choice copying is a widespread phenomenon; there is empirical evidence of mate-choice copying in fishes (e.g. Dugatkin & Godin 1992; Witte & Ryan 2002; Widemo 2006; Heubel et al. 2008), mammals (e.g. McComb & Clutton-Brock 1994; Galef et al. 2008) and birds (e.g. Galef & White 1998;

Doucet et al. 2004; Swaddle et al. 2005) (see reviewed by Gibson & Hoglund 1992; Pruett-Jones 1992).

Most studies on mate-choice copying often focused on lekking species and polygynous species where females can easily observe others' females' choice (Jennions & Petrie 1997). In monogamous species with biparental care, the benefice of copying the mate-choice of another female is not so clear. However, for instance, the mate-choice copying has been shown by Swaddle and collaborators (2005) in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), a socially monogamous species with biparental care. They also proved that female zebra finches were capable to prefer a male that look similar to a male previously seen with a model female (Swaddle et al. 2005). Yet, the results of Doucet and collaborators (2004) did not support the mate-choice copying hypothesis for the zebra finch. Thus, mate choice copying apparently appeared rarely and only under certain conditions in monogamous species (Drullion & Dubois 2008).

Almost all studies on mate choice copying use a methodology where females are supposed to infer the preference of another female from the spatial proximity of this latter with a male (Brown & Fawcett 2005). However, it has been suggested that female songbirds could pay attention to acoustic male-female interactions and subsequently use this 'public information' to direct their preferences (Freed-Brown & White 2009). In brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*), females often respond to song of successful males with a 'chatter' call (Freed-Brown & White 2009). Female brown-headed cowbirds performed more copulation solicitation displays to songs associated with female chatter than to songs not associated with female chatter (Freed-Brown & White 2009). To date, acoustic mate choice copying has only been shown in this species.

The present study thus aimed to test the acoustic mate-copying hypothesis in a monogamous species, the domestic canary, *Serinus canaria*. Female canaries use multimodal signalling to indicate their song preferences by combining a visual signal, the Copulation Solicitation Display (CSD), with a vocalization, the female-specific trills (Amy et al. 2015). Female canaries are known to prefer male songs containing 'sexy phrases' or 'A phrases' (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). Furthermore, female canaries are known to learn their sexual preferences during early experience (Nagle & Kreutzer 1997a, b) but also during adult life with sexual and acoustic experience (Nagle & Kreutzer 1997b; Drăgănoiu et al. 2002). For instance, female canaries seemed to have

a predisposed preference for longer (Pasteau et al. 2009), low frequency (Pasteau et al. 2007) and high intensity (Pasteau et al. 2009) sexy phrase. In addition, female canaries could pay attention to acoustic male-male interactions and subsequently direct their preferences (Leboucher & Pallot 2004; Amy et al. 2008) and their investment in eggs (Garcia-Fernandez et al. 2010).

The experiment was thus designed to test if preferences for songs can be influenced by other female preferences in canaries. To do so, inexperienced female canaries were daily exposed to three types of male-female vocal interactions during a reproductive cycle. Moderate attractive male songs were broadcasted in association with 1) a female-specific trills of female canaries, or 2) female contact calls of female canaries or 3) female contact calls of zebra finches (*Taeniopygia guttata*) as a control. The female-specific trills (FST) were used as reliable acoustic information of female preferences for song since FSTs only are emitted in the breeding season during the broadcasting of male canary songs (Amy et al. 2015). If females copied the preferences of other females, we expected that females elicited more sexual responses (CSD and FST) during the broadcasting of the song associated with the FST compared to songs associated with a female contact call or songs associated with a heterospecific call.

Material and methods

Subject and breeding condition

We used 12 inexperienced domestic canary females (ages: 17.2 ± 0.5 months; mean +- se), hatched and reared in our laboratory and without previous experience of reproduction. Before the experiment, all females were maintained on a short-day photoperiod (8 L: 16 D) for a minimum of four months. They were maintained in social groups in aviaries (118 × 50 × 50 cm). During the experiment, all females were placed on a long-day photoperiod (16 L: 8 D), stimulating their reproductive behavior (Leboucher et al. 1994). They were housed in individual cages (38 × 22 × 26 cm) and placed individually in sound-proof chambers (68 × 51 × 51 cm). Between each trials, sound-proof chambers remained open allowing birds to communicate with each other. Females' cages were equipped with one perch, nesting material and nest bowls. Females were provided with water and seeds daily ad libitum and with breeding food twice a week.

Ethical note

Experimental design was approved under the license number APAFiS #392 by the Charles Darwin ethic committee. In this experiment, birds were placed in sound-proof chambers. In order to minimize the social isolation of this apparatus, doors were always opened between trials allowing birds to communicate with each other. Birds were examined several times a day by animal caretakers and experimenters to avoid any sign of distress or discomfort, and to be sure of their well being. After the experiments, all birds were replaced in their social aviaries.

Experimental male songs

We used 16 songs of male canaries constructed from 16 songs of male canaries recorded during the preceding years in our laboratory. The digitalization and construction of the song files was done with Avisoft SASLAB-PRO software (Raimund Specht, Berlin, Germany) with a sample frequency of 22 050 Hz. We generated 16 songs containing a moderately attractive A-phrase, called B-phrase, with two distinctive notes repeated at a rhythm of 10 syllables s−1, than 20 syllables s-1 for the A-phrase. The B-phrase is less attractive than the A-phrase which elicits strong sexual responses by female canaries (Vallet & Kreutzer 1995). We chose a less attractive phrase to be sure that female will react to the male-female interaction and not only to the attractive phrase in the song. All songs were structured with two introductory notes (0.75 s), then one 'B-phrase' (1.50 s) and six conclusive notes (3.75 s). All songs lasted for 6 s. All songs were passed through a band pass filter (0.8–8 KHz) and were adjusted to the same amplitude (65dB measured at a distance of 30 cm of the loudspeaker).

Experimental female call

We used eight different female-specific trills (FST) of experienced female canaries, eight different contact calls (CC) of experienced female canaries and eight different contact calls of female zebra finches recorded during the preceding years. A FST is a call containing more than one note repeated at an arrhythmic sequence and with a variable sound pressure. A FST were set to last 4 seconds. A CC is a single and stereotyped note. See Amy et al. 2015 for sonograms. None of the calls was taken from

females that served as subjects in the experiment but all calls of female canaries result from adult experienced canaries with previous experience of reproduction. With Avisoft SASLAB-PRO software (Raimund Specht, Berlin, Germany), we selected calls on the bases of the recording quality and the amplitude to have the same amplitude for all calls (65 dB measured at a distance of 30 cm of the loudspeaker).

Experimental male-female interaction

We selected one out of the eight contact calls of canary, one out of the eight contact calls of zebra finch and one out of the eight FST for each song. We paired one song with two CC of canary, two CC of zebra finches and one FST. Calls began 1.5 seconds after the beginning of the song and CCs were separated by 3 seconds to simulate natural male-female interactions (Amy et al. 2015). Thus, we obtained three types of male-female interaction: song + CC of canary, song + CC of zebra finch, song + FST. We created sequences: one type of interactions was presented 2 times with 14 seconds of silence between them.

Experimental design

Females were tested once daily every morning, between 9:00 and 12:00. Trials were performed from the first day of the long-day photoperiod and stopped the day the female laid her last egg or after 40 days of testing if the female did not lay.

The three different types of acoustic interactions were presented one after the other, with 2 min of silence between them. The order in which the type of acoustic interaction was presented was balanced. Acoustic interactions were broadcasted by two DELL loudspeaker (HK206) connected to a digital audio player able to play WAVE files (Philips Gogear) with a natural sound pressure level (i.e. approx. 65 dB measured at a distance of 30 cm from the loudspeaker). Furthermore, songs and calls were broadcasted respectively in two different loudspeakers (one to the right corner of the cage and the other to the left corner) to mimic a natural interaction between two birds. The side of the broadcasted type of vocalizations was also balanced between trials.

Measures

During the playback sessions, we recorded female vocalizations with a microphone (Anchor MIC-50) connected to a digital recorder (Marantz PMD 670) with a sample frequency of 44 100 Hz. We also recorded the female behaviour with a webcam (Casio Exilim) placed inside the sound-proof chamber.

During the broadcasting of the interactions, using video analyses and sound spectrograms (Avisoft SASLAB-PRO software; Raimund Specht, Berlin, Germany), we measured different female signals: i) the number of CSDs and the number of different calls emitted by the females and distinguished three types of calls: ii) CC, iii) Simple Trills (ST) and iv) FST. During CSD, the female arches her back, crouches, moves the wings away from the body and vibrates them and the cloaca and simultaneously brings her tail forward and her head back (Kreutzer & Vallet 1991). CCs are a contact calls described as a single stereotyped note. STs are 'repeated calls' (Mulligan & Olsen 1969) consisting of more than one note, emitted in a rhythmic sequence with a constant sound pressure level. FSTs are all calls consisting of more than one note but emitted in an arrhythmic sequence (Mulligan & Olsen 1969; Amy et al. 2015) with variation in the sound pressure level. STs also generally consist of few notes, whereas there are many variations in the number of notes within FSTs (Amy et al. 2015). We also used sound spectrograms to investigate the temporal use of the different vocalizations by females. For this purpose, we measured the latencies of the different calls from the onset of the playback. For sonograms, see Amy et al 2015.

Statistical analyses

To test whether male-female interactions influenced the occurrence of each signal, we used general linear mixed models (GLMMs) using library 'lme4' of the R software (v. 2.11.1). To obtain an orthogonal design, for each female and for each signal, we used the sums according to the different male-female interactions. GLMMs allowed us to construct a model with both fixed effects and random effects and to specify the data distribution (here a Poisson distribution for the four measures); we specified the focal female as the random factor (to control for repeated measures) and the male-female acoustic interaction type as the fixed factors. We then used a frequentist null-hypothesis test approach (Bolker et al. 2009) to test for the fixed effects and their

interaction. For each variable, we first tested the model with the interaction against the model without the interaction. If the interaction was not significant, we removed it from the model and then tested the new model against the minimal model. Finally, we performed Tukey *post hoc* tests when appropriate, using library 'multcomp' of the R software (v. 2.11.1).

To investigate the temporal use of the different vocalizations by females, we used mean latencies of each female for each type of vocalizations. All females did not utter all call types. Therefore, we used GLMM using library 'lme4' of the R software (v. 2.11.1) which allowed us to specify the focal female as the random factor (to control for both repeated measures and that all females did not utter all call types) and the call type was specified as the fixed factor. Then, we tested this model against the minimal model and Tukey *post hoc* tests were performed, using library 'multcomp' of the R software (v. 2.11.1).

Results

Effects of male-female interactions on the number of female signals

The type of male-female interactions did not significantly influence the number of CSD (GLMM; $\chi^2 = 0.385$, P = 0.825) (Fig. 1*a*), the number of FST (GLMM; $\chi^2 = 4$, P = 0.135 (Fig. 1*b*) and the number of ST (GLMM; $\chi^2 = 0.290$, P = 0.865) (Fig. 1*c*) emitted by the females. Yet, the number of CC emitted by the females was significantly affected by the type of male-female interactions (GLMM; $\chi^2 = 9.771$, P = 0.008). Tukey *post hoc* tests showed that females emitted significantly less CC during the interaction between a song and FSTs than during a song and CCs of canary ($q = -2.890$, $P = 0.0108$) or a song and CCs of zebra finches ($q = -2.515$, $P = 0.0320$) (Fig. 1*d*).

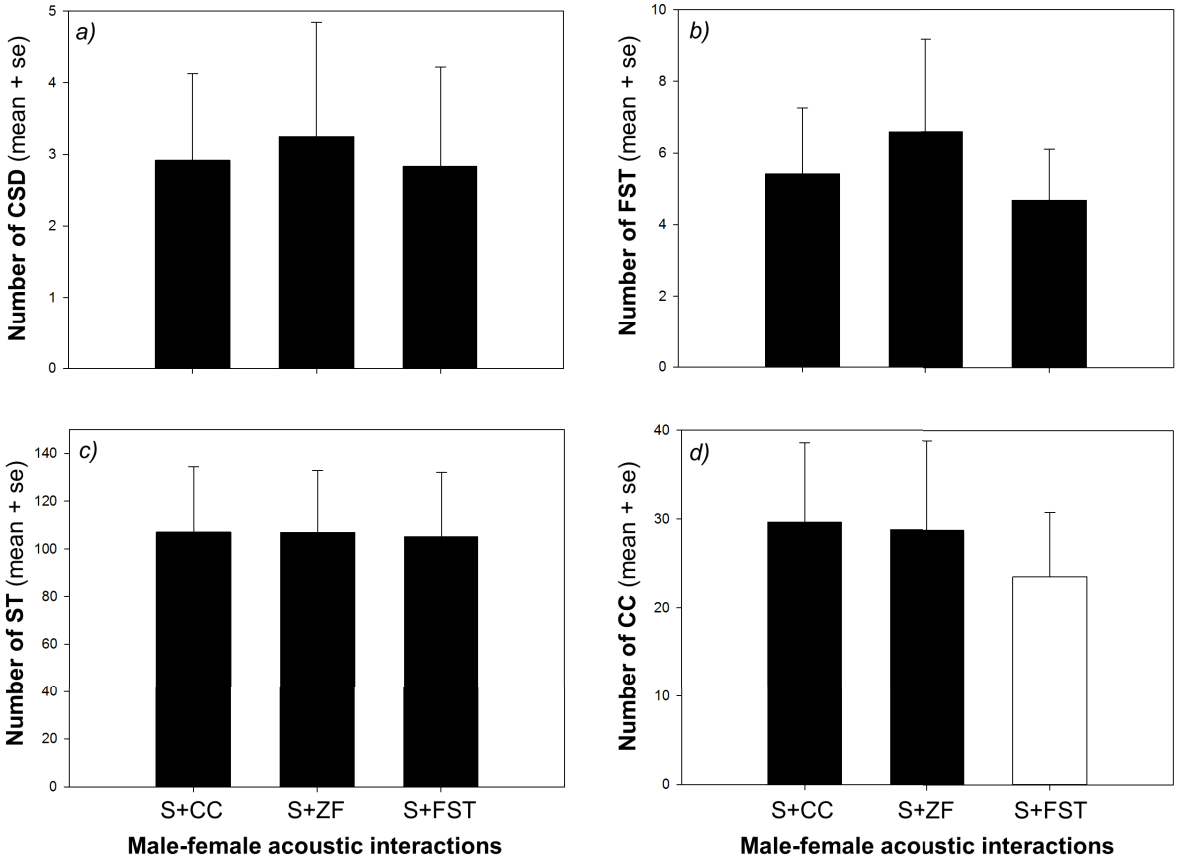


Figure 1. Responses of the females during male-female acoustic interactions with *a)* copulation solicitation displays (CSD), *b)* female-specific trills (FST), *c)* simple trills (ST) and *d)* contact calls (CC). S+CC: Song paired with Contact Call of female canary, S+ZF: Song paired with contact call of zebra finch, S+FST: Song paired with Female-Specific Trill of canary. Differences of colours show a significant difference. Tukey *post hoc* tests, $P < 0.05$.

Effects of male-female interactions on the latencies of female vocalizations

There was no interaction between the type of male-female interactions and the type of call emitted by the females on the latencies of emission (GLMM; $\chi^2 = 0.987$, $P = 0.912$). Furthermore, the type of male-female interactions did not influence the latencies of emission of the female vocalizations (GLMM; $\chi^2 = 0.042$, $P = 0.979$). Yet, the different call types were emitted with a different temporal pattern relative to the beginning of the male-female interactions. (GLMM; $\chi^2 = 63.125$, $P < 0.001$). Tukey *post hoc* tests revealed that FSTs were emitted with significant shorter latencies than the STs ($q = -6.626$, $P < 0.001$) and than the CCs ($q = -9.409$, $P < 0.001$). And STs were emitted with significant shorter latencies than CCs ($q = -3.426$, $P = 0.0017$) (Fig. 2).

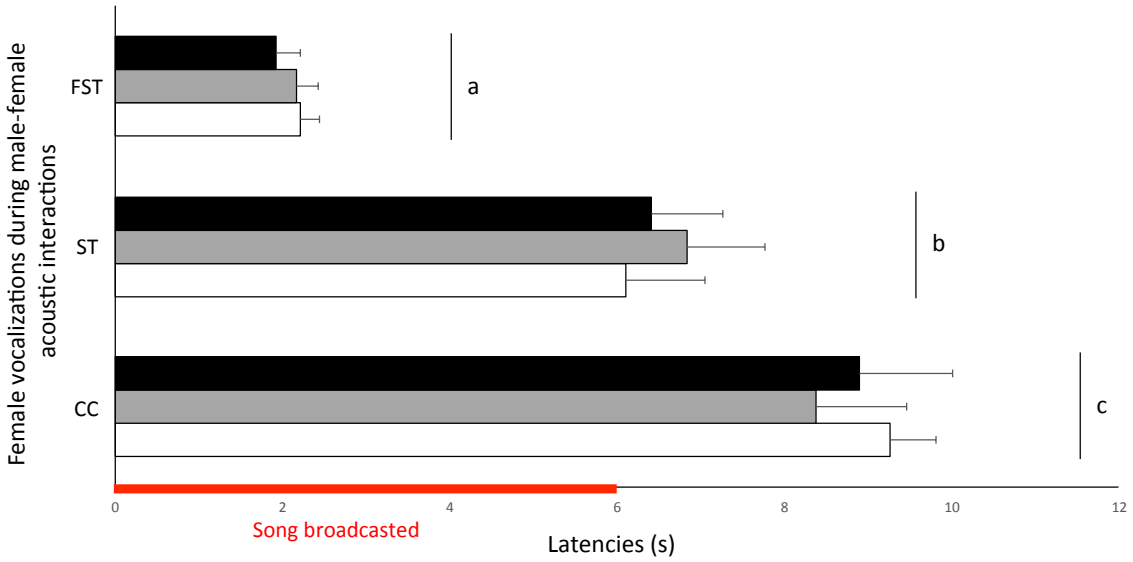


Figure 2. Latencies of the female vocalizations during male-female acoustic interactions. The different playbacks are represented by different colors – black bars: Song + FST, grey bars: Song + ZT, white bars: Song + CC. FST: Female-Specific Trill, ST: Simple Trill, CC: Contact Call. Different letters show a significant difference. Tukey *post hoc* tests, $P < 0.01$.

Discussion

The present study aimed to test the acoustic mate-copying hypothesis (Freed-Brown & White 2009) in the domestic canary that is if preferences for songs can be influenced by other female preferences. In general, our results showed that female canaries did not respond differently to the different male-female interactions (but see below).

First of all, the absence of acoustic mate copying in our experiment was probably not due to the use of young inexperienced females. *A priori*, young females are more likely to copy the mate-choice decisions of older ones since they could learn to identify male of high quality from the behaviour of older females (Dugatkin & Godin 1993; Freed-Brown & White 2009). Furthermore, acoustic mate copying was not affected by the age of the female in cowbirds: inexperienced and experienced females copied the choice of other females (Freed-Brown & White 2009). Yet, we did not previously expose

the females to the male-female interactions as in the study of Freed-Brown and White (2009).

Several non-exclusive hypotheses may rather explain our results. Firstly, only 6 out of 12 females laid at least one egg and displayed related activities such as nest building and incubation. Female canaries are known to perform most of their CSDs during the peak of fertility (two or three days preceding the first egg; Leboucher et al. 1994; Amy et al. 2008). Therefore, it is possible that our results have been biased or masked by the lack of receptivity of the females who did not lay. Secondly, we can not exclude that the songs, with a B-phrase, used in our experiment were already too attractive so that their potency could not be increase by the social information contained in the male-female acoustic interaction. It could be worthwhile to assess if female canaries use acoustic mate copying when exposed to low attractive songs.

Finally, our results could be explained by the fact that female canaries did not paid attention to the male-female interactions. The temporal patterns of the different types of call did not differ to our experimental conditions. These patterns were identical to a previous experiment where females only responded to a song (Amy et al. 2015) and it thus suggests that females only responded to the male song and not to the male-female stimulus in the present experiment. In addition, almost all of the female signals (CSD, FST and ST) were equally emitted regardless of the nature of the listened male-female acoustic stimuli. However, female canaries emitted less CC during the song associated with FST than during the songs associated with CC of canary and CC of zebra finch. Therefore, we might assume that females paid attention to the male-female interaction and that their vocalizations were 'disrupted' (Dugatkin et al. 2003) by the female sexual vocalization (i.e. by FST) associated to the song. The contact call of the female in the domestic canary is supposed to show a social motivation of the bird (Amy et al 2015). Hence, females may be more motivated by a song when this latter was not paired with a female sexual vocalization.

Testing mate choice copying with acoustic cues allows to discard many confounding variables usually present in typical affiliation tests such as the females' tendency to aggregate with other females or with the higher number of conspecifics (Galef & White 1998; Pruett-Jones 1992) or the changes in male behaviour leading to a change of preference of the female (Goldschmidt et al. 1993). Yet, acoustic mate copying was only found in one species (Freed-Brown & White 2009) and our results suggest that

female canaries may pay attention to male-female acoustic interactions but that they do not change their preferences accordingly.

Acknowledgments

Pauline Salvin was supported by a PhD grant from the University Paris Nanterre. We especially thank Emilie Roubire for her unvaluable help during the experiments. We are very grateful to P. Groué, E. Martin and O. Bouillet for taking care of the birds.

References

Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M., Leboucher, G., 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male–male interaction. Animal Behaviour, 76, 971–982. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.023

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, Serinus canaria. Royal Society Open Science, 2, 140196–140196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196

Andersson, M. B., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution 24, 127–135. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008

Brown, G.R., Fawcett, T.W., 2005. Sexual Selection: Copycat Mating in Birds. Current Biology, 15, R626–R628. https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.08.005

Doucet, S. M., Yezerinac, S. M. & Montgomerie, R., 2004. Do female zebra finches (Taeniopygia guttata) copy each other's mate preferences? Canadian Journal of Zoology, 82, 1–7. (doi:10. 1139/z03-210)

Drãgãnoiu, T.I., Nagle, L., Kreutzer, M., 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. Proceedings of the Royal Society, London B, 269, 2525–2531. (doi:10.1098/rspb.2002.2192)

Drullion, D., Dubois, F., 2008. Mate-choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information? Behavioral Ecology and Sociobiology, 63, 269–276. https://doi.org/10.1007/s00265-008-0658-5

Dugatkin, L.A., Druen, M.W., Godin, J.-G.J., 2003. The Disruption Hypothesis Does Not Explain Mate-Choice Copying in the Guppy (*Poecilia reticulata*). Ethology, 109, 67–76. https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00851.x

Dugatkin, L. A., Godin, J.-G. J., 1992. Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia retaculata*). Proceedings of the Royal Society, London B, 93, 323-329.

Dugatkin, L. A., Godin, J.-G. J., 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulate*): age-dependent effects. Behavioral Ecology, 4, 289-292.

Fisher, R. A., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.

Freeberg, T. M., 2000. Culture and courtship in vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. Behavioral Processes, 51, 177– 192. (doi:10.1016/S0376-6357(00)00127-3)

Freed-Brown G, White DJ., 2009 Acoustic mate copying: female cowbirds attend to other females' vocalizations to modify their song preferences. Proceedings of the Royal Society, London B, 276, 3319–3325. (doi:10.1098/rspb.2009.0580)

Galef, B. G., Lim, T. C. W. & Gilbert, G. S., 2008. Evidence of mate choice copying in Norway rats, *Rattus norvegicus*. Animal Behaviour, 75, 1117–1123. (doi:10.1016/j.anbehav. 2007.08.026)

Galef, B. G. J., White, D. J., 1998. Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. Animal Behaviour, 55, 545–552.

Garcia-Fernandez, V., Guasco, B., Tanvez, A., Lacroix, A., Cucco, M., Leboucher, G., Malacarne, G., 2010. Influence of mating preferences on yolk testosterone in the grey partridge. Animal Behaviour, 80, 45–49. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.03.023

Gibson, RM, Hoglund, J., 1992. Copying and sexual selection. Trends in Ecology & Evolution, 7, 229-232.

Godin, J-G. J., Herdman, E. J. E., Dugatkin, L. A., 2005. Social influences on female mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*: generalized and repeatable trait-copying behaviour. Animal Behaviour, 69, 999–1005. doi:10.1016/j.anbehav.2004.07.016

Goldschmidt, T., Bakker, T. C. M., Feuth-De Bruijn, E., 1993. Selective copying in mate choice of female sticklebacks. Animal Behaviour, 45, 541–547.

Heubel, K. U., Hornhardt, K., Ollmann, T., Parzefall, J., Ryan, M. J., Schlupp, I., 2008. Geographic variation in female mate-copying in the species complex of a unisexual fish, *Poecilia formosa*. Behaviour, 145, 1041 – 1064. (doi:10. 1163/156853908784474533)

Hine, E., Lachish, S., Higgie, M., Blows, M.W., 2002. Positive genetic correlation between female preference and offspring fitness. Proceedings of the royal society B Biological Sciences, 269, 2215-2219. DOI: 10.1098/rspb.2002.2149

Iwasa, Y., Pomiankowski, A., Nee S., 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The handicap principle. Evolution, 45, 1431-1442.

Jennions , M. D., Petrie, M., 1997. Variation in mate choice : a review of causes and consequences. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 72, 283–327.

Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variations in conspecific and heterospecific songs. Behaviour, 117, 106–115. (doi:10.1163/156853991X00148)

Lande, R., 1981. Models of speciation by sexual selection of polygenic traits. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A., 78, 3721-3725.

Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation Displays in Female Canaries (*Serinus canaria*): are Oestradiol Implants Necessary? Ethology, 97, 190–197.

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

McComb, K., Clutton-Brock, T., 1994. Is mate choice copying or aggregation responsible for skewed distributions of females on leks. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 255, 13–19.

McGregor, P. K., Dabelsteen, T., 1996. Communication networks. In Ecology and evolution of acoustic communication among birds (ed. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 409-425. Ithaca, NY: Cornell University Press.

Mennill, D. J., Boag, P. T. & Ratcliffe, L. M., 2003. The reproductive choice of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. Naturwissenschaften, 90, 577-582.

Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M., Boag, P. T., 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. Science, 296, 873.

Mulligan, J.A., Olsen, K.C., 1969 Communication in canary courtship calls. In Bird vocalisations (ed. RA Hinde), pp. 165–184. London, UK: Cambridge University Press.

Nagle, L., Kreutzer, M. L., 1997a. Adult female domesticated canaries can modify their song preferences. Canadian Journal of Zoology, 75, 1346–1350.

Nagle, L., Kreutzer, M. L., 1997b. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. Behaviour, 134, 89–104.

Ophir, A. G., Galef, B. G. JR., 2003. Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. Animal Behaviour, 66, 399–407 doi:10.1006/anbe.2003.2230

Otter, K., McGregor, P. K., Terry, A. M. R., Burford, F. R. L., Peake, T. M., Dabelsteen, T., 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. Proceedings of the Royal Society of London, 266, 1305-1309.

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

Pasteau, M., Nagle, L., Monbureau, M., Kreutzer, M., 2009. Aviary Experience Has No Effect on Predisposition of Female Common Canaries (*Serinus canaria*) for Longer Sexy Phrases. The Auk, 126, 383–388. https://doi.org/10.1525/auk.2009.08101

Pruett-Jones, S., 1992. Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? American Naturalist, 140, 1000–1009.

Real, L., 1990. Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. American Naturalist, 136, 376-404

Swaddle, J. P., Cathy, M. G. & Correll, M., 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. Proceedings of the Royal Society, London B, 272, 1053-1058.

Vallet, E., Beme, I., Kreutzer, M., 1998. Two-note syllabes in canary songs elicit high levels of sexual display. Animal Behaviour, 55, 291–297. (doi:10.1006/anbe.1997.0631)

Vallet, E., Kreutzer, M., 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. Animal Behaviour, 49, 1603–1610. (doi:10.1016/0003-3472(95)90082-9)

Valone, T. J., 2007. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use . Behavioral Ecology and Sociobiology, 62, 1–14. DOI 10.1007/s00265-007-0439-6

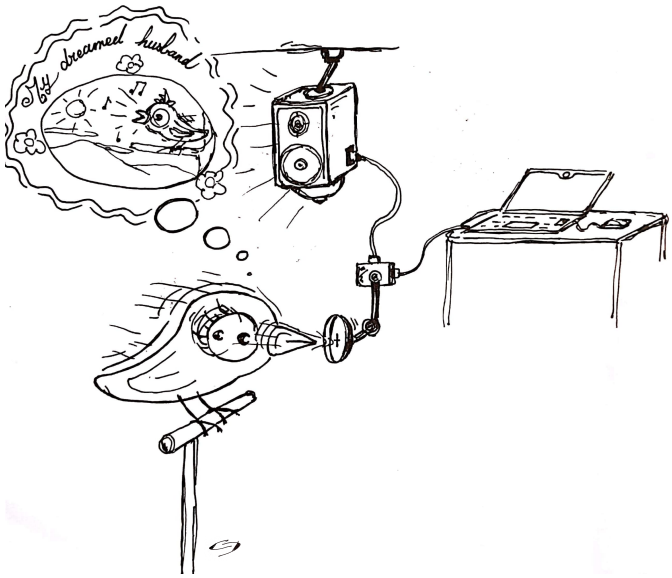
Widemo, M. S., 2006. Male but not female pipefish copy mate choice. Behavioral Ecology, 17, 255–259. (doi:10.1093/beheco/ arj021)

Witte, K., Ryan, M. J., 2002. Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*. Animal Behaviour, 63, 943-949.

Chapitre IV

Mesurer les préférences des femelles pour les chants de mâles chez le canari domestique : le conditionnement opérant et la réponse vocale sont congruents.

Ce chapitre est constitué d'un article qui a été accepté le 11 octobre 2018 pour publication dans la revue *Behavioural Processes* (voir « proofs » en annexe 3).



Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response.

Pauline Salvin *[1], Sébastien Derégnaucourt[1], Gérard Leboucher[1] & Mathieu Amy[1]

[1] UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre France

*Corresponding author: salvinpauline@gmail.com

Résumé

Des variations dans les préférences des femelles sont souvent rapportées dans la littérature scientifique et ces variations pourraient être liées à un artéfact dérivé de l'utilisation de différentes méthodes. Ainsi, il est nécessaire d'évaluer l'influence de ces méthodes lorsque l'on cherche à évaluer les préférences des femelles. L'étude présentée ici a pour but de comparer les préférences des femelles obtenues grâce à un test de conditionnement opérant et grâce aux réponses vocales produites par les femelles en réponse aux chants des mâles, chez le canari domestique (*Serinus canaria*). Dans le test de conditionnement opérant, les femelles avaient la possibilité de choisir entre deux clés ; l'appui sur l'une des clés déclenchait la diffusion d'un chant de mâle canari supposé être très attractif, alors que l'appui sur l'autre clé déclenchait la diffusion d'un chant moins attractif. Les réponses vocales des femelles étaient enregistrées en même temps. Nos résultats ont montré que les femelles de canari préféraient appuyer sur les clés qui déclenchaient la diffusion des chants attractifs et qu'elles émettaient plus de cris de copulation en réponse aux chants attractifs comparés aux chants moins attractifs. Cette étude montre que les deux méthodes sont congruentes et, de ce fait, suggèrent qu'elles sont fiables pour tester les préférences des femelles en condition de laboratoire.

Mots-clés : cri de copulation, test de double choix, préférence de femelles, conditionnement opérant, chant.

Abstract

Variation of female preferences is often reported in the literature and could be related to an artefact derived from multiple different methods used. Thus, there is a need to evaluate the influence of different methods when assessing female preferences. The present study aims to compare female preferences obtained from an operant conditioning test and from female vocal responses to male song in the domestic canary (*Serinus canaria*). In an operant conditioning test, females had the possibility to choose between two keys; a peck on one key elicited a supposed very attractive canary song while a peck on the other key elicited a less attractive song. Meanwhile, female vocal responses were recorded. Our results revealed that female canaries preferred to peck on the key eliciting the attractive song and that they emitted more copulation calls in response to the attractive song compared to the less attractive song. This study shows the congruence of these two methods and further suggests that they are reliable to study female preferences in laboratory conditions.

Keywords: copulation call, double choice test, female preference, operant conditioning, song.

Introduction

It is generally assumed that sexual selection operates through several mechanisms such as contests, coercion, sperm competition or mate choice (Andersson & Iwasa 1996). Sexual selection is extensively studied but there is no consensus on how sexual selection is accurately evaluated (Fritzsche & Booksmythe 2013). The relation between variation of a phenotypic trait and variation in reproductive success seems the most direct measure (Andersson 1994) but measuring reproductive success is often difficult to achieve and does not allow to separate the contributions of the pre- and post-copulatory mechanisms (Fritzsche & Booksmythe 2013). Instead, proxies of reproductive success have been used by a large number of studies which aimed at assessing female preferences for a male trait since these preferences could predict their future mate choice (Aspbury & Basolo 2002; Cummings & Mollaghan 2006; Lehtonen & Lindström 2008).

Songbirds are among the most studied organisms to investigate sexual selection and there is strong evidence that male song plays a major role for female choice (e.g. Catchpole 1987; Searcy & Yasukawa 1996). Several methods have been used to assess female preferences in the field or in laboratory conditions such as phonotaxis in response to live males or male songs (Fostmeier & Birkhead 2004; Holveck & Riebel 2007), cardiac responses during song playbacks (Ikebuchi et al. 2003), the copulation solicitation display assay (King & West 1977; Leboucher et al. 1994) and vocal responses to song playback (Nagle et al. 2002; Amy et al. 2015). Among these, the Copulation Solicitation Display (CSD) assay is perhaps the most reliable measure of female preferences; the more a female gives copulation solicitation displays towards a male (or a song), the more she should prefer this male (or song). The CSD assay has been successfully applied in at least 20 species (See table 1 in Searcy 1992) but this often required the use of oestradiol treatment in some species (Searcy & Marler 1981; Searcy 1992; Anderson 2009). Some studies described the same pattern of females' responses to the preferred songs with vocalizations (Nagle et al. 2002; Amy et al. 2015) as the CSD assay: females emitted more vocalizations to the preferred songs.

An alternative method for testing female preferences to male songs is the operant conditioning procedure (e.g. Riebel et al. 2002). Here, male song acts as a reinforcer and females should more frequently activate the playback of their preferred song (Riebel &

Slater 1998). Operant conditioning tests can be considered reliable since females express their preferences through an active choice. Yet, operant conditioning can lead to a less direct measure of female preferences than measures of copulation solicitation (Anderson 2009) or vocal responses. Moreover, variation of female preferences reported in the literature could be related to an artefact derived from multiple different methods used to measure the female preferences (Wagner 1998) and there is a need to evaluate the influence of different methods when assessing female preferences. To our knowledge, few studies have compared operant conditioning with others methods. One study showed that female preferences were consistent across operant conditioning, phonotaxis and spatial association tests (Holveck & Riebel 2007) while another one showed a strong congruence between the operant conditioning and the copulation solicitation display assay (Anderson 2009). To date, we do not know if female copulation calls in birds (Amy et al. 2018) and operant conditioning lead to consistent assessment of female preferences.

Female preferences for male songs are well known in the domestic canary (*Serinus canaria*) and the CSD assay was extensively used to assess these preferences. During a CSD, the female canary arches her back, crouches and simultaneously brings her head back and her tail forward, moves her wings away from the body and vibrates the wings and the cloaca (Kreutzer & Vallet 1991). Female canaries produce more CSDs for a male canary song containing a particular phrase named "A-phrase" (or "sexy phrase") (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). This A-phrase contains two distinctive notes repeated at a high rate (more than 15 syllables s^{-1}) (Vallet et al. 1997) with rapid frequency modulation and this phrase is very attractive and elicits strong sexual responses by female canaries (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). In general, females produce more CSDs for male songs maximizing both frequency bandwidth and syllable rates (Drăgănoiu et al. 2002). Moreover, in a recent study, Amy and his collaborators (2015) showed that females also emitted a particular vocalization named Female-Specific Trills (FST) during songs containing A-phrases and they showed a strong positive correlation between the occurrence of CSDs and the occurrence of FSTs; these FSTs are likely to function as copulation calls (Amy et al. 2015). Thereby, domestic canaries are a good model to compare the consistency of female preferences to male song by using different measures. To this end, we tested female canaries with an operant conditioning paradigm and we quantified female vocalizations in response to

songs broadcast during this test. We used FSTs emitted by the female rather than CSDs for two reasons: a) because FSTs are more frequent than CSDs during repeated stimulations (Amy et al. 2015) and are thus easier to count and b) because continuous recordings of female vocalizations required less storage than continuous recordings of videos.

The operant conditioning apparatus used was analogous to those used in previous studies (Riebel & Slater 1998; Riebel 2000; Holveck & Riebel 2007). Females had the possibility to choose between two keys. When they pecked on one key, a very attractive song was broadcast. When they pecked on the other key, a less attractive song was broadcast. To compare key pecks to vocal responses, we measured the copulation calls (i.e. FSTs in Amy et al. 2015) emitted by the females during the playback of song triggered by the first peck on each key each day, since female domestic canaries responded more to the first playback of song than the second playback and even more than the third playback (Amy et al. 2015). We expected that females would peck more on keys broadcasting the very attractive songs than keys broadcasting the less attractive songs and that females would emit more copulation calls for very attractive songs than for less attractive songs.

Material and methods

Ethical note

Experimental conditions were approved under the license number APAFiS #392 by the Charles Darwin ethic committee and were in line with the guidelines of the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). Before and after the experiment, females were maintained in social groups. During the experiment, females were maintained individually in sound-proof chambers. Animal caretakers and the experimenters examined the birds by sight several times a day (two times per day minimum) to avoid any sign of distress or discomfort, and to be sure of their well being.

Subjects, breeding conditions and general protocol

For this study, we tested 25 naïve females domestic canaries (> 10 months old at the beginning of the experiment) obtained from a breeder (Animal Diffusion). Before the

experiment, all females were maintained in social groups in aviaries (118 x 50 x 50 cm), on a short-day photoperiod (8L: 16 D) for 6 months. At the beginning of the experiment, females were placed in individual cages (38 × 22 × 26 cm), equipped with two perches, nest bowls and nesting material, in a room on a long-day photoperiod (16L:8D; Leboucher et al. 1994). Females were first tested for their sexual receptivity (see subsection 2.3). Once receptive, a female was placed in the double choice test apparatus for 12 consecutive days. This apparatus was a cage (38 × 22 × 26 cm) equipped for double choice test (see subsection 2.4.). This cage was placed in a sound-proof chamber (internal dimensions: 70 x 51 x 51 cm) on a long-day photoperiod. During the 12 days of the double choice test, females could not interact with each other. During the test for sexual receptivity and the double choice test, females were provided with water and seeds ad libitum, with breeding food twice a week, nesting material and cuttlebones as a source of calcium. After the experiments, females were moved to a common aviary.

Test for sexual receptivity

Every morning, between 10:00 and 11:00 am, females were exposed to one minute of male songs repeated two times with two minutes of silence between the repetitions. These male songs contained several G-phrases (referring to scale categories of increasing bandwidth; Drãgãnoiu et al. 2002; Pasteau et al. 2007), but no A-phrase, broadcasted with a loudspeaker (Ultimate Ears Boom 2) connected to a digital audio player able to play WAV files (Philips Gogear). Responses of females were recorded through webcams (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p) and videos were monitored to assess females' sexual receptivity. When a female exhibited a CSD, we considered her as a receptive female, and we placed her in an operant conditioning apparatus. Only 18 females showed sexual receptivity and were therefore tested in the operant conditioning apparatus (double choice test; see subsection 2.4). Eleven out of these eighteen females built a nest and laid at least one egg during the experimental phase.

Double choice test apparatus

Two red response keys (1cm in diameter) were mounted on one side of the cage. The female could peck on one or the other key only from the first perch or the fourth perch (see fig 1.). The pecking on the keys triggered the playback of the song assigned to

the key. A loudspeaker (Elipson Mini Horus Sat), amplified by a stereo amplifier (Pioneer A-209R), was placed in front of the cage in the middle of these two response keys. A webcam (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p), placed in a corner of the sound-proof chamber allowed the observers to record and to watch the behaviour of the tested bird without disturbing her. A microphone (Behringer C-2), was located above the loudspeaker and recorded the vocalizations of the tested bird continuously. All cages were symmetric. See fig 1.

All apparatus were controlled individually and automatically by a computer (HP Compaq Elite 8300 Convertible Microtower working under Windows 7), using SAP (Sound Analysis Pro 2011; Ofer Tchernichovski, Elena Kashtelyan & David Swigger) and My SQL. SAP was used to play the song assigned to the key through the loudspeaker in each sound-proof chamber and to continuously record the vocalizations of the tested bird through the microphone. Data (time of key peck, ID of the key pecked) were saved in My SQL tables.

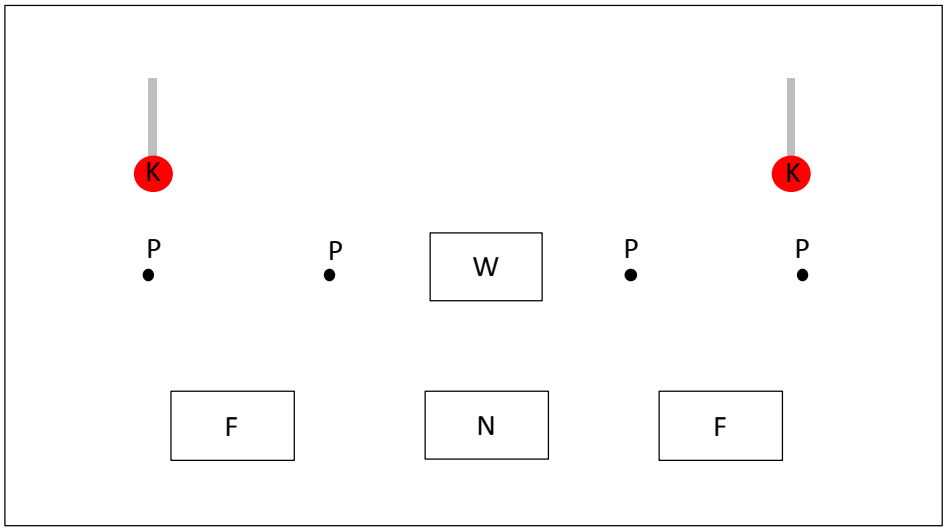


Figure 1. Schematic representation (side view) of the operant conditioning apparatus. The two keys, the four perches and the water were mounted on the back side of the cage. The two feeders and the nest were mounted on the front side of the cage. K: key, P: perch, W: water, F: feeder, N: nest.

Stimuli

We used two types of stimuli: A20 song types containing a very attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 20 syllables s-1 (A20) and A10 song types containing a moderately attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 10 syllables s-1 (A10) (Amy et al. 2015). Sixteen songs of male canaries were recorded during the preceding years in our laboratory. The digitalization and construction of the song files was done with Avisoft SASLAB-PRO software (Raimund Specht, Berlin, Germany) with a sample frequency of 22050 Hz. From these sixteen canary songs, we constructed A20 song types as follows: the song lasted 6s with two introductory notes (0.75 s), then one very attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 20 syllables s^{-1} (1.50 s) and six conclusive notes (3.75 s). Then we used these sixteen A20 song types to generate sixteen A10 song types with a moderately attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 10 syllables s^{-1} (with the same frequency bandwidth as A20 song types). See figure 2 for sonograms. All songs were passed through a band pass filter (0.8–8 KHz) and adjusted to the same amplitude; each song was manually standardized to the same amplitude by using amplitude envelope. All songs were played back at the standardized level of 65 dB (measured with a Ro-LINE SPL meter 1, using A-weighting, at the typical position of the test bird, 30 cm from the loudspeaker). Finally, a A20 song and a A10 song were assigned to each bird and the combination of the A20 song and the A10 song was different for each female. For each tested bird, the A20 song and the A10 song were not built from the same original song.

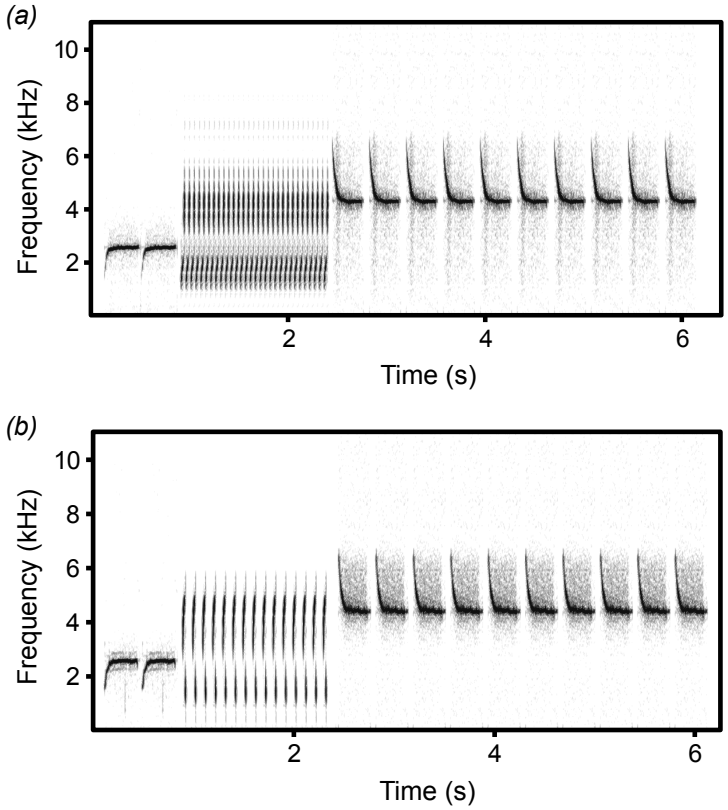


Figure 2. Sonograms of different types of broadcasted songs. Sonograms of a canary song containing an attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of *(a)* 20 syllables s^{-1} (A20) and *(b)* 10 syllables s^{-1} (A10). A20 and A10 syllables covered the same frequency bandwidth.

Double choice test and analyses

The double choice test lasted 12 consecutive days. Song types were switched between keys daily to control for a possible side bias. The first day, ten seeds were scotch-taped on each key to attract the female towards the keys. If the female pecked the keys 6 times (Houx & ten Cate 1999) within the first two days, seeds were removed from the keys. If not, we continued to scotch-tape seeds on each key and the female was trained for 15 minutes between 14:00 and 16:00. During this training, the female was observed through the webcam in the sound-proof chamber and the experimenter played the song assigned to the key each time the female approached, explored or touched the key. The key pecks during trainings were not included in the total number of key pecks. This training method was similar to that used in previous studies (Houx & ten Cate

1999; Holveck & Riebel 2007). The training lasted for a maximum of 4 consecutive days until the female willingly pecked on a key during a training session.

At the end of the 12 consecutive days of test, female canaries pecked 4624 ± 1070 (mean ± se) times on keys. In order to analyse the preferences of the females, we extracted the number of key pecks for each side and for each type of song and we calculated 1) the preference ratio per female for a song type: total number of the key pecks for the A20 song divided by the total number of pecks on the two keys, 2) the preference ratio per female for a key-side: total number of pecking on the right key divided by the total number of pecks on the two keys. Then, for the eighteen females, we calculated the mean of preference ratios for 1) the A20 song type and 2) the right key. We compared these means of preference ratios as a deviation from 0.5 using a one sample t test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008).

Using visual inspection of sound spectrograms (Avisoft SASLAB-PRO software; Raimund Specht, Berlin, Germany), we measured the number of copulation calls (i.e. FSTs described in Amy et al. 2015) emitted by the female during the first playback of each song type each day. We compared the total number of FSTs given by the females to the A20 songs to the total number of FSTs given to the A10 songs using a paired t-test. Then, to assess if the operant conditioning test truly reflects a preference for the A20 songs, and is not skewed by spatial preferences, we compared the total number of FSTs given after having pecked on the left key to the total number of FSTs given after having pecked on the right key, using a paired t-test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008). At last, to assess if the uttering of copulation call was related to the motivation to peck on the keys associated with the different songs, we tested the relationships between a) the number of key pecks on the A20 songs and the number of FSTs given in response to the A20 songs and b) the number of key pecks on the A10 songs and the number of FSTs given in response to the A10 songs, with Spearman correlations.

Results

Females pecked significantly more often on the key eliciting an A20-song (mean preference ratios ± se = 0.57 ± 0.03) than on the key eliciting a A10-song: the overall

number of key pecks on A20 song was significantly greater than chance (one sample t-test; t = 2.711; p = 0.015; n = 18). (Fig.3)

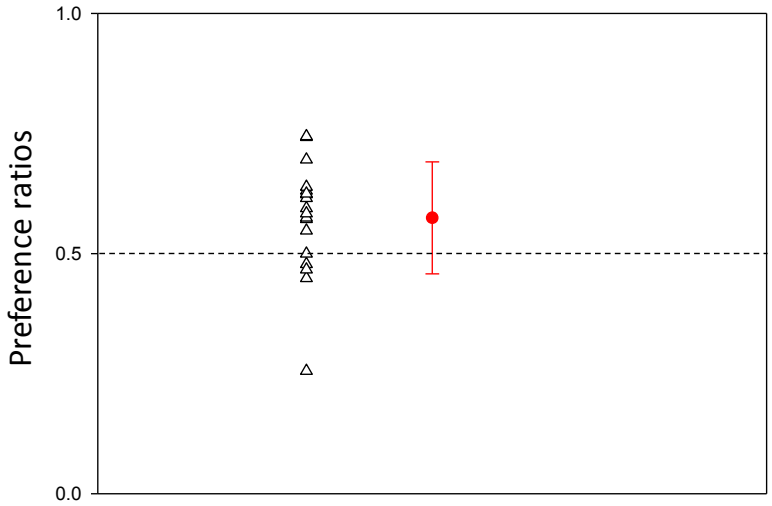


Figure 3. Preference ratio for A20-songs over A10-songs. Triangles represent each female preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. Mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$).

Females pecked significantly more often on the right key (mean preference ratios ± se = 0.61 ± 0.05) than on the left key: the overall number of key pecks on the right key was significantly greater than chance (one sample t-test; p = 0.038; t = 2.255; n=18). (Fig.4)

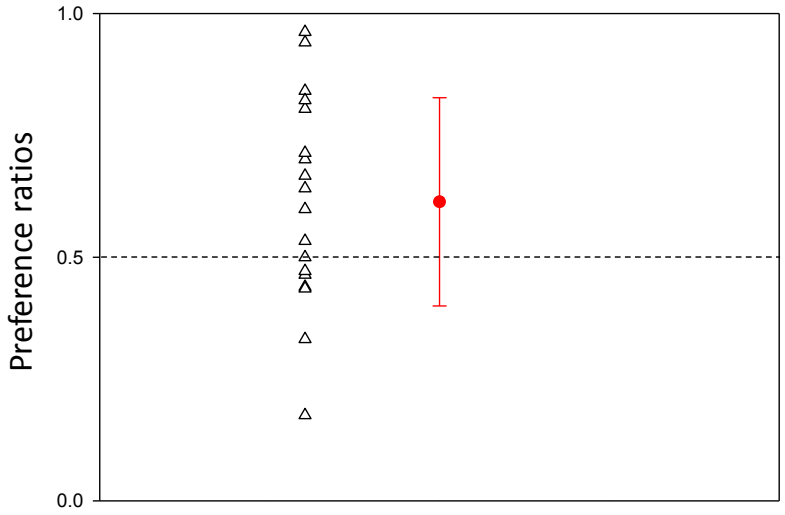


Figure 4. Preference ratio for the right key over the left key. Triangles represent each female preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. Mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$).

Fifteen out of 18 females emitted at least one copulation call in response to the first playback of each song type during the 12 consecutive days spent in the double choice test. Females emitted significantly more copulation calls during the playback of the A20 song type than to the A10 song type (paired t-test; $p = 0.012$; $t = 2.832$; $n = 18$). (Fig. 5a). Females did not emit significantly more copulation calls after having pecked on the left key compared to the right key (paired t-test; $p = 0.469$; $t = -0.741$; $n = 18$). (Fig. 5b).

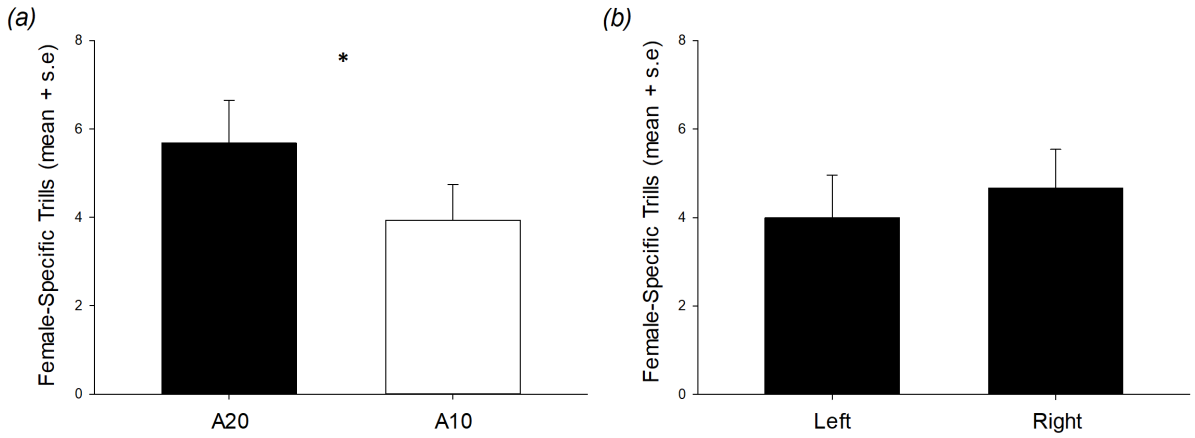


Figure 5. Female-Specific Trills in response to a) the playback of A20- and A10-song types and b) the peck on the left and the right keys, triggered by the first peck on each key each day. Paired t-test, * $p < 0.05$.

There was a positive correlation between the number of key pecks for the A20 songs and the number of FSTs given to the A20 songs ($r = 0.60$; $p < 0.01$; $n = 18$) (Fig. 6a) and between the number of key pecks for the A10 songs and the number of FSTs given to the A10 songs ($r = 0.74$; $p < 0.001$; $n = 18$)(Fig. 6b) during the first daily pecks.

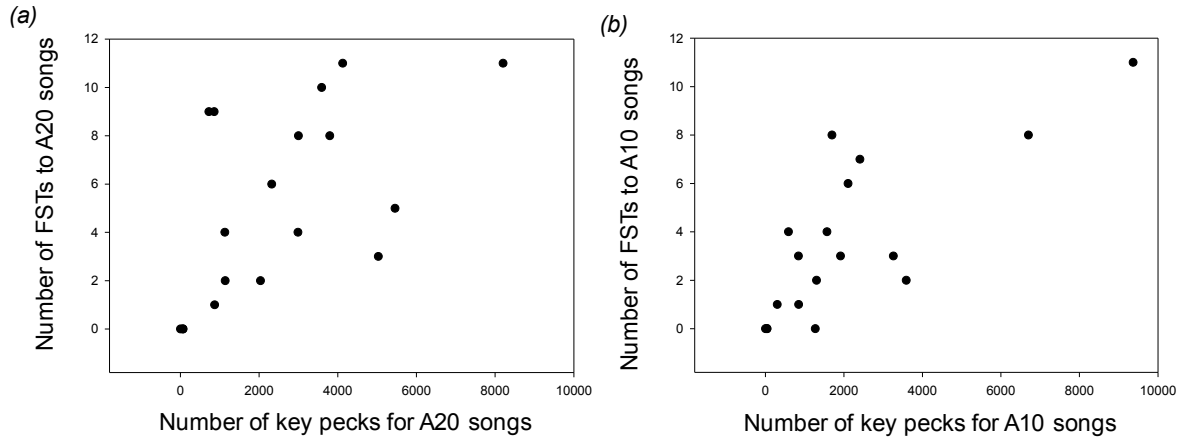


Figure 6. Relationships between the number of key pecks for the different types of songs and the number of FSTs given in response to these songs. *(a)* Positive correlation between the number of key pecks for the A20 songs and the number of FSTs given to the A20 songs (Spearman correlation, $p < 0.01$; $n = 18$). *(b)* Positive correlation between the number of key pecks for the A10 songs and the number of FSTs given to the A10 songs (Spearman correlation, $p < 0.001$; $n = 18$) during the first daily pecks.

Discussion

Between-study differences in female mating preferences could be related to an artefact derived from multiple different methods used to access female preferences (Wagner 1998) and a comparison of different methods was needed. In the present study, female domestic canaries showed a clear preference for A20 songs compared to A10 songs regardless of whether this preference was measured with the number of copulation calls or with the number of key pecks though most females showed a side bias in the double choice test. Moreover, there was a positive correlation between the number of key pecks and the number of FSTs emitted during the first daily song playback, regardless of the song type.

Female domestic canaries strongly prefer particular elements of male song: a phrase consisting of the sustained repetition of a two-notes syllable with a large frequency bandwidth (i.e. 'A-phrase' or 'sexy-phrase'; Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998). These preferences were historically discovered by the use of the copulation solicitation assay and this method was subsequently used to study female canaries' preferences for male song (e.g. Pasteau et al. 2009a; Pasteau et al. 2009b; Pasteau et al.

2007). Besides, alternative methods were consistent with the copulation solicitation assay such as the analysis of female vocalizations (Nagle et al. 2002; Amy et al. 2015). Amy and collaborators (2015) showed that female canaries often combine a display and a call to solicit copulation and that these copulation calls (i.e. FST in Amy et al. 2015) were expressed similarly to CSDs: both of them were more emitted in response to the A20-song type than in response to the A10-song type. In the present study, females emitted more copulation calls to A20-songs compared to A10-songs and it thus confirms that female canaries express their preferences with copulation calls. In addition, our experiment further shows that operant conditioning (here a double choice test) reveals the same preferences as female canaries pecked more on the key eliciting the A20-song than on the key eliciting the A10-song. Though the two measures (number of key pecks and number of copulation solicitation calls) were not completely independent from each other, as females triggered their own response, we are confident that operant conditioning could be a suitable tool to assess female preferences in domestic canaries.

Our results are in line with previous studies investigating the reliability of operant conditioning as a tool for measuring female preferences. In the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), female preferences revealed by the operant conditioning test were consistent with those of a phonotaxis test as well as an association test (Holveck & Riebel 2007). In the swamp sparrow (*Melospiza georgiana*), the operant conditioning test revealed the same female preferences as the copulation solicitation assay (Anderson 2009). Combined with these two studies, our experiment adds to the growing evidence of the reliability and the congruence of the methods used in laboratory conditions to study female preferences.

Operant conditioning presents several advantages. First, the female preferences could be measured without video and/or sound recordings and, thereby, without analysis of copulation solicitation displays and/or vocalizations as required in other methods (e.g. Nagle et al. 2002; Drăgănoiu et al. 2002; Amy et al. 2008; Amy et al. 2015). In addition, Anderson (2009) demonstrated that some females that did not perform CSD did respond in the operant conditioning assay and showed preferences for the same song type than other females. Even if the current experiment did not test unreceptive females, operant conditioning could be further used to assess preferences of unresponsive female canaries such as females being out of a reproductive cycle or before sexual maturity. Lastly, females make an active choice continually rewarded by a

song in an operant conditioning test (Stevenson 1967) while they are mainly passive in other methods. In our experiment, female canaries were highly motivated to listen to male song as shown by the amount of key-pecks, especially because the amount of key-pecks was correlated with the number of copulation calls (FSTs) regardless of the song type. Hence, their preferences revealed by the operant conditioning seem reliable and these results confirmed that songs functioned as a reinforcer (Stevenson 1967).

Our experiment also revealed that almost all females showed a preference for one or the other key-side (though they generally pecked more on the right key) but copulation calls were not emitted more often after having pecked on the right or on the left key. Other studies in songbirds have reported side biases in double choice tests such as in female chaffinches (*Fringilla coelebs*; Riebel & Slater 1998) or in Cape sugarbirds (*Promerops cafer*) and in lesser double-collared sunbirds (*Nectarinia chalybea*) (Jackson & Nicolson 1998). Side biases in motor behaviour or perception could be related to a lateralization bias of the brain (Rogers 2002a). To our knowledge, there is no research on lateralization biases in the domestic canary, except for the lateralization of the song production which is well documented (see review Nottebohm 1980; Hartley & Suthers 1990; Suthers et al. 2004). Yet, lateralization biases are widespread in vertebrates (see review Rogers 2002b) and, in birds, a lateralization bias has been reported in several types of tasks (Fersen & Güntürkün 1990; Prior et al. 2004) as well as in motor patterns (Rogers & Workman 1993; Casey & Martino 2000; Dharmaretnam et al. 2002) which may be influenced by prenatal visual experience (Casey & Karpinski 1999) and by postnatal lateralized eye preferences (Casey 2005). Despite the side bias in our experiment, the female canaries clearly preferred the A20 song type over the A10 song type. However, these two stimuli were well contrasted and further researches are needed to determine if a side bias could mask female preferences to less contrasted stimuli.

To conclude, this study shows the congruence of two measures when assessing preferences of female canaries; operant conditioning and vocal response both revealed that female canaries prefer songs with the higher repetition rate of the ‘sexy syllable’ (Drăgănoiu et al. 2002). Both measures seem reliable to study female preferences in laboratory conditions.

Acknowledgements

We thank Axel Dentato for his help to set up the operant conditioning apparatus, Philippe Groué, Emmanuelle Martin and Ophélie Bouillet for taking care of the birds, Nicole Geberzahn for having improved the English of the manuscript and two anonymous referees for their valuable comments.

References

Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M., Leboucher, G., 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male–male interaction. Animal Behaviour, 76, 971–982. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.023

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271. (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002).

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140-196. (doi:10.1098/rsos.140196).

Anderson, R.C., 2009. Operant conditioning and copulation solicitation display assays reveal a stable preference for local song by female swamp sparrows *Melospiza georgiana*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 64, 215–223. https://doi.org/10.1007/s00265-009-0838-y

Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Andersson, M., Iwasa, Y., 1996. Sexual selection. Trends in Ecology and Evolution, 11, 53–58.

Aspbury, A.S., Basolo, A.L., 2002. Repeatable female preferences, mating order and mating success in the poeciliid fish, *Heterandria formosa*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 51, 238–244

Casey, M.B., 2005. Asymmetrical hatching behaviors: The development of postnatal motor laterality in three precocial bird species. Developmental Psychobiology, 47, 123–135. https://doi.org/10.1002/dev.20078

Casey, M. B., Karpinski, S., 1999. The development of postnatal turning bias is influenced by prenatal visual experience in domestic chicks (*Gallus gallus*). The Psychological Record, 49, 67–74.

Casey, M. B., Martino, C., 2000. Asymmetrical hatching behaviors influence the development of postnatal laterality in domestic chicks (*Gallus gallus*). Developmental Psychobiology, 34, 1–12.

Catchpole, C. K., 1987. Bird song, sexual selection and female choice. Trends in Ecology and Evolution, 2, 94–97.

Cummings, M., Mollaghan, D., 2006. Repeatability and consistency of female preference behaviours in a northern swordtail, *Xiphophorus nigrensis*. Animal Behaviour, 72, 217–224

Dharmaretnam, M., Vijitha, V., Priyadharshini, K., Jashini, T., Vathany, K., 2002. Ground scratching and preferred leg use in domestic chicks: Changes in motor control in the first two weeks post-hatching. Laterality, 7, 371–380.

Drãgãnoiu, T.I., Nagle, L., Kreutzer, M., 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. Proceedings of the Royal Society B, 269, 2525–2531. (doi:10.1098/rspb.2002.2192).

Fersen, L., von, Güntürkün, O., 1990. Visual memory lateralization in pigeons. Neuropsychologia, 28, 1-7.

Forstmeier, W., Birkhead, T.R., 2004. Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. Animal Behaviour, 68, 1017–1028.

Fritzsche, K., Booksymythe, I., 2013. The measurement of sexual selection on females and males. Current Zoology, 59, 558–563.

Hartley, R.S., Suthers, R.A., 1990. Lateralization of syringeal function during song production in the canary. Journal of Neurobiology, 21, 1236–1248. https://doi.org/10.1002/neu.480210808

Holveck, M.J., Riebel, K., 2007. Preferred songs predict preferred males: female zebra finches show consistent and repeatable preferences across different testing paradigms. Animal Behaviour, 74, 297–309.

Houx, A.B., ten Cate, C., 1999. Song learning from playback in zebra finches: is there an effect of operant contingency? Animal Behaviour, 57, 837–845. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1046

Ikebuchi, M., Futamatsu, M., Okanoya, K., 2003. Sex differences in song perception in Bengalese finches measured by the cardiac response. Animal Behaviour, 65, 123–130.

Jackson, S., Nicolson, S.W., 1998. Sugar Preferences and "Side Bias" in Cape Sugarbirds and Lesser Double-Collared Sunbirds. The Auk. 115, 156–165. https://doi.org/10.2307/4089120

King, A.P., West, M.J., 1977. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. Science, 195, 1002–1004.

Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variations in conspecific and heterospecific songs. Behaviour, 117, 106–115. (doi:10.1163/156853991X00148).

Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation Displays in Female Canaries (*Serinus canaria*): are Oestradiol Implants Necessary? Ethology, 97, 190–197.

Lehtonen, T.K., Lindström, K., 2008. Repeatability of mating preferences in the sand goby. Animal Behaviour, 75, 55–61.

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

Nottebohm, F., 1980. Brain pathways for vocal learning in birds: A review of the first 10 years. Progress in Psychobiology and Physiological Psychology, 9, 85-124.

Pasteau, M., Nagle, L., Kreutzer, M., 2009a. Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases: female canary prefers loud intensity. Biological Journal of the Linnean Society, 96, 808–814. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01136.x

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., 2009b. Aviary Experience Has No Effect on Predisposition of Female Common Canaries (*Serinus canaria*) for Longer Sexy Phrases. The Auk, 126, 383–388. https://doi.org/10.1525/auk.2009.08101

Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O., Wiltschko, W., 2004. Visual lateralization and homing in pigeons. Behavioural Brain Research, 154, 301–310. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.02.018

Riebel, K., 2000. Early exposure leads to repeatable preferences for male song in female zebra finches. Royal Society Open Science, 267, 2553–2558. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1320

Riebel, K., Slater, P.J., 1998. Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. Animal Behaviour, 56, 1443–1453. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0933

Riebel, K., Smallegange, I.M., Terpstra, N.J., Bolhuis, J.J., 2002. Sexual equality in zebra finch song preference: evidence for a dissociation between song recognition and production learning. Royal Society Open Science, 269, 729–733. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1930

Rogers, L.J., 2002a. Evolution of Side Biases: Motor versus Sensory Lateralization. In: Mandal M.K., Bulman-Fleming M.B., Tiwari G. (eds) Side Bias: A Neuropsychological Perspective. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-46884-0_1

Rogers, L.J., 2002b. Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern, and development, in: Advances in the Study of Behavior, Elsevier, pp. 107–161. https://doi.org/10.1016/S0065-3454(02)80007-9.

Rogers, L. J., Workman, L., 1993. Footedness in birds. Animal Behaviour, 45, 409–411.

Searcy, W.A., 1992. Measuring responses of female birds to male song. In: McGregor PK (ed) Playback and studies of animal communication. Plenum, New York, pp. 175–189.

Searcy, W.A., Marler, P., 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. Science, 213, 926-928.

Searcy, W.A., Yasukawa, K., 1996. The reproductive success of secondary females relative to that of monogamous and primary females in Red-winged Blackbirds. Journal of Avian Biology, 27, 225-30.

Stevenson, J., 1967. Reinforcing effects of chaffinch song. Animal Behaviour, 15, 427–432.

Suthers, R.A., Vallet, E., Tanvez, A., Kreutzer, M., 2004. Bilateral song production in domestic canaries. Journal of Neurobiology, 60, 381–393. https://doi.org/10.1002/neu.20040

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

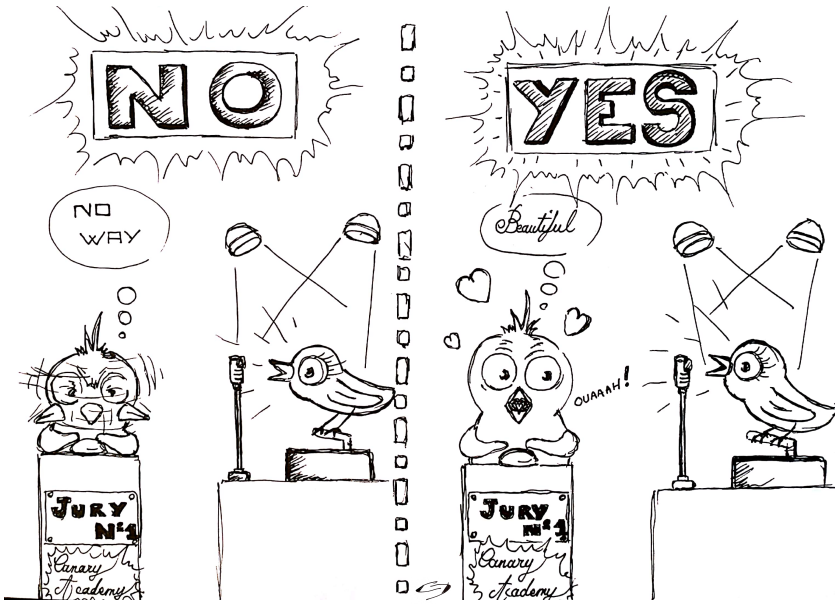
Vallet, E. M., Kreutzer, M. L., Beme, I., Kiosseva, L. 1997. 'Sexy' syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production? Advances in Ethology, 32, 132.

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

Wagner, W. E., 1998. Measuring female mating preferences. Animal Behaviour, 55, 1029-1042.

Chapitre V

Les mâles de canari domestique ne montrent pas de préférences pour les vocalisations de femelles.



Operant conditioning does not reveal male preferences for female vocalizations in the domestic canary

Pauline Salvin*[1], Gérard Leboucher[1] & Mathieu Amy[1]

[1] UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre France

*Corresponding author: salvinpauline@gmail.com

Résumé

Chez les oiseaux, les interactions vocales sont primordiales dans divers contextes. Pourtant, la majorité des études sur la communication chez les oiseaux sont biaisées en faveur des mâles ; les études se sont principalement focalisées sur la manière dont les femelles perçoivent les vocalisations des mâles et peu d'études se sont intéressées à la perception et aux préférences des mâles pour les vocalisations de femelles. Ainsi, cette étude a pour but de déterminer les préférences des mâles pour différents types de vocalisations de femelles chez le canari domestique, *Serinus canaria*. Pour ce faire, nous avons testé des mâles sexuellement réceptifs dans un test de conditionnement opérant. Les mâles testés avaient la possibilité de choisir entre deux clés et l'appui sur les clés déclenchait la diffusion de cris de contact de femelles comme signal social ou de trilles spécifiques de femelles comme signal sexuel. Le conditionnement opérant n'a pas permis de révéler les préférences des mâles pour les vocalisations de femelles. Cependant, plusieurs explications peuvent expliquer cette absence de préférences comme l'isolement social et la quantité de vocalisations diffusées.

Mots-clés : cri de copulation, test de double choix, préférence des mâles, conditionnement opérant, chant.

Abstract

In birds, male-female vocal interactions are primordial in various contexts. Yet, most studies on bird communication are male-biased; studies mostly focussed on how females perceive male vocalizations and few studies have investigated how males perceive or prefer female vocalizations. Thus, this study aimed to determine the male preferences for different types of female vocalizations, in the domestic canary, *Serinus canaria*. For this purpose, we tested sexually receptive males in an operant conditioning apparatus. The tested males had the possibility to choose between two keys and the key peck triggered the playback of female contact calls as a social signal or female-specific trills as a sexual signal. Operant conditioning did not reveal male preferences for female vocalizations. However, several explanations may account for this absence of preference such as the social isolation, the quantity of broadcasted vocalizations.

Keywords: copulation call, double choice test, male preference, operant conditioning, song.

Introduction

Studies on mate choice tend to focus on female preferences for male trait, as they were often the selective sex (Andersson 1994; Amundsen 2000; Milinski 2001). However, in environments were mating could be costly in time, energy and sperm depletion or when female quality was highly variable, males are also expected to be selective (Bonduriansky 2001). In several species, males were shown to discriminate between females and selected more fecund and larger females (e.g. Berven 1981; Johnson 1982; Sargent et al. 1986; Côte & Hunte 1989; Monaghan et al. 1996). Females can also be ornamented and their ornaments may signal female quality, as reproductive or genetic quality, and could be chosen by males (Johnsen et al. 1996; Linville et al. 1998; Amundsen 2000; Roulin et al. 2000, 2001, 2003; Domb & Pagel 2001; Griggio et al. 2009). In birds, males were also selective and preferred ornamented females (Amundsen et al. 1997; Torres & Velando 2005).

However, to our knowledge, few studies were interested in the discrimination and the preferences of males for female communication traits as vocalizations. In fish, males of *Notropis lutrensis* and *Notropis venustus* seemed to discriminate calls from females of their own species (Delco 1960). In the South African clawed frog, *Xenopus laevis*, males discriminated between a fertility call (rapping) of a sexually receptive female and a slower call (ticking) of a sexually unreceptive female (respectively 98 and 160 ms mean interclick interval; Elliott & Kelley 2007; Vignal & Kelley 2007) and these two different calls triggered different vocal responses by males; the rapping stimulated the male to call whereas the ticking suppressed male calling (Tobias et al. 1998).

In birds, male-female vocal interactions are primordial in various contexts, such as courtship (Marler & Slabbekoorn 2004), formation and maintenance of pair bond (Silcox & Evans 1982; Beletsky 1983; Hile et al. 2000), mate recognition (Miller 1979; Marzluff 1988; Robertson 1996; Vignal et al. 2008; Curé et al. 2016), synchronization of the breeding activities (Hinde & Steel 1978; Lehrman & Friedman 1969; Wingfield & Marler 1988), vigilance against predators (Yasukawa 1989; Grunst et al. 2014). In some species, vocal duetting between pairs served as maintain a territory and pair bond (Hall 2009). However, the majority of the researches about vocal communication focused on male signals, although female behaviour and signals may affect male courtship (Balsby & Dabelsteen 2002; Patricelli et al. 2002, 2004, 2006). Females could emit copulation calls

directed to males to advertise their fertility (Montgomerie & Thornhill 1989), to "invite" him to copulate or to solicit copulation (Balsby & Dabelsteen 2002), and consequently attracted other males and incited male-male competition (Montgomerie & Thornhill 1989; Thornhill 1988). In the domestic canary, female emit a copulation call (i.e Female-Specific Trills; Amy et al. 2015) when responding to attractive male canary songs. This copulation calls functioned as an invitation to copulate (Amy et al. 2015) and could incite males to display (Salvin, Manet Leboucher & Amy, in prep). Besides, female canaries also emit Contact Calls (CC) during and out of the reproductive cycle and after the end of male songs (Amy et al. 2015). The functions of the contact calls remained unclear but contact calls could function as a signal to promote pair bond (Groth 1993; Nagle et al. 2002) and the willingness of the individual to affiliate with conspecifics (Vehrencamp et al. 2003).

This study aimed to determine the male preferences for different types of female vocalizations. For this purpose, we tested sexually receptive males in an operant conditioning apparatus analogous to those used in previous experiment of double choice tests (Riebel & Slater 1998; Riebel 2000; Holveck & Riebel 2007). The tested males had the possibility to choose between two keys triggering the playback of female Contact Calls (CC) as a social signal or Female-Specific Trills (FST) as a sexual signal. We expected that males pecked more on keys broadcasting FSTs than keys broadcasting CCs, as FST is used in a reproductive context and functioned as an invitation to copulate (Amy et al. 2015).

Material and methods

Ethical note

Experimental conditions were approved under the license number APAFiS #392 by the Charles Darwin ethic committee. During the experiment, males were maintained individually in sound-proof chambers. We replaced the males in their social aviaries during six days in the middle of the test days in order to minimize the effect of social isolation. Experimenters and animal caretakers examined the tested birds several times a day to be sure of their well-being and to avoid any sign of distress or discomfort. Before and after the experiment, birds were maintained in their social aviaries.

Subjects and general breeding condition

We tested 12 sexually mature males of domestic canary (ages: 37.9 ± 0.3 months; mean +- se). All birds hatched and reared in our laboratory. Before the experiment, all males were maintained on a short-day photoperiod (8L: 16D) during a minimum of 6 months in a social group in aviaries (118 x 50 x 50 cm). One month before the experiment, males were placed in a long-day photoperiod (16L: 8D) to trigger their reproductive behaviours (Hurley et al. 2008). During the experiment, all males were maintained in the operant conditioning apparatus (see below). The males could not visually and vocally interact with each other. They were provided with water and seeds daily ad libitum and with breeding food twice a week. After the experiment, all males were replaced in their social aviary.

Double choice test apparatus

The apparatus was the same used in Salvin, Derégnaucourt, Leboucher, Amy (in press) in canaries and in other experiments in other species (Riebel & Slater 1998; Riebel 2000; Holveck & Riebel 2007). The apparatus was a cage (38 × 22 × 26 cm) equipped with four perches spaced along the length of the cage, one water feeder and two food feeders. On one side of the cage, two red response keys (1cm in diameter) were mounted. The bird could peck on one or the other red response key, only from the first perch or the fourth perch (see fig. 1). The pecking on the keys triggered the playback of the female's calls assigned to the key. A loudspeaker (Elipson Mini Horus Sat), amplified by a stereo amplifier (Pioneer A-209R), was placed in the middle of these two response keys. A webcam (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p), placed in a corner of the sound-proof chamber but outside the cage, allowed the observers to record and to watch the behaviour of the tested bird without disturbing him. A microphone (Behringer C-2) was located above the loudspeaker and recorded continually the vocalizations of the tested bird. All cages were symmetric. See fig. 1.

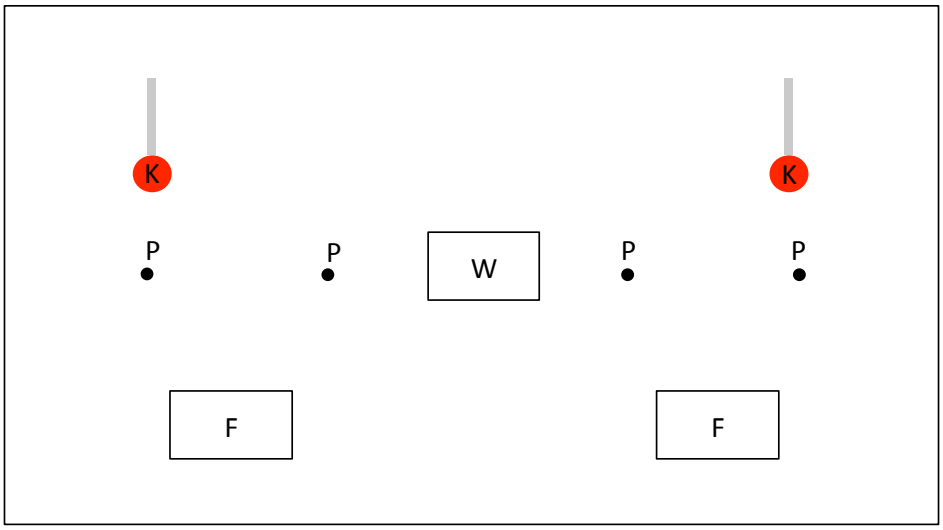


Figure 1. Schematic representation of the operant conditioning apparatus. The two keys, the four perches and the water feeder were mounted on the back side of the cage. The two food feeders were mounted on the front side of the cage. K: key, P: perch, W: water, F: feeder.

All apparatus were placed individually in a sound-proof chamber (internal dimensions: 70 x 51 x 51 cm) and were controlled individually and automatically by a computer (HP Compaq Elite 8300 Convertible Microtower working under Windows 7), using SAP (Sound Analysis Pro 2011; Ofer Tchernichovski, Elena Kashtelyan & David Swigger) and My SQL. SAP was used to play the female's call assigned to the key through the loudspeaker in each sound-proof chamber and to record continually the vocalizations of the tested bird through the microphone. My SQL was used to manage and to collect the number and the time of each key peck by the tested bird.

Stimuli

We used two types of female's call as stimuli: Contact Calls (CC) and Female-Specific Trills (FST). All female's calls used as stimuli were recorded in our laboratory during the preceding years from 16 different female canaries. From the recordings of these 16 female canaries, we selected 6 FSTs and 6 CCs. A FST is a call containing more than one note repeated at an arrhythmic sequence and with a variable sound pressure. FST were set to last 4 seconds. A CC is a single and stereotyped note. See Amy et al. 2015 for sonograms. All calls were adjusted to the same amplitude and were passed through a band pass filter (0.8-8 KHz). The digitalization and the construction of the stimuli were

done with Avisoft SASLab-Pro software (Raimund Specht, Berlin, Germany) with a sample frequency of 22050 Hz, to be the most realistic and equal in frequency as possible and to control for the frequency variations. Right after a key peck by a male, two CCs with 3 seconds of silence between each CC or one FST were broadcasted at the same amplitude (65dB measured at a distance of 30 cm of the loudspeaker). Female's calls were switched between keys daily to control for a possible side bias.

Double choice test and analyses

One month after the beginning of the long-day photoperiod, we placed the males individually in an apparatus of double choice test in a sound-proof chamber between 15:00 and 17:00. This day did not count in our results. The double choice test began the next day and lasted 12 days with a pause of one week between 6 consecutive days. The first day, ten seeds were scotch-taped on each key to attract the male towards the keys. Seeds were removed if males pecked 6 times (Houx & ten Cate 1999) on the keys within the first two days (Houx & ten Cate 1999). If not, we continued to scotch-tape seeds on each key. We observed the male through the webcam in the sound-proof chamber to check if the male pecked willingly the key with his beak. If the male did not peck on the key after these two days, we trained him during 15 minutes daily between 14:00 and 16:00. During this training, each time the male explored, approached or touched a key, the experimenter played the call assigned to the key. This training method was similar to that used in previous studies (Houx & ten Cate 1999; Holveck & Riebel 2007; Salvin, Derégnaucourt, Leboucher & Amy, in press). The training lasted for a maximum of 4 consecutive days until the male willingly pecked on a key during a training session. The key pecks during the training period were not included in the total number of key pecks. After these 6 consecutive days of test, the males were replaced in a social group during one week. This week of social contact is used to minimize the effect of social isolation in the sound-proof chambers during which males could not interact visually and vocally with each other. After this week, the males were replaced individually in an apparatus and we started again a double choice test without training during 6 consecutive days. At the end, the males were tested 12 days.

We counted the number of key pecks during the 12 days of test. And we measured the number of songs emitted by the male during the first playback of call triggered by the first pecking on each key each day.

To analyse the preferences of the males for the female vocalizations, we extracted the number of key pecks for each call type and for each key side. Then, we calculated 1) the preference ratio per male for a call type: total number of the key pecks for the FST divided by the total number of pecks on the two keys, 2) the preference ratio per male for a key-side: total number of pecking on the right key divided by the total number of pecks on the two keys. Then, we calculated the mean of preference ratios for 1) the FST and 2) the right key of the twelve males. We compared these means of preference ratios as a deviation from 0.5 using a one sample t-test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008).

From sound spectrograms (Avisoft SASLAB-PRO software; Raimund Specht, Berlin, Germany), we measured the number of songs emitted by the males during the first playback of each call type each day. We compared the total number of songs given by the males to the FST to the total number of songs given to the CC using a paired t-test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008).

Results

At the end of the 12 days of test, male canaries pecked 1598 ± 570 (mean ± se) times on keys.

Males did not pecked significantly more often on the key eliciting the FST (mean preference ratios ± se = 0.47 ± 0.06) than on the key eliciting the CCs: the overall number of key pecks on FST was not significantly greater than chance (one sample t-test; t = -0.53492; p = 0.6033; n = 12) (Fig. 2).

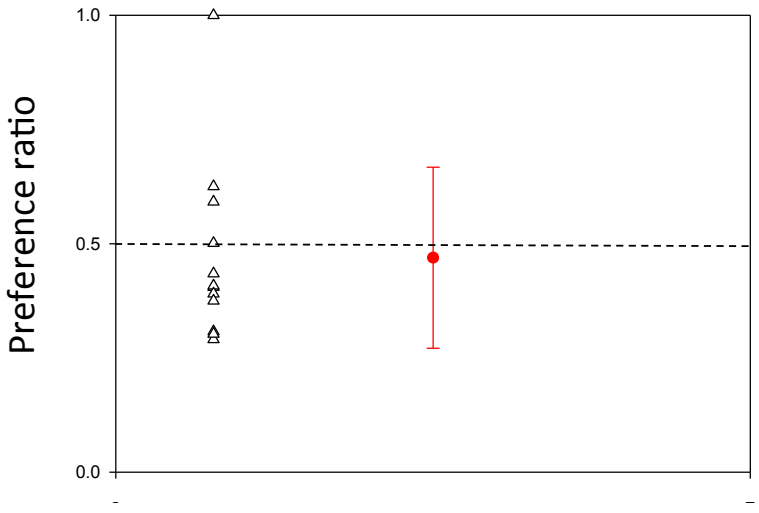


Figure 2. Preference ratio for FST over CC. Triangles represent each male preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. *mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$).

Males did not pecked significantly more often on the right key (mean preference ratios ± se = 0.61 ± 0.07) than on the left key: the overall number of key pecks on the right key was not significantly greater than chance (one sample t-test; t = 1.451; p = 0.1747; n=12) (Fig. 3).

To finish, males did not sing during the first playback of each call type each day.

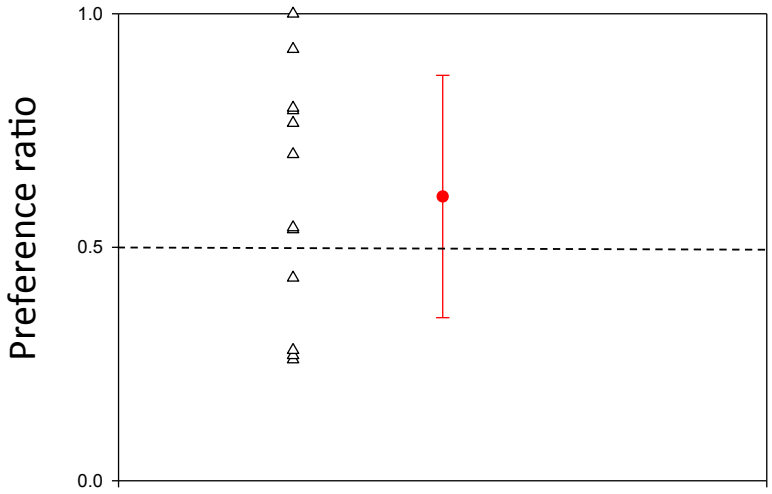


Figure 3. Preference ratio for the right key over the left key. Triangles represent each male preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. *mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$)

Discussion

Our experiment aimed to determine the male preferences for different types of female vocalizations using an operant conditioning apparatus in the domestic canary. Contrary to our expectations, males did not show a preference for one or the other female canary calls. Moreover, males did not have a side-bias. Males were expected to prefer a female sexual signal over a female social signal. Several explanations may account for this absence of significant results.

First of all, we can discard the explanation that males were not motivated to peck on the keys. Males pecked 1598 ± 570 (mean ± se) times on keys during the 12 days of test. This is well less than female canaries in a previous experiment (4624 ± 1070; mean ± se; Salvin, Derégnaucourt, Leboucher & Amy, in press) but it should have been enough to reveal a preference for one or the other signal.

Then, the discrimination between the two types of female calls needed to be questioned. The lack of preferences of the males for one or the other female calls could simply come from a lack of discrimination between the two types of female calls. However, male canaries showed different vocal responses to playbacks of CC or FST of females with a virtual presence of a female (Salvin, Manet, Leboucher & Amy, in prep). Hence, male canaries discriminated between CC of female and FST and could not explain why the present experiment failed to reveal male preferences.

The lack of male preferences in the present experiment could also be explained by the fact that the number of call used as stimuli was not important enough to stimulate the males. In the present experiment, two CC or one 4-seconds FST were played when males pecked on the key and males did not respond to these calls with songs. Yet, in a previous study in the domestic canaries, males responded with songs to playbacks of female signals but these signals were repeated seven times in a row (Salvin, Manet, Leboucher & Amy, in prep).

Besides, males were tested in social isolation in our experiment. Hessler and Doupe (1999) showed that social context played an important role in the responses of males. The presence of other conspecific male or female, mated or unmated, seemed to be important to trigger different vocal responses by males (Vignal et al. 2004) and to activate some brain level leading to acoustic communication in songbirds (Area X and L-MAN; Hessler & Doupe 1999). As the visual and auditory contact with a female seemed to be important for male birds (Salvin, Manet, Leboucher & Amy, in prep), our operant conditioning experiment should be extended with the presence of a female near the cage of the tested male.

Finally, we do not know if between-individual variation in FSTs may reflect variation in female quality. If so, we may have selected FST of low quality and males were not motivated to prefer these female sexual signals over female contact calls. Further analyses are needed to understand the variation of FSTs and the type of information encoded in these vocalizations.

To conclude, operant conditioning did not reveal male preferences for female vocalizations. However, several explanations may account for this, such as the social isolation, the quantity of broadcasted vocalizations and the variation within the female vocalizations. Further studies are needed.

Acknowledgements

We thank Axel Dentato for his help to set up the operant conditioning apparatus, Philippe Groué, Emmanuelle Martin and Ophélie Bouillet for taking care of the birds.

References

Amundsen, T., 2000. Why are female birds ornamented? Trends in Ecology & Evolution, 15, 149–155. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01800-5

Amundsen, T., Forsgren, E., Hansen, L. T. T., 1997. On the function of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 264, 1579–1586.

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196

Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Balsby, T. J. S., Dabelsteen, T., 2002. Female behaviour affects male courtship in whitethroats, *Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues. Animal Behaviour, 63, 251–257.

Beletsky, L. D., 1983. Aggressive and pair-bond maintenance songs of female red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Zeitschrift für Tierpsychologie, 62, 47-54. doi:10.1111/j.1439-0310.1983.tb02140.x

Berven, K. A., 1981. Mate choice in the wood frog, *Rana sylvaica*. Evolution, 35, 702-722.

Bonduriansky, R., 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. Biological Reviews, 76, 305–339

Côte, I.M., Hunte,W., 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why big is better. Animal Behaviour, 38, 78-88.

Curé, C., Mathevon, N., Aubin, T., 2016. Mate vocal recognition in the Scopoli's shearwater *Calonectris diomedea*: do females and males share the same acoustic code? Behavioural Processes, 128, 96–102. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.04.013

Delco, E.A. Jr., 1960. Sound discrimination by males of two cyprinid fishes. The Texas Journal Of Science, 4, 48-54.

Domb, L. G., Pagel, M., 2001. Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. Nature, 410, 204–206.

Elliott, T.M., Kelley, D.B., 2007. Male discrimination of receptive and unreceptive female calls by temporal features. Journal of Experimental Biology, 210, 2836–2842. https://doi.org/10.1242/jeb.003988

Griggio, M., Devigili, A., Hoi, H., Pilastro, A., 2009 Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. Behavioral Ecology, 20, 1072–1078. doi:10.1093/beheco/arp099 (doi:10.1093/beheco/arp099)

Groth, J.G., 1993. Call matching and positive assortative mating in Red Crossbills. Auk, 110, 398– 401.

Grunst, M. L., Grunst, A. S., Rotenberry, J. T., 2014. Phenotypic plasticity in nest departure calls: weighing costs and benefits. Animal Behaviour, 90, 31–39. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.010

Hall, M. L., 2009. A review of vocal duetting in birds. Advances in the Study of Behavior, 40, 67-121.

Hessler, N. A., Doupe, A. J., 1999. Social context modulates singing-related neural activity in the songbird forebrain. Nature Neuroscience, 2, 209–211.

Hile, A.G., Plummer, T.K., Striedter, G.F., 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. Animal Behaviour, 59, 1209–1218. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1438

Hinde, R.A., Steel, E., 1978. The Influence of Daylength and Male Vocalizations on the Estrogen-Dependent Behavior of Female Canaries and Budgerigars, with Discussion of Data from Other Species, in: Rosenblatt, J.S., Hinde, R.A., Beer, C., Busnel, M.-C. (Eds.), Advances in the Study of Behavior. Academic Press, pp. 39–73. https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60131-X

Holveck, M.J., Riebel, K., 2007. Preferred songs predict preferred males: female zebra finches show consistent and repeatable preferences across different testing paradigms. Animal Behaviour, 74, 297–309.

Houx, A.B., ten Cate, C., 1999. Song learning from playback in zebra finches: is there an effect of operant contingency? Animal Behaviour, 57, 837–845. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1046

Hurley, L.L., Wallace, A.M., Sartor, J.J., Ball, G.F., 2008. Photoperiodic induced changes in reproductive state of border canaries (*Serinus canaria*) are associated with marked variation in hypothalamic gonadotropin-releasing hormone immunoreactivity and the volume of song control regions. General and Comparative Endocrinology, 158, 10–19. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.05.011

Johnsen, T. S., Hengeveld, J. D., Blank, J. L., Yasukawa, K., Nolan, V., Jr. 1996. Epaulet brightness and condition in female red-winged blackbirds. Auk, 113, 356–362.

Johnson, L. K., 1982. Sexual selection in the brentid weevil. Evolution, 36, 251-262.

Lehrman, D.S., Friedman, M., 1969. Auditory stimulation of ovarian activity in the ring dove (*Streptopelia risoria*). Animal Behaviour, 17, 494–497. https://doi.org/10.1016/0003-3472(69)90152-3

Linville, S. U., Breitwisch, R., Schilling, A. J., 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. Animal Behaviour, 55, 119–127.

Marler, P. R., Slabbekoorn, H., 2004. Nature's music: The science of birdsong. London, U.K.: Academic Press.

Marzluff, J.M., 1988. Vocal recognition of mates by breeding pinyon jays, *Gymnorhinus cyanocephalus*. Animal Behaviour, 36, 296–298. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80275-6

Milinski, M., 2001. The economics of sequential mate choice in sticklebacks. In: Dugatkin LA (ed) Model systems in behavioral ecology: integrating conceptual, theoretical and empirical approaches. Princeton University Press, Princeton, pp. 245–264

Miller, D.B., 1979. The acoustic basis of mate recognition by female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). Animal Behaviour, 27, 376–380.

Monaghan, P., Metcalfe, N. B., Houston, D. C., 1996. Male finches selectively pair with fecund females. Proceedings of the Royal Society, London B, 263, 1183-1186.

Montgomerie, R., Thornhill, R., 1989. Fertility advertisement in birds: a means of inciting male-male competition? Ethology, 81, 209–220.

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

Patricelli, G. L., Coleman, S. W., Borgia, G., 2006. Male satin bowerbirds, *Ptilinorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female starling: an experiment with robotic females. Animal Behaviour, 71, 49–59.

Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Borgia, G., 2004. Female signals enhance the efficiency of mate assessment in satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). Behavioral Ecology, 15, 297–304. https://doi.org/10.1093/beheco/arh013

Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Walsh, G., Borgia, G., 2002. Sexual selection: male displays adjusted to female's response. Nature, 415, 279–280.

Riebel, K., 2000. Early exposure leads to repeatable preferences for male song in female zebra finches. Royal Society Open Science, 267, 2553–2558. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1320

Riebel, K., Slater, P.J., 1998. Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. Animal Behaviour, 56, 1443–1453. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0933

Robertson, B.C., 1996. Vocal mate recognition in a monogamous, flock-forming bird, the silvereye, Zosterops lateralis. Animal Behaviour, 51, 303–311. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0030

Roulin, A., Ducrest, A. L., Balloux, F., Dijkstra, C., Riols, C., 2003. A female melanin ornament signals offspring fluctuating asymmetry in the barn owl. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 270, 167–171.

Roulin, A., Jungi, T. W., Pfister, H., Dijkstra, C., 2000. Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 267, 937–941.

Roulin, A., Riols, C., Dijkstra, C., Ducrest, A. L., 2001. Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). Behavioral Ecology, 12, 103–110.

Salvin, P., Derégnaucourt, S., Leboucher, G., Amy, M., In press. Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response. Behavioural Processes.

Salvin, P., Manet, M., Leboucher, G., Amy, M., In preparation. Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird: experiments with a stuffed decoy or a video playback.

Sargent, R. C., Gross, M. R., van den Berghe, E. P., 1986 Male mate choice in fishes. Animal Behaviour, 34, 545-550.

Silcox, A.P., Evans, S.M., 1982. Factors affecting the formation and maintenance of pair bonds in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. Animal Behaviour, 30, 1237–1243. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80216-9

Thornhill, R., 1988. The jungle fowl hen's cackle incites male competition. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 81, 145–154.

Tobias, M. L., Viswanathan, S. S., Kelley, D. B., 1998. Rapping, a female receptive call, initiates male–female duets in the South African clawed frog. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95, 1870–1875. (doi:10.1073/pnas.95.4.1870)

Torres, R., Velando, A., 2005. Male preference for female foot colour in the socially monogamous blue-footed booby, *Sula nebouxii*. Animal Behaviour, 69, 59–65. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.03.008

Vehrencamp, S.L., Ritter, A.F., Keever, M., Bradbury, J.W., 2003. Responses to playback of local vs. distant contact calls in the orange-fronted conure, *Aratinga canicularis*. Ethology, 109, 37–54.

Vignal, C., Kelley, D., 2007. Significance of temporal and spectral acoustic cues for sexual recognition in *Xenopus laevis*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274, 479–488. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3744

Vignal, C., Mathevon, N., Mottin, S, 2004. Audience drives male songbird response to partner's voice. Nature, 430, 448-51.

Vignal, C., Mathevon, N., Mottin, S., 2008. Mate recognition by female zebra finch: Analysis of individuality in male call and first investigations on female decoding process. Behavioural Processes, 77, 191–198. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.09.003

Wingfield, J.C., Marler, P., 1988. Endocrine basis of communication in reproduction and aggression. In: E. Knobil and J. Neil (Editors), The Physiology of Reproduction. Raven Press, New York, pp. 1647-1677.

Yasukawa, K., 1989. The costs and benefits of a vocal signal: the nest-associated 'Chit' of the female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. Animal Behaviour, 38, 866–874. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80118-6

Discussion générale

Discussion générale

Pendant de nombreuses années, les femelles ont été décrites comme passives dans les interactions mâles-femelles et ont été négligées dans les études sur les comportements reproducteurs (Cunningham & Birkhead 1998 ; Hrdy 1999 ; Amundsen 2000 ; Lebas 2006). En effet, les études sur la reproduction et la théorie de la sélection sexuelle se sont surtout focalisées sur l'étude des caractères sexuels secondaires des mâles (Caro 2012). La recherche sur la communication animale a connu, elle aussi, pendant de nombreuses années, un biais en faveur des mâles puisqu'elle s'est principalement focalisée sur l'étude des vocalisations des mâles, et en particulier le chant (Catchpole & Slater 2008). Même si, depuis quelques années, on observe un nombre plus important d'études sur le rôle des femelles dans la sélection sexuelle et dans les interactions entre congénères, on sait encore assez peu de choses sur la façon dont les femelles utilisent leurs signaux lorsqu'elles interagissent avec un mâle.

Cette thèse proposait donc de mieux comprendre les signaux qu'émettent les femelles lors d'interactions intersexuelles dans un contexte de reproduction. Les différentes expériences de cette thèse ont été réalisées chez le canari domestique car premièrement c'est un oiseau qui se prête bien aux conditions standardisées de laboratoire et deuxièmement les préférences des femelles sont étudiées depuis de nombreuses années et l'évaluation de ces préférences se base sur les signaux émis par celles-ci. En revanche, les fonctions et les effets de ces signaux sur les mâles sont méconnus. En les étudiant au cours de cette thèse cela a permis d'apporter de nouvelles informations sur le sujet.

Rappel des principaux résultats

L'expérience du premier chapitre avait pour but d'étudier les interactions entre mâles et femelles non appariés tout en faisant varier les modalités de contacts par lesquelles ils pouvaient interagir. Ainsi, cette première expérience m'a permis de décrire des séquences comportementales qui apparaissaient entre les mâles et les femelles

lorsqu'ils pouvaient interagir 1) vocalement, 2) vocalement et visuellement, et 3) vocalement, visuellement et physiquement. Les résultats ont révélé que la quantité d'interactions et les séquences comportementales variaient en fonction de ces trois conditions. Tout d'abord, les individus ont échangé plus de parades lorsqu'ils pouvaient se voir et s'entendre comparées aux deux autres conditions. Et ils ont échangé plus de cris lorsqu'ils s'entendaient mais ne se voyaient pas. Ensuite, lorsque les individus pouvaient s'entendre mais pas se voir, les femelles répondaient aux parades des mâles par des parades mais l'inverse ne s'observait pas. Lorsque les deux individus pouvaient se voir et s'entendre mais sans contact physique, les mâles et les femelles paradaient en réponse aux parades du sexe opposé et, par ailleurs, les individus répondaient avec le même type de cris que l'émetteur. Lorsque les contacts vocaux, visuels et physiques étaient possibles, seules les parades des femelles menaient à la copulation et la correspondance de cris (« call matching » en anglais ; Vehrencamp et al. 2003) n'était observée que pour un seul type de vocalisations, les trilles simples. Ainsi, cette expérience a montré que les mâles et les femelles adoptaient différentes stratégies de communication en fonction des modalités avec lesquelles il leur était donné d'interagir.

Les résultats de cette étude décrivant des interactions « naturelles » entre mâles et femelles corroborent ceux de précédentes études utilisant des situations « artificielles » de repasses. Ainsi, les femelles répondaient aux chants de mâles qu'elles ne voyaient pas par des cris de contact ; une précédente étude avait montré que les femelles répondaient aux diffusions de chants de mâles par des cris de contact (Nagle et al. 2002). D'autre part, les femelles de notre expérience produisaient aussi des PSA suivies de TSF en réponse aux parades d'un mâle qu'elles pouvaient voir et entendre ; une autre expérience de repasses avait montré que les femelles de canari combinaient une PSA et des TSF en réponse aux chants des mâles (Amy et al. 2015). Enfin, l'expérience de ce premier chapitre a montré que les mâles chantaient plus en réponse aux parades des femelles lorsqu'ils ne pouvaient pas interagir physiquement avec elles mais que ce n'était pas le cas lorsqu'ils pouvaient copuler avec elles. Les signaux de parades des femelles semblent donc avoir deux fonctions non exclusives, à savoir inciter le mâle à parader (Saether 2002) et inviter le mâle à copuler (Amy et al. 2015).

En revanche, il a été plus surprenant de constater que les femelles canaris paradaient plus lorsqu'elles pouvaient voir le mâle avec lequel elles interagissaient alors que, dans beaucoup d'études chez le canari, il a été montré que les femelles produisaient

des parades (PSA et TSF) en réponse à des diffusions seules de chants de mâles ; la communication vocale semblait donc jouer un rôle primordial dans les comportements sexuels des femelles canaris (revue dans Leboucher et al. 2012; Lerch et al. 2013; Huet des Aunay et al. 2014; Amy et al. 2015; Huet des Aunay et al. 2017; Salvin et al. in prep). L'expérience de ce chapitre montre donc que les signaux ou les indices véhiculés par la modalité visuelle pourraient jouer un rôle plus important qu'on ne le pensait jusque-là chez le canari domestique. En effet, une étude de Heindl & Winkler (2003) a montré que les femelles de canari domestique préféraient les mâles qui contrastaient le plus avec l'arrière plan. Même si le canari domestique a perdu son dimorphisme sexuel pour la couleur du plumage au cours de sa domestication (Koch & Hill 2015), il semble que la couleur du plumage, et en particulier la couleur jaune reflétant intensément les ultra-violets, visibles pour les canaris et invisibles pour l'œil humain (Das et al. 1999 ; Heindl & Winkler 2003), pourrait jouer un rôle important dans les préférences des femelles pour un partenaire (Heindl & Winkler 2003). D'autres études sont nécessaires pour comprendre l'influence des modalités visuelles dans les préférences des femelles pour les mâles chez le canari domestique.

Les expériences présentées dans le deuxième chapitre m'ont ensuite permis de tester l'effet des signaux multimodaux (visuels et acoustiques) des femelles sur le comportement du mâle. A l'aide de deux expériences, j'ai testé de quelle manière les mâles, en période de reproduction, ajustaient leurs signaux en réponse à différentes combinaisons de signaux visuels et acoustiques de femelles. Les signaux visuels étaient présentés sous la forme de femelles naturalisées ou de vidéos de femelles de canari domestique produisant une posture de sollicitation à l'accouplement (PSA) ou non. Ces signaux visuels étaient combinés soit à des cris de contact de femelles soit à des trilles-spécifiques de femelles (TSF). Les résultats ont montré que l'utilisation de vidéos ou de femelles naturalisées modifiait fortement le comportement des mâles. Les mâles ne semblaient pas prêter attention aux femelles naturalisées, ce qui pourrait s'expliquer par le « caractère statique » des femelles naturalisées ; une PSA est une parade dynamique dans laquelle la femelle relève subitement la tête et la queue et fait vibrer ses ailes (Kreutzer & Vallet 1991). Lorsque la PSA était présentée sous forme de vidéos, incluant ainsi les mouvements dynamiques de ce comportement, les mâles produisaient plus de chants que pour des vidéos où les femelles ne faisaient pas de PSA. Ainsi, cette

expérience nous permet de constater à nouveau que les PSA peuvent inciter les mâles à chanter (Saether 2002). Par ailleurs, cette expérience montre que les TSF peuvent elles-aussi inciter les mâles à parader (Saether 2002) mais peut-être seulement lorsque le mâle ne peut pas voir la femelle. Enfin, cette expérience a aussi permis de montrer que les mâles et les femelles ajustent bien souvent le type de cris à celui émis par le membre opposé (Vehrencamp et al. 2003).

Dans le troisième chapitre, j'ai testé l'hypothèse de la copie acoustique du choix de partenaire (Freed-Brown & White 2009) chez la femelle de canari domestique. Le but était de savoir si des femelles inexpérimentées copiaient les préférences d'une autre femelle en écoutant des interactions acoustiques entre un mâle et une femelle. Pour cela, j'ai relevé les signaux de femelles inexpérimentées en réponse à trois types d'interactions vocales mâles-femelles : un chant de mâle canari modérément attractif était combiné à 1) des TSF de femelles canaris ou 2) des cris de contact de femelles canaris ou 3) des cris de contact de femelles diamants mandarins. Les femelles semblent prêter attention aux interactions vocales entre un mâle et une femelle mais, par ailleurs, elles ne les utilisent pas pour diriger leur préférence pour un chant. L'hypothèse de la perturbation (« disrupting hypothesis » en anglais ; Dugatkin et al. 2003) a été proposée pour expliquer le fait que les femelles auraient pu être « perturbées » par les vocalisations de parades (c'est-à-dire les TSF) d'une autre femelle en réponse au chant d'un partenaire potentiel.

D'autres hypothèses ont été suggérées pour expliquer ces résultats. Tout d'abord, les résultats ont pu être biaisés ou masqués par le manque de réceptivité sexuelle des femelles testées puisque plusieurs femelles n'ont pas pondu d'œufs. Ensuite, les chants utilisés comme stimuli étaient peut-être déjà très attractifs et le fait qu'ils soient associés à un signal sexuel de femelles (c'est-à-dire des TSF) ne les a pas rendu plus attractifs.

Le quatrième chapitre de cette thèse décrit une expérience dont le but était de comparer deux méthodes de mesures des préférences des femelles de canari pour des chants de mâles. Dans la littérature scientifique, il n'est pas rare d'observer des variations dans les préférences des femelles et ces variations semblent provenir de l'utilisation de différentes méthodes de mesures (Wagner 1998). Ainsi, j'ai cherché à

savoir si les préférences des femelles obtenues grâce à un test de conditionnement opérant (Riebel & Slater 1998 ; Riebel 2000 ; Holveck & Riebel 2007) étaient similaires à celles obtenues en mesurant les réponses vocales (Nagle et al. 2002 ; Amy et al. 2015). Dans le test de conditionnement opérant, les femelles avaient la possibilité de choisir entre deux clés. Lorsqu'elles appuyaient sur l'une ou l'autre clé, cela déclenchait la diffusion d'un chant très attractif (A20) ou d'un chant moins attractif (A10), selon le chant assigné à la clé. Durant ces tests, j'ai quantifié les TSF émis par les femelles en réponse à la première diffusion des deux types de chants (déclenchés par le premier appui sur chaque clé) chaque jour de test. Les deux mesures sont congruentes ; les femelles ont plus appuyé sur les clés diffusant le chant très attractif et ont émis plus de TSF en réponse au chant le plus attractif. D'autre part, il existe une corrélation positive entre le nombre d'appuis sur les clés et le nombre de TSF, quel que soit le type de chant. Enfin, la majorité des femelles ont appuyé plus souvent sur la clé située à droite que sur la clé située à gauche du dispositif mais les femelles n'ont pas émis plus de TSF après avoir appuyé à droite qu'après avoir appuyé à gauche. Ainsi, le test en conditionnement opérant révèle les mêmes préférences des femelles pour les chants « sexy » (c'est-à-dire les chants A20) que les mesures des réponses vocales. J'ai pu ainsi conclure que, d'une part, le test de conditionnement opérant était un bon outil pour mesurer les préférences des femelles pour un chant, lorsque les chants présentés étaient contrastés, et que, d'autre part, les mesures effectuées en laboratoire pouvaient apporter des résultats congruents et fiables concernant les préférences des femelles pour un chant. A ce jour, chez la femelle de canari domestique, trois méthodes ont pu montrer les préférences des femelles pour des chants contenant une phrase à fort taux de répétition syllabique et ayant une large bande de fréquence (Drãgãnoiu et al. 2002), plus communément appelée phrase sexy ou phrase A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1997 ; Vallet et al. 1998) : la mesure des PSA (voir revue Leboucher et al. 2012), la mesure des réponses vocales aux chants (Nagle et al. 2002 ; Amy et al. 2015) et le test de conditionnement opérant (Salvin et al. in press).

L'expérience reportée dans le cinquième et dernier chapitre testait la possibilité d'utiliser le conditionnement chez les mâles de canari afin de mettre en évidence leurs préférences pour différents types de vocalisations de femelles. Ici, lorsque les mâles appuyaient sur les clés, des cris de contact de femelles ou un TSF étaient diffusés. J'ai

dénombré le nombre d'appui sur chaque clé et j'ai aussi mesuré les chants émis par les mâles en réponse aux vocalisations des femelles déclenchées par le premier appui sur chaque clé (donc pour chaque type de vocalisations de femelles) chaque jour. Les résultats ne montrent aucune préférence pour les vocalisations de femelles quelle que soit la mesure (nombre d'appuis ou vocalisations). Par ailleurs, les mâles n'appuyaient pas préférentiellement d'un côté ou de l'autre, contrairement aux femelles. L'ensemble de ces résultats est surprenant. L'expérience décrite au chapitre deux montre clairement que les mâles répondent aux TSF par des chants lorsque les femelles ne sont pas visibles. Néanmoins, une différence de stimulations entre les deux expériences peut expliquer pourquoi les mâles n'ont pas répondu de la même façon. Une série de 7 TSF était diffusée dans l'expérience du chapitre deux alors qu'un seul TSF était diffusé dans l'expérience du conditionnement opérant. Il semble donc que les TSF n'affectent les mâles que lorsqu'ils sont émis de façon répétée. Nos résultats pourraient aussi s'expliquer par l'isolement social des mâles en caisson d'isolement acoustique. La présence d'une femelle semble jouer un rôle important dans les réponses des mâles chez le canari (Kreutzer et al. 1999) et chez d'autres espèces (Vignal et al. 2004 ; Hessler & Doupe 1999). Enfin, une dernière explication serait que les TSF reflèteraient peut-être la qualité potentielle de la femelle émettrice. Durant l'expérience, les TSF choisis comme stimuli ne provenaient peut-être pas de femelles d'assez bonne qualité pour les préférer à des cris de contact.

Les signaux des femelles de canari

L'ensemble des résultats présentés dans cette thèse apporte une contribution notable sur le rôle actif de la femelle dans les interactions intersexuelles et sur les effets que peuvent avoir les signaux des femelles sur les comportements des mâles. Pour résumer, cette thèse permet de mieux comprendre comment les femelles utilisent leurs signaux dans un contexte de reproduction.

Tout d'abord, plusieurs expériences ont montré que les TSF et les PSA des femelles pouvaient être utilisés par celles-ci comme une invitation à s'accoupler. L'expérience du premier chapitre est, à mon sens, la plus représentative puisque les PSA et les TSF sont suivis par des copulations. Cette expérience va dans la droite lignée de celle réalisée par Balsby et Dabelsteen (2002) qui montre que, chez la fauvette grisette,

Sylvia communis, les cris spécifiques de femelles déclenchent une tentative de copulation par les mâles. De plus, ces deux signaux sont émis pendant la période de reproduction, le pic d'apparition de ces signaux se trouvant lorsque la femelle est fertile, deux ou trois jours avant la ponte du premier œuf (Leboucher et al. 1992 ; Amy et al. 2015) et sont émis seulement lors d'interactions intersexuelles. On peut donc considérer ces signaux comme faisant partie de la parade de la femelle ou, du moins, des derniers éléments de la parade de la femelle.

Par ailleurs, PSA et TSF peuvent être observés indépendamment l'un de l'autre (Amy et al. 2015). Les TSF ne sont donc pas un sous-produit des vibrations des plumes des ailes et du cloaque lors des PSA (Amy et al. 2015). Plus important, les résultats du premier et du deuxième chapitre montrent que PSA et TSF peuvent, tous les deux, stimuler les parades des mâles. Ces résultats nous permettent donc de supposer que ces deux signaux n'ont pas pour seule fonction l'invitation à copuler mais qu'ils pourraient être aussi utilisés par la femelle pour inciter le mâle à parader (Saether 2002) et l'aider à échantillonner la qualité de partenaires potentiels (Saether 2002). D'ailleurs les femelles de canari émettent ces deux signaux bien avant leur pic de fertilité (données non publiées). Ces résultats s'ajoutent aux rares études qui ont pu montrer que, chez les oiseaux, les femelles peuvent utiliser leurs cris comme aide à l'échantillonnage des mâles puisque ces cris déclenchent très rapidement des chants de mâles en retour (Balsby & Dabelsteen 2002 ; Kipper et al. 2015).

Pourtant lorsque PSA et TSF sont présentés conjointement à des mâles (voir chapitre 2), ceux-ci ne paradent pas plus ou ne chantent pas plus que lorsque les signaux des femelles leur sont présentés seuls. Ces deux signaux semblent donc être redondants et probablement équivalents (Partan & Marler 2005). Néanmoins, d'autres expériences sont nécessaires pour confirmer cette dernière hypothèse.

Nos résultats suggèrent aussi que ces deux signaux n'auraient pas la même efficacité selon le contexte d'émission (Hebets & Papaj 2005). Les TSF seraient utilisés par les femelles pour être détectées à longue distance par les mâles et les PSA aideraient le mâle à localiser visuellement la femelle à plus courte distance.

Concernant les autres vocalisations des femelles, à savoir leurs cris de contact et leurs trilles simples, des précisions ont pu être apportées grâce aux résultats de cette thèse. Nos expérimentations ne permettent pas de montrer que les mâles préfèrent

entendre les cris de contact de femelles à des trilles-spécifiques de femelles (ou l'inverse) lorsqu'on utilise le conditionnement opérant. En revanche, l'utilisation de la correspondance des cris (et notamment des cris de contact), observée dans plusieurs expériences semblent montrer que les cris de contact sont utilisés pour promouvoir et développer des liens sociaux voire même sexuels puisqu'auparavant Nagle et ses collaborateurs (2002) avait montré que les cris de contact des femelles avaient le même schéma d'apparition que les PSA. Les fonctions des trilles simples restent encore assez floues. Il a été suggéré auparavant que les trilles simples semblaient refléter un état motivationnel important (Mulligan & Olsen 1969). Au vu des résultats de l'expérience réalisée pendant mon master (Amy et al. 2015), les trilles simples semblaient plutôt être un signal à valeur sociale plutôt que sexuelle. Cependant, nos résultats montrent que mâles et femelles se répondent l'un à l'autre avec des trilles simples lors de situation pouvant mener à une copulation. Les trilles simples pourraient donc plutôt refléter un état d'excitation (sexuelle ou sociale) mais d'autres expériences sont nécessaires afin de mieux comprendre leur rôle dans les interactions mâle-femelle.

Les études sur les signaux produits lors d'interactions intersexuelles ont été pendant longtemps biaisées en faveur des mâles. Pourtant, il est de plus en plus évident que les comportements des femelles influencent ceux des mâles et que les mâles peuvent ajuster leurs comportements de parades aux comportements des femelles (Balsby & Dabelsteen 2002 ; Patricelli et al. 2004 ; Patricelli, Coleman & Borgia 2006 ; Patricelli, Uy, Walsh & Borgia 2002 ; West & King 1988). Par exemple, le mâle du jardinier satiné, *Ptilonorhynchus violaceus*, ajuste l'intensité de ses parades aux comportements effrayés de la femelle (Patricelli et al. 2002, 2006). Les signaux des femelles de fauvette grisette, *Sylvia communis*, influencent différemment le comportement du mâle ; les sauts des femelles augmentent le nombre de chants émis par les mâles alors que les cris « dscharp » attirent l'attention des mâles et les cris « ze » déclenchent une tentative de copulation par le mâle (Balsby & Dabelsteen 2002). Les résultats de cette thèse apportent donc de nouvelles informations quant aux rôles de la femelle dans les interactions intersexuelles et montrent que les parades entre mâles et femelles sont dynamiques et que le comportement des femelles influence celui des mâles chez le canari domestique. Néanmoins, l'utilisation par les femelles de signaux à différentes modalités pouvant influencer différemment le comportement des mâles implique des recherches complémentaires pour comprendre et caractériser l'aspect

multimodal (Partan & Marler 1999, 2005) de la parade de la femelle de canari domestique.

Les préférences des femelles et la sélection sexuelle

Cette thèse a aussi pu apporter de nouveaux éléments concernant les préférences des femelles pour les chants de mâles et a montré que les méthodes utilisées en laboratoire pour tester les préférences des femelles étaient fiables et congruentes. A ce jour, la mesure des PSA (voir revue Leboucher et al. 2012), la mesure des réponses vocales aux chants (Nagle et al. 2002 ; Amy et al. 2015) et le test de conditionnement opérant ont montré que les femelles préféraient certains types de chants à d'autres. Les femelles possèderaient d'ailleurs des prédispositions de préférences concernant certaines caractéristiques du chant et préféreraient les chants maximisant les répétitions syllabiques et les larges bandes de fréquences (Drãgãnoiu et al. 2002), les phrases A (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998), les chants émis à basses fréquences (Pasteau et al. 2007), les chants longs (Pasteau et al. 2009a) et de forte intensité (Pasteau et al. 2009b).

Ainsi, d'une part la sélection sexuelle a pu sélectionner les prédispositions de préférences chez les femelles pour les phrases sexy. Et d'autre part, la sélection sexuelle a pu sélectionner aussi les signaux des femelles leur permettant d'inviter les mâles à copuler et d'inciter les mâles à parader. Chez la femelle de canari domestique, cette sélection a donc pu agir sur les signaux de parades, tels que les PSA et les TSF, qui inciteraient les mâles à chanter pour l'aider à détecter des mâles de bonne qualité capables de produire des phrases sexy. Enfin, il a été proposé que les caractères sexuels secondaires des femelles seraient utilisés par celles-ci pour attirer l'attention des mâles et seraient des signaux honnêtes montrant aux mâles une variation dans leur performance reproductive (fécondité, taille des œufs, nombre et maturité des œufs) (Lebas 2006). Ainsi, la sélection sexuelle a pu favoriser les signaux des femelles, tels que les PSA et les TSF, pour attirer l'attention des mâles et indiquer qu'elle est prête à s'accoupler lorsqu'elle est fertile (Clutton-Brock 2009) et lorsqu'elle est en face d'un mâle de bonne qualité capable de chanter des phrases complexes.

Limites et portée des résultats

Les résultats et les conclusions que l'on peut tirer des différentes expériences de cette thèse ont certaines limites. Tout d'abord, les expériences ont toutes été réalisées en laboratoire dans des conditions qui ne sont pas naturelles pour les oiseaux. Les conditions de laboratoire pourraient donc avoir engendré des biais en créant des comportements non naturels chez les oiseaux testés. Néanmoins, les situations dans lesquelles les individus ont été placés ne sont pas seulement des situations rencontrées en laboratoire. En effet, dans le premier chapitre, j'ai étudié les interactions « naturelles » entre des mâles vivants et des femelles vivantes, sans utiliser de repasses ou de stimuli synthétiques, et en faisant varier les modalités visuelles, vocales et physiques mimant des conditions d'interactions que l'on retrouve dans l'environnement naturel. Ensuite, les tests de repasses sont amplement utilisés en laboratoire et ont montré leur validité : les oiseaux réagissent de façon appropriée aux différents stimuli qui leur sont présentés. D'autre part, lors des tests de conditionnement opérant, j'ai recherché, au contraire, des conditions de tests qui n'étaient pas naturelles. Afin de m'assurer que l'oiseau testé effectuait bien la tâche demandée (appuyer sur une clé) pour avoir une récompense (un chant ou des vocalisations de femelles), il fallait que la tâche demandée ne soit pas un comportement naturel pour m'assurer que ce comportement n'était produit que dans le but d'entendre les stimuli auditifs proposés. Les conditions de laboratoire m'ont surtout permis de limiter le nombre de participants aux interactions sociales et sexuelles et de sélectionner les modalités présentées aux oiseaux testés, ce qui n'aurait pas été possible sur le terrain.

Ensuite, toutes mes expériences ont été réalisées sur une espèce domestiquée, par conséquent, la généralisation des résultats au canari sauvage ou, plus largement, aux autres espèces d'oiseaux chanteurs, peut être considérée comme limitée. En effet, le canari a été domestiqué au début du XVème siècle et de nombreuses sélections ont été réalisées, notamment au niveau du plumage et du chant. On pourrait ainsi se demander si ce grand nombre de sélections n'aurait pas changé et affecté les comportements que l'on retrouve de nos jours chez le canari domestique. Premièrement, concernant le chant, des études ont montré que l'organisation générale du chant du mâle domestique semble être similaire à celle du chant de la souche sauvage malgré la domestication ; les

chants des deux espèces sont constitués d'une succession de phrases composées de répétitions de syllabes constituées d'une ou plusieurs notes (Güttinger 1985 ; Leitner et al. 2001) comme la phrase sexy chez le canari domestique (Vallet & Kreutzer 1995 ; Vallet et al. 1998). De plus, cette phrase sexy, présente chez le canari sauvage, déclenche aussi des PSA chez les femelles de canari domestique (Leitner et al. 2001). D'autre part, suite à une analyse de l'ADN mitochondrial, les résultats de Arnaiz-Villena et ses collaborateurs (1999) montrent que le canari sauvage et le canari domestique restent proches génétiquement. De ce fait, il semble que le canari sauvage et le canari domestique ne soient pas si différents, c'est pourquoi je me suis permise, dans certaines discussions, d'expliquer mes résultats à la lumière des comportements observés chez le canari sauvage. En ce qui concerne la généralisation à d'autres espèces, il est toujours nécessaire de faire attention lorsqu'on généralise un comportement à toute une classe d'oiseaux. Néanmoins, un nombre grandissant d'études prouve que les signaux des femelles et leur comportement peuvent influencer les comportements des mâles (Balsby & Dabelsteen 2002 ; Patricelli et al. 2004 ; Patricelli, Coleman & Borgia 2006 ; Patricelli, Uy, Walsh & Borgia 2002 ; West & King 1988) et avoir des fonctions importantes dans les interactions avec les mâles, d'autres femelles ou encore avec leur progéniture (Amy et al. 2018). Par conséquent, il est nécessaire de continuer à étudier les fonctions des signaux des femelles chez de nombreuses espèces d'oiseaux pour pouvoir, par la suite, généraliser des théories à une classe ou à un ordre entier.

Perspectives

Malgré les nouvelles fonctions mises en évidence pour les signaux des femelles de canari domestique, les résultats de cette thèse soulèvent plusieurs nouvelles questions amenant différentes perspectives de recherches.

La deuxième expérience suggère que les PSA et les TSF permettraient d'aider les femelles émettrices à échantillonner les mâles en les faisant parader. Pour compléter la recherche sur cette hypothèse, il me semble intéressant de tester de quelle manière la décision de la femelle peut être affectée par la suite par la parade du mâle. En effet, plusieurs études ont suggéré que les femelles pouvaient utiliser leurs cris pour inciter les mâles à parader et de ce fait les aider à mieux accéder à la qualité du mâle (Saether 2002 ; Balsby & Dabelsteen 2002 ; Kipper et al. 2015). Cependant, aucune des

expériences proposant cette hypothèse n'a montré l'influence de cette parade sur la décision d'appariement de la femelle (Amy et al. 2018).

Concernant la dernière expérience de cette thèse, il semble que la méthode utilisée dans le test de conditionnement opérant ne soit pas adaptée pour tester les préférences des mâles pour les vocalisations de femelles. Il serait donc intéressant de refaire l'expérience en ajoutant une femelle pour éviter l'isolement social et de diffuser plus de vocalisations lors de l'appui sur les clés. On pourrait aussi utiliser un autre test comme le test de double choix en diffusant des cris de contacts et des TSF combinés à une vidéo de femelles pour ajouter la dimension sociale et mesurer le temps que passe le mâle à côté de chaque écran et le nombre de parades potentielles qu'il produit en réponse à chaque vocalisation. Cela ne nécessiterait pas l'utilisation de caisson d'isolement acoustique qui pourrait potentiellement stresser l'individu testé et le contexte social, a priori nécessaire pour les mâles, serait présent. A ce jour, assez peu d'expériences se sont intéressées à la préférence des mâles pour les vocalisations de femelles (mais voir : Delco 1960 ; Tobias et al. 1998 ; Elliott & Kelley 2007; Vignal & Kelley 2007). Il serait donc pertinent de continuer les recherches en ce sens.

Ensuite, les TSF sont généralement émis doucement par les femelles et j'ai remarqué qu'il y avait de grandes variations dans la structure de ces cris entre les femelles. Nous savons encore assez peu de choses sur les signaux privés émis entre deux individus partenaires. Ces signaux pourraient être utilisés pour éviter d'attirer l'attention de prédateurs (Elie et al. 2010) ou d'autres mâles rivaux (Dabelsteen 2005). Les TSF pourraient ainsi être utilisés de la sorte par les femelles de canari domestique et, du fait de leur grande variations de structures entre les femelles, pourraient aussi constituer une signature individuelle pour être reconnues par leur partenaire (Lambrechts & Dhondt 1995). La reconnaissance entre partenaires est un prérequis important, en particulier chez les espèces monogames, afin de maintenir les liens entre partenaires et coordonner les activités de reproduction (Falls 1982) mais aussi pour reconnaître les voisins et les étrangers au territoire (Speirs & Davies 1991). Ainsi, des structures fines dans les cris pourraient servir de signature individuelle pour permettre la reconnaissance entre partenaires. Une signature individuelle semble exister dans les vocalisations de femelles chez certaines espèces comme par exemple le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata* ; Vignal et al. 2004), le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae* ; Speirs & Davies 1991), le ibis chauve (*Geronticus eremita* ; Szipl et al. 2014)

puisque les mâles de ces différentes espèces répondaient plus aux vocalisations de leur partenaire qu'à des individus non partenaires. Ainsi, une analyse fine des TSF de plusieurs femelles de canari domestique serait donc nécessaire pour identifier les paramètres pertinents pour la signature individuelle et un test de double choix pourrait être effectué par la suite en diffusant des TSF de la partenaire ou des TSF d'une autre femelle non partenaire à des mâles et mesurer le temps passé par ces derniers à côté de chaque enceinte.

Les mécanismes de régulation endocrinienne impliqués dans l'apparition des cris typiques et spécifiques des femelles sont encore assez mal connus (Gahr 2007). Nous savons que les concentrations plasmatiques en œstradiol sont fortement impliquées dans l'apparition des PSA (Leboucher et al. 1998). Comme les PSA et les TSF sont fortement corrélés (Amy et al. 2015), il me paraît intéressant de tester l'influence des taux d'œstradiol sur l'apparition des TSF. L'œstradiol pourrait ainsi jouer un rôle important dans le circuit neural impliqué dans l'apparition des TSF, de la même manière qu'il est important dans l'activation de celui lié à la production des PSA (Leboucher et al. 1998). De plus, comme les TSF peuvent apparaître sans PSA (Amy et al. 2015), on peut se demander aussi si les mêmes circuits d'activation sont impliqués dans la production de ces deux signaux à modalités différentes. Enfin, on pourrait aussi diffuser des TSF aux femelles et observer l'influence de leurs propres vocalisations sur la production des hormones liées à la reproduction. Ainsi, comme l'ont démontré de manière très élégante les expériences de Cheng (1979 ; 1992) chez la tourterelle domestique, *Streptopelia risoria*, les TSF pourraient aussi être utilisés par les femelles de canari pour s'auto-stimuler. Comme le suggère Cheng (2003), il devrait y avoir un pic de production des vocalisations pendant la construction du nid, ce qui est le cas chez la femelle de canari domestique. De ce fait, on pourrait tester si les femelles de canari qui émettent des TSF à un taux plus important sont celles qui pondent leurs œufs plus tôt comparées aux femelles qui émettent des TSF à un taux plus faible (revue de Cheng 2003).

On connaît encore assez mal les bases neurobiologiques des cris des femelles. Une étude a montré que les noyaux impliqués dans l'apprentissage et la production du chant pourraient être aussi impliqués dans la production des postures de sollicitation à l'accouplement chez la femelle de canari domestique (Wild & Botelho 2015). Des expériences supplémentaires sont donc nécessaires afin de mieux comprendre les

structures cérébrales impliquées dans l'apparition des signaux de parades de la femelle tels que les postures et les TSF.

Si on s'appuie sur le fait que les caractères sexuels secondaires seraient des signaux honnêtes montrant aux mâles une variation dans leur performance reproductive (fécondité, taille des œufs, nombre et maturité des œufs) (Lebas 2006), il serait intéressant de mesurer les performances reproductives d'une femelle en fonction des PSA et des TSF produits par celle-ci.

Pour finir, les expériences de cette thèse ont toutes été réalisées chez le canari domestique. Il serait donc intéressant et même nécessaire de continuer à explorer différentes hypothèses chez plusieurs espèces d'oiseaux chanteurs et non chanteurs afin de continuer les études sur les fonctions des cris des femelles dans différents contextes (Amy et al. 2018).

Conclusion

Cette thèse permet ainsi de mieux comprendre les signaux utilisés par les femelles lors d'une interaction avec un mâle dans un contexte de reproduction. Elle permet aussi de contribuer aux recherches grandissantes mettant en évidence le rôle important de la femelle dans les interactions intersexuelles. Grâce aux différents résultats, il a été possible d'émettre de nouvelles hypothèses quant à la fonction des différents signaux produits par les femelles de canari domestique. Cependant, les mécanismes qui sous-tendent l'apparition de ces signaux sont encore méconnus. Même si cette thèse a apporté quelques réponses, je me suis rendue compte qu'elle avait aussi amené de nombreuses questions et qu'il restait encore énormément de points à éclaircir et à découvrir dans ce domaine.

Références bibliographiques

Abraham, R. L., 1974. Vocalizations of the Mallard (*Anas platyrhynchos*). The Condor, 76, 401–420. https://doi.org/10.2307/1365814

Adret, P., 1993. Operant conditioning, song learning and imprinting to taped song in the zebra finch. Animal Behaviour, 46, 149–159.

Amundsen, T., 2000. Why are female birds ornamented? Trends in Ecology & Evolution, 15, 149–155. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01800-5

Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M., Leboucher, G., 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male–male interaction. Animal Behaviour, 76, 971–982. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.023

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271 (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002).

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140196–140196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196

Anderson, R.C., 2009. Operant conditioning and copulation solicitation display assays reveal a stable preference for local song by female swamp sparrows *Melospiza georgiana*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 64, 215–223. https://doi.org/10.1007/s00265-009-0838-y

Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Applebaum, S. L., Cruz, A., 2000. The role of mate-choice copying and disruption effects in mate preference determination of Limia perugiae (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). Ethology, 106, 933-944.

Arak, A., 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive atraction? Behavioral Ecology and Sociobiology, 22, 317-327. https://doi.org/10.1007/BF00295100

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

Aspbury, A.S., Basolo, A.L., 2002. Repeatable female preferences, mating order and mating success in the poeciliid fish, Heterandria formosa. Behavioral Ecology and Sociobiology, 51, 238–244

Bailey, W.J., Gwynne, D.T., 1988. Mating System, Mate Choice and Ultrasonic Calling in a *Zaprochiline Katydid* (Orthoptera: Tettigoniidae). Behaviour, 105, 202–223. https://doi.org/10.1163/156853988X00025

Ballentine, B., 2009. The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. Animal Behaviour, 77, 973-978.

Balsby, T. J. S., Dabelsteen, T., 2002. Female behaviour affects male courtship in whitethroats, *Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues. Animal Behaviour, 63, 251–257.

Balsby, T. J. S., & Dabelsteen, T., 2005. Simulated courtship interactions elicit neighbour intrusions in the whitethroat, *Sylvia communis*. Animal Behaviour, 69, 161–168. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.01.021

Bannerman, D. A., Bannerman, W. M., 1965. Birds of the Atlantic Islands. Vol. I: A History of the Birds of the Canary Islands and of the Salvages. Oliver & Boyd, Edinburgh and London, pp. 284-288.

Bateson, P., 1983. Optimal outbreeding. In Mate Choice (ed. P. Bateson), pp. 257-278, Cambridge University Press, Cambridge.

Béguin, N., Leboucher, G., Kreutzer, M., 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries (*Serinus canaria*). Behaviour, 135, 1185–1186.

Beletsky, L. D., 1983. Aggressive and pair-bond maintenance songs of female red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Zeitschrift für Tierpsychologie, 62, 47–54.

Beletsky, L. D., Orians, G. H., 1985. Nest-associated vocalizations of female red- winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 69, 329–339. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1985.tb00156.x

Bentley, G. E., Wingfield, J. C., Morton, M. L., Ball, G. F., 2000. Stimulatory effects on the reproductive axis in female songbirds by conspecific and heterospecific male song. Hormones and Behavior, 37, 179-189.

Birks, S. M., Beletsky, L. D., 1987. Vocalizations of female red-winged blackbirds inhibit sexual harassment. The Wilson bulletin, 99, 706–707.

Bischoff, R.J., Gould, J.L., Rubenstein, D.I., 1985. Tail size and female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 17, 253–255. https://doi.org/10.1007/BF00300143

Bleay, C., Sinervo, B., 2007. Discrete genetic variation in mate choice and a condition-dependent preference function in the side-blotched lizard: implications for the formation and maintenance of coadapted gene complexes. Behavioral Ecology, 18, 304–310. https://doi.org/10.1093/beheco/arl101

Boucaud, I. C. A., Mariette, M. M., Villain, A. S., Vignal, C., 2016. Vocal negotiation over parental care? Acoustic communication at the nest predicts partners' incubation share. Biological Journal of the Linnean Society, 117, 322–336. https://doi.org/10.1111/bij.12705

Brenowitz, E.A., 1991. Altered perception of species-specific song by female birds after lesions or a forebrain nucleus. Science, 251, 303–305.

Brooks, R., 1996. Copying and the repeatability of mate choice. Behavioral Ecology and Sociobiology, 39, 323—329.

Burley, N., Coopersmith, C. B., 1987. Bill Color Preferences of Zebra Finches. Ethology, 76, 133–151. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1987.tb00679.x

Burley, N., Krantzberg, G., Radman, P., 1982. Influence of colour banding on the conspecific preferences of zebra finches. Animal Behaviour, 30, 444-455

Burnell, K., Rothstein, S. I., 1994. Variation in the structure of female brown-headed cowbird vocalizations and its relation to vocal function and development. The Condor, 96, 703–715. https://doi.org/10.2307/1369473

Carlson, G., Trost, C. H., 1992. Sex determination of the whooping crane by analysis of vocalizations. The Condor, 94, 532–536.

Caro, S.P., 2012. Avian ecologists and physiologists have different sexual preferences. General and Comparative Endocrinology, 176,1-8.

Casey, R. M., Baker, M. C., 1992. Early social tutoring influences female sexual responsiveness in white-crowned sparrows. Animal Behaviour, 44, 983-986.

Catchpole, C. K., Slater, P. J. B., 2008. Bird song: biological themes and variations. New York: Cambridge University Press.

Cheng, M.-F., 1979. Progress and prospects in ring dove research: a personal view. Advances in the Study of Behavior, 9, 97-129.

Cheng, M.-F., 1986. Female cooing promotes ovarian development in ring doves. Physiology & Behavior, 37, 371–374. https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90248-9

Cheng, M.-F., 1992. For whom does the female dove coo? A case for the role of vocal self-stimulation. Animal Behaviour, 43, 1035–1044. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(06)80016-3

Cheng, M.-F., 2003. Vocal self-stimulation: from the ring dove story to emotion-based vocal communication. Advances in the Study of Behavior, 33, 309–353.

Cheng, M. F., Peng, J. P., Johnson, P., 1998. Hypothalamic neurons preferentially respond to female nest coo stimulation: demonstration of direct acoustic stimulation of luteinizing hormone release. The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience, 18, 5477–5489.

Clarke, F.M., Faulkes, C.G., 1999. Kin discrimination and female mate choice in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 266, 1995. https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0877

Clark, D. L., Uetz, G. W., 1992. Morph-independent mate selection in a dimorphic jumping spider: demonstration of movement bias in female choice using video-controlled courtship behaviour. Animal Behaviour, 43, 247–254. doi:10.1016/s0003-3472(05)80220-9

Clayton, N. S., 1988. Song discrimination learning in zebra finches. Animal Behaviour, 36, 1016-1024.

Clayton, N.S., 1990. Assortative mating in zebra finch subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 330, 351–370.

Clutton-Brock, T., 2007. Sexual Selection in Males and Females. Science, 318, 1882–1885. https://doi.org/10.1126/science.1133311

Clutton-Brock, T., 2009. Sexual selection in females. Animal Behaviour, 77, 3–11. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026

Clutton-Brock, T. H., Parker, G. A., 1995. Sexual coercion in animal societies. Animal Behaviour, 49, 1345–1365. https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0166

Clutton-Brock, T. H., Hodge, S. J., Spong, G., Russell, A. F., Jordan, N. R., Bennett, N. C., Manser, M. B., 2006. Intrasexual competition and sexual selection in cooperative meerkats. Nature, 444, 1065–1068.

Cockburn, A., 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273, 1375–1383. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458

Cohen, J., Cheng, M.-F., 1979. Role of vocalizations in the reproductive cycle of ring doves (*Streptopelia risoria*): Effects of hypoglossal nerve section on the reproductive behavior and physiology of the female. Hormones and Behavior, 13, 113–127. https://doi.org/10.1016/0018-506X(79)90051-5

Cohen, J., Cheng, M.-F., 1981. The role of the midbrain in courtship behavior of the female ring dove (*Streptopelia risoria*): Evidence from radiofrequency lesion and hormone implant studies. Brain Research, 207, 279–301. https://doi.org/10.1016/0006-8993(81)90365- 6

Collias, N. E., 1963. A spectrographic analysis of the vocal repertoire of the African village weaverbird. The Condor, 65, 517–527. https://doi.org/10.2307/1365510

Collias, E., Collias, N., 2004. Comparison of vocal signals of three species of African finches. Behaviour, 141, 1151–1171. https://doi.org/10.1163/1568539042664588

Colombelli-Négrel, D., Hauber, M. E., Robertson, J., Sulloway, F. J., Hoi, H., Griggio, M., Kleindorfer, S., 2012. Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. Current Biology, 22, 2155–2160. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.025

Cooper, C. B., Voss, M. A., 2013. Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. PLoS One, 8, e65521. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065521

Cramp, S., 1977. The birds of the Western Palearctic. Oxford: Oxford University Press.

Cummings, M., Mollaghan, D., 2006. Repeatability and consistency of female preference behaviours in a northern swordtail, *Xiphophorus nigrensis*. Animal Behaviour, 72, 217–224

Cunningham, E. J. A., Birkhead, T. R., 1998. Sex roles and sexual selection. Animal Behaviour, 56, 1311-1322.

Cure, C., Aubin, T., Mathevon, N., 2009. Acoustic convergence and divergence in two sympatric burrowing nocturnal seabirds. Biological Journal of the Linnean Society, 96, 115–134. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01104.x

Dabelsteen, T., 2005. Public, private or anonymous? Facilitating and countering eavesdropping. In P. K. McGregor (Ed.), Animal Communication Networks, pp 38-62. Cambridge University Press.

Dabelsteen, T., Pedersen, S.B., 1988a. Do female blackbirds, *Turdus merula*, decode song in the same way as males? Animal Behaviour, 36, 1858–1860. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80135-0

Dabelsteen, T., Pedersen, S., 1988b. Song parts adapted to function both at long and short ranges may communicate Information about the species to female blackbirds *Turdus merula*. Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology), 19, 195-198. doi:10.2307/3676558

Darwin, C., 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: Murray.

Das, D., Wilkie, S. E., Hunt, D. M., Bowmaker, J. K., 1999. Visual pigments and oil droplets in the retina of a passerine bird, the canary *Serinus canaria*: microspectrophotometry and opsin sequences. Vision Research, 39, 2801—2815.

Deeming, D. C., 2002. Avian incubation: behaviour, environment, and evolution. Oxford: Oxford University Press.

Delco, E.A. Jr., 1960. Sound discrimination by males of two cyprinid fishes. The Texas Journal Of Science, 4, 48-54.

Del Negro, C., Gahr, M., Leboucher, G., Kreutzer, M., 1998. The selectivity of sexual responses to song displays: effects of partial chemical lesion of the HVC in female canaries. Behavioural Brain Research, 96, 151–159.

Depraz, V., Kreutzer, M., Leboucher, G., 2004. Sexual preferences for songs in female domestic canaries (*Serinus canaria*): can late song exposure, without social reinforcement, influence the effects of early tutoring? Acta ethologica, 6, 73–78. https://doi.org/10.1007/s10211-004-0088-y

Depraz, V., Leboucher, G., Kreutzer, M., 2000. Early tutoring and adult reproductive behaviour in female domestic canary (*Serinus canaria*). Animal Cognition, 3, 45–51. https://doi.org/10.1007/s100710050049

Deregnaucourt, S., Guyomarc'h, J.-C., 2003. Mating call discrimination in female European (*Coturnix c. coturnix*) and Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). Ethology, 109, 107–119. https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00854.x

Diehl, P., Helb, H.-W., 1986. Radiotelemetric monitoring of heart-rate responses to song playback in blackbirds (*Turdus merula*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 18, 213–219.

Dloniak, S.M., French, J.A., Holekamp, K.E., 2006. Rank-related maternal effects of androgens on behaviour in wild spotted hyaenas. Nature, 440, 1190–1193. https://doi.org/10.1038/nature04540

Domb, L.G., Pagel, M., 2001. Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. Nature, 410, 204–206

Dooling, R. J., Searcy, M., 1980. Early perceptual selectivity in the swamp sparrow. Developmental Psychobiology, 13, 500–506.

Doucet, S. M., Yezerinac, S. M., Montgomerie, R., 2004. Do female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) copy each other's mate preferences? Canadian Journal of Zoology, 82, 1–7.

Doutrelant, C., McGregor, P.K., 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. Behaviour, 137, 1655–1669.

Drãgãnoiu, T.I, Nagle, L., Kreutzer, M., 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. Proceedings of the Royal Society B, 269, 2525–2531. (doi:10.1098/rspb.2002.2192)

Drea, C. M., 2007. Sex differences and seasonal patterns in steroid secretion in *Lemur catta*: are socially dominant females hormonally masculinized? Hormones & Behavior, 51, 555–567.

Drickamer, L.C., Gowaty, P.A., Holmes, C.M., 2000. Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. Animal Behaviour, 59, 371–378. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1316

Drullion, D., Dubois, F., 2008. Mate-choice copying by female zebra finches, *Taeniopygia guttata*: what happens when model females provide inconsistent information? Behavioral Ecology and Sociobiology, 63, 269–276. https://doi.org/10.1007/s00265-008-0658-5

Dugatkin, L. A. 1992: Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others. American Naturalist, 139, 1384-1389.

Dugatkin, L. A., Druen, M. W., Godin, J.-G. J., 2003. The disruption hypothesis does not explain mate-choice copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). Ethology, 109, 67-76.

Dugatkin, L. A., Godin, J.-G. J., 1992. Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia retaculata*). Proceedings of the Royal Society, London B, 93, 323-329.

Dunnett, S.B., Nathwani, F., Brasted, P.J., 1999. Medial prefrontal and neostriatal lesions disrupt performance in an operant delayed alternation task in rats. Behavioural Brain Research, 106, 13–28. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00076-5

Ehrman, L., Probber, J., 1978. Rare Drosophila Males: The Mysterious Matter of Choice: Could the mating preferences of female Drosophila affect the evolution of the species to which they belong? American Scientist, 66, 216–222.

Elie, J. E., Mariette, M. M., Soula, H. A., Griffith, S. C., Mathevon, N., Vignal, C., 2010. Vocal communication at the nest between mates in wild zebra finches: a private vocal duet? Animal Behaviour, 80, 597–605. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.06.003

Elliott, T.M., Kelley, D.B., 2007. Male discrimination of receptive and unreceptive female calls by temporal features. Journal of Experimental Biology, 210, 2836–2842. https://doi.org/10.1242/jeb.003988

Ellis, J. M. S., Langen, T. A., Berg, E. C., 2009. Signalling for food and sex? Begging by reproductive female white-throated magpie-jays. Animal Behaviour, 78, 615–623.

Endler, J. A., 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. Evolution, 34, 76–91.

Endler, J.A., Basolo, A.L., 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. Trends in Ecology and Evolution, 13, 415–420

Falls, J.B., 1982. Individual recognition by sounds in birds. In: Acoustic Communication in Birds. Vol.2 (Ed. by D.H. Kroodsma & E. H. Miller), New York: AcademicPress, pp. 237 278

Falls, J.B., 1992. Playback: A Historical Perspective, in: McGregor, P.K. (Ed.), Playback and Studies of Animal Communication. Springer US, Boston, MA, pp. 11–33. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-6203-7_2

Ferster, C. B., Skinner, B. F., 1957. Schedules of reinforcement. East Norwalk, CT, US: Appleton-Century-Crofts. http://dx.doi.org/10.1037/10627-000

Fedy, B. C., Martin, T. E., 2009. Male songbirds provide indirect parental care by guarding females during incubation. Behavioral Ecology, 20, 1034–1038. https://doi.org/10.1093/beheco/arp094

Fernández, G. J., Mermoz, M. E., 2003. Group copulation solicitation display among female greater rheas. The Wilson Bulletin, 115, 467–470. https://doi.org/10.1676/03-060

Fisher, R.A., 1915. The evolution of sexual preference. Eugenics Review, 7, 184-192.

Fisher, R.A., 1958. The Genetical Theory of Natural Selection, Dover

Fisher, R.A., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press

Forstmeier, W., Birkhead, T.R., 2004. Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. Animal Behaviour, 68, 1017–1028. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.02.007

Freeberg, T. M., 2000. Culture and courtship in vertebrates: a review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. Behavioural Processes, 51, 177-192. (doi:10.1016/S0376-6357(00)00127-3)

Freed-Brown, G., White, D.J., 2009. Acoustic mate copying: female cowbirds attend to other females' vocalizations to modify their song preferences. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276, 3319–3325. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0580

Gahr, M., 2007. Sexual differentiation of the vocal control system of birds. Advances in Genetics, 59, 67–105. (doi:10.1016/S0065-2660(07)59003-6)

Galef, B.G., Lim, T.C.W., Gilbert, G.S., 2008. Evidence of mate choice copying in Norway rats, *Rattus norvegicus*. Animal Behaviour, 75, 1117–1123. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.08.026

Galef, B. G. J., White, D. J., 1998. Mate-choice copying in Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. Animal Behaviour, 55, 545–552.

Gallagher, J., 1976. Sexual imprinting: effects of various regimens of social experience on mate preferences in Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*. Behaviour, 57, 91–115.

Garamszegi, L. Z., Pavlova, D. Z., Eens, M., Møller, A. P., 2007. The evolution of song in female birds in Europe. Behavioral Ecology, 18, 86–96.

Garcia-Fernandez, V., Draganoiu, T. I., Ung, D., Lacroix, A., Malacarne, G., Leboucher, G., 2013. Female canaries invest more in response to an exaggerated male trait. Animal Behaviour, 85, 679–684. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.007

Gardner, T. J., Naef, F., Nottebohm, F., 2005. Freedom and rules: the acquisition and reprogramming of a bird's learned song. Science, 308, 1046-1049.

Geberzahn, N., Goymann, W., Ten Cate, C., 2010. Threat signaling in female song—evidence from playbacks in a sex-role reversed bird species. Behavioral Ecology, 21, 1147– 1155.

Gentner, T. Q., Hulse, S. H., 2000. Female European starling preference and choice for variation in conspecific male song. Animal Behaviour, 59, 443–458.

Gerhardt, H. C., 1974. The significance of some spectral features in mating call recognition in the green tree-frog (*Hyla cinerea*). Journal of Experimental Biology, 61, 229–241.

Gerhardt, H.C., Tanner, S.D., Corrigan, C.M., Walton, H.C., 2000. Female preference functions based on call duration in the gray tree frog (*Hyla versicolor*). Behavioral Ecology, 11, 663–669. https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.663

Gibson, R. M., Hoglund, J., 1992 Copying and sexual selection. Trends in Ecology and Evolution, 7, 229–232. (doi:10.1016/ 0169-5347(92)90050-L)

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

Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R., Kreutzer, M., 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. Hormones and Behavior, 45, 64-70.

Gill, L. F., Goymann, W., Ter Maat, A., Gahr, M., 2015. Patterns of call communication between group-housed zebra finches change during the breeding cycle. eLife, 4, e07770. https://doi.org/10.7554/eLife.07770

Godin, J.-G.J., 2003. Predator preference for brightly colored males in the guppy: a viability cost for a sexually selected trait. Behavioral Ecology, 14, 194–200. https://doi.org/10.1093/beheco/14.2.194

Goldschmidt, T., Bakker, T. C. M., Feuth-De Bruijn, E., 1993. Selective copying in mate choice of female sticklebacks. Animal Behaviour, 45, 541–547.

Gorissen, L., Eens, M., 2004. Interactive communication between male and female great tits (*Parus major*) during the dawn chorus. The Auk, 121, 184–191.

Gorissen, L., Eens, M., 2005. Complex female vocal behaviour of great and blue tits inside the nesting cavity. Behaviour, 142, 489–506. https://doi.org/10.1163/1568539054012056

Greenberg, R., 2003. The use of nest departure calls for surveying swamp sparrows. Journal of Field Ornithology, 74, 12–16.

Grunst, M. L., Grunst, A. S., Rotenberry, J. T., 2014. Phenotypic plasticity in nest departure calls: weighing costs and benefits. Animal Behaviour, 90, 31–39. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.010

Güttinger, H. R., 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. Behaviour, 94, 254-278.

Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C., Slabbekoorn, H., 2011. Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108, 14549–14554. https://doi.org/10.1073/pnas.1109091108

Hallé, F., Gahr, M., Pieneman, A.W., Kreutzer, M., 2002. Recovery of song preferences after excitotoxic HVc lesion in female canaries. Journal of Neurobiology, 52, 1–13.

Hannon, S., 1980. The cackle call of female blue grouse: does it have a mating or aggressive function? Auk, 97, 404–407.

Hauber, M. E., Lacey, E. A., 2005. Bateman's principle in cooperatively breeding vertebrates: the effects of non-breeding alloparents on variability in female and male reproductive success. Integrative and Comparative Biology, 45, 903–914

Hebets, E.A., Papaj, D.R., 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. Behavioral Ecology and Sociobiology, 57, 197–214. https://doi.org/10.1007/s00265-004-0865-7

Hedrick, A.V., 1986. Female preferences for male calling bout duration in a field cricket. Behavioral Ecology and Sociobiology, 19, 73–77. https://doi.org/10.1007/BF00303845

Heindl, M., Winkler, H., 2003. Female Canaries (*Serinus canaria*) Associate more with Males that Contrast Strongly against the Background. Ethology 109, 259–271. https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00869.x

Heinsohn, R. Legge, S., Endler, J. A., 2005. Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. Science, 309, 617–619

Heisler, I.L., Andersson, M., Arnold, S.T., Boake, C.R.B., Borgia, G., Hausfater, G., Kirkpatrick, M., Lande, R., Maynards Smith, J., O'Donald, P., Thornhill, R., Weissing, F.J., 1987. The evolution of mating preferences and sexually selected traits. Sexual selection: testing the alternatives, eds. John Wiley & Sons, Bradbury, J. W. & Andersson, M., B., Chichester.

Herzog, P. W., Boag, D. A., 1977. Seasonal changes in aggressive behavior of female spruce grouse. Canadian Journal of Zoology, 55, 1734–1739. https://doi.org/10.1139/z77-224

Hess, E.H., 1973. Imprinting, Early Experience, and the De- velopmental Psychology of Attachment. Van Nostrand Rheingold Company, New York, p. 472.

Hessler, N. A., Doupe, A. J., 1999. Social context modulates singing-related neural activity in the songbird forebrain. Nature Neuroscience, 2, 209–211.

Heubel, K. U., Hornhardt, K., Ollmann, T., Parzefall, J., Ryan, M. J., Schlupp, I., 2008. Geographic variation in female mate-copying in the species complex of a unisexual fish, *Poecilia formosa*. Behaviour, 145, 1041 – 1064. (doi:10. 1163/156853908784474533)

Higham, J.P., Hebets, E.A., 2013. An introduction to multimodal communication. Behavioral Ecology and Sociobiology, 67, 1381–1388. https://doi.org/10.1007/s00265-013-1590-x

Hill, G.E., 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. Animal Behaviour, 40, 563–572. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80537-8

Hinde, R.A., Steel, E., 1976. The effect of male song on an estrogen-dependent behavior pattern in the female canary (*Serinus canarius*). Hormones and Behavior, 7, 293–304. https://doi.org/10.1016/0018-506X(76)90035-0

Hinde, R. A., Steel, E., 1975. The dual role of daylength in controlling canary reproduction. Symposia of the Zoological Society of London, 35, 245-259.

Hinde, R. A., Steel, E., 1978. The influence of daylenght and male vocalizations on the estrogen-dependent behavior of female canaries and budgerigars, with discussion of data from other species. Advances in the study of behavior, 8, 39-73.

Hinde, R. A., Steel, E., Follett, B. K., 1974. Effect of photoperiod on oestrogen- induced nest-building in ovariectomized or refractory female canaries (*Serinus canaria*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 40, 383-399.

Hindmarsh, A. M., 1984. Vocal mimicry in starlings. Unpubl. D. Phil thesis, University of Oxford, Oxford, UK.

Holekamp, K.E., Smale, L., Szykman, M., 1996. Rank and reproduction in the female spotted hyaena. Reproduction, 108, 229–237. https://doi.org/10.1530/jrf.0.1080229

Holveck, M.J., Riebel, K., 2007. Preferred songs predict preferred males: female zebra finches show consistent and repeatable preferences across different testing paradigms. Animal Behaviour, 74, 297–309.

Hrdy, S. B., 1999. Mother nature. Natural selection and the female of the species. London: Chatto & Windus.

Huet des Aunay, G., Grenna, M., Slabbekoorn, H., Nicolas, P., Nagle, L., Leboucher, G., Malacarne, G., Draganoiu, T.I., 2017. Negative impact of urban noise on sexual receptivity and clutch size in female domestic canaries. Ethology, 123, 843–853. https://doi.org/10.1111/eth.12659

Huet des Aunay, G., Slabbekoorn, H., Nagle, L., Passas, F., Nicolas, P., Draganoiu, T.I., 2014. Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries. Animal Behaviour, 87, 67–75. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.010

Hugdahl, K., 1995. Psychophysiology: the Mind–Body Perspective. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Hunter, J., 1780. Account of an extraordinary pheasant. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 70, 527–535.

Ikebuchi, M., Futamatsu, M., Okanoya, K., 2003. Sex differences in song perception in Bengalese finches measured by the cardiac response. Animal Behaviour, 65, 123–130. https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2012

Immelmann, K., 1972. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. Advances in the Study of Behavior, 4, 147–174.

Immelmann, K., 1985. Sexual imprinting in zebra finches-Mechanisms and biological significance. *In* "Acta XVIII Congressus Internationalis Omithologici," Nauka, Moscow. pp. 156-172.

Jennions, M. D., Petrie, M., 1997. Variation in mate choice: a review of causes and consequences. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 72, 283–327.

Johnson, K., Rosetta, D., Burley, D.N., 1993. Preferences of female American goldfinches *(Carduelis tristis)* for natural and artificial male traits. Behavioral Ecology, 4, 138–143. https://doi.org/10.1093/beheco/4.2.138

Johnston, T. D., Gottlieb, G., 1981. Visual preferences of imprinted ducklings are altered by the maternal call. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 95, 663–675. https://doi.org/10.1037/h0077813

Johnstone, R.A., 1995. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. Journal of Theoretical Biology, 177, 87–94. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80006-2

Kappeler, P.M., Schaik, C. van, 2004. Sexual selection in primates: new and comparative perspectives. Cambridge University Press, Cambridge, UK; New York.

King, A.P., West, M.J., 1977. Species identification in the North American cowbird: Appropriate responses to abnormal song. Science, 195, 1002–1004.

Kipper, S., Kiefer, S., Bartsch, C., Weiss, M., 2015. Female calling? Song responses to conspecific call playbacks in nightingales, *Luscinia megarhynchos*. Animal Behaviour, 100, 60–66. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.011

Kirkpatrick, M., 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution, 36, 1–12

Kirkpatrick, M., Ryan, M.J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. Nature, 350, 33–38.

Kirkpatrick, M., Hall, D.W., 2004. Sexual selection and sex linkage. Evolution, 58, 683–691

Klint, T., 1975. Sexual imprinting in the context of species recognition in female mallards. Zeitschrift für Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology, 38, 385–392.

Koch, R.E., Hill, G.E., 2015. Rapid Evolution of Bright Monochromatism in the Domestic Atlantic Canary (*Serinus canaria*). The Wilson Journal of Ornithology, 127, 615–621. https://doi.org/10.1676/14-172.1

Kodric-Brown, A., 1985. Female preference and sexual selection for male coloration in the guppy (*Poecilia reticulata*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 17, 199–205. https://doi.org/10.1007/BF00300137

Kok, O. B., 1971. Vocal behavior of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus prosopidicola*). The Condor, 73, 348–363. https://doi.org/10.2307/1365762

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.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the Responses of Captive Female Canaries to Variation in Conspecific and Heterospecific Songs. Behaviour, 117, 106–116.

Krieg, C. A., Burnett, A. D., 2017. Female house wrens may use a low-amplitude call as an aggressive signal. Ethology, 123, 316–327. https://doi.org/10.1111/eth.12599

Kroodsma, D.E., 1976. Reproductive Development in a Female Songbird: Differential Stimulation by Quality of Male Song. Science, 192, 574–575. https://doi.org/10.1126/science.192.4239.574

Lack, D., 1940. Courtship feeding in birds. The Auk, 57, 169-178.

Lafleur, D. L., Lozano, G. A., Sclafini, M., 1997. Female mate-choice copying in guppies, *Poecilia reticulata*: a reevaluation. Animal Behaviour, 54, 579-586.

Lambrechts, M.M., Dhondt, A.A., 1995. Individual Voice Discrimination in Birds, in: Power, D.M. (Ed.), Current Ornithology. Springer US, Boston, MA, pp. 115–139. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1835-8_4

Lande, R., 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. Proceedings of the National Academy of Sciences, 78, 3721–3725

Langmore, N. E., 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. Trends in Ecology and Evolution, 13, 136–140.

Langmore, N. E., Davies, N. B., 1997. Female dunnocks use vocalizations to compete for males. Animal Behaviour, 53, 881–890.

LeBas, N. R., 2006. Female finery is not for males. Trends in Ecology and Evolution, 21, 170–173. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.007

LeBas, N.R., Hockham, L.R., Ritchie, M.G., 2003. Nonlinear and correlational sexual selection on "honest" female ornamentation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270, 2159–2165. https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2482

Leboucher, G., Béguin, N., Lacroix, A., Kreutzer, M., 2000. Progesterone inhibits female courtship behavior in domestic canaries (*Serinus canaria*). Hormones and Behavior, 38, 123-129.

Leboucher, G., Béguin, N., Mauget, R., Kreutzer, M. 1998. Effects of fradrozole on sexual displays and reproductive activity in the female canary. Physiology and Behavior, 65, 233-240.

Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation Displays in Female Canaries (*Serinus canaria*): are Oestradiol Implants Necessary? Ethology, 97, 190–197.

Leboucher, G., Pallot, K., 2004. Is he all he says he is? An investigation into inter-sexual 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, T.I., Amy, M., Kreutzer, M., 2012. Studying Female Reproductive Activities in Relation to Male Song, in: Advances in the Study of Behavior. Elsevier, pp. 183–223. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394288-3.00005-8

Lehongre, K., Lenouvel, P., Draganoiu, T., Del Negro, C., 2006. Long-term effect of isolation rearing conditions on songs of an "open-ended" song learner species, the canary. Animal Behaviour, 72, 1319-1327.

Lehrman, D. S., Friedman, M., 1969. Auditory stimulation of ovarian activity in the ring dove (*Streptopelia risoria*). Animal Behaviour, 17, 494–497.

Lehtonen, T.K., Lindström, K ., 2008. Repeatability of mating preferences in the sand goby. Animal Behaviour, 75, 55–61

Leitner, S., Catchpole, C.K., 2002. Female canaries that respond and discriminate more between male songs of different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. Journal of Neurobiology, 52, 294–301.

Leitner, S., Marshall, R. C., Leisler, B., Catchpole, C. K., 2006. Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). Ethology, 112, 554–563. http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01195.x

Leitner, S., Van't Hof, T. J., Gahr, M., 2003. Flexible reproduction in wild canaries is independent of photoperiod. General and Comparative Endocrinology, 130, 102-108.

Leitner, S., Voigt, C., Gahr, M., 2001. Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*), a field study. Behaviour, 138, 885-904.

Lens, L., Dongen S. V., Broeck, M. V. den., 1997. Why female crested tits copulate repeatedly with the same partner: evidence for the mate assessment hypothesis. Behavioral Ecology, 8, 87–91.

Leonardi, G., Amato, M., Brogna, A., Cipriano, M., D'Angelo, R., Dipasquale, G., Andreotti, A., 2013. Effectiveness of vocal activities of the lanner falcon (*Falco biarmicus*)

during breeding. Journal of Ornithology, 154, 83–89. https://doi.org/10.1007/s10336-012- 0873-8

Lerch, A., Rat-Fischer, L., Gratier, M., Nagle, L., 2011. Diet quality affects mate choice in domestic female canary *Serinus canaria*. Ethology, 117, 769–776.

Lerch, A., Rat-Fischer, L., Nagle, L., 2013. Condition-Dependent Choosiness For Highly Attractive Songs In Female Canaries. Ethology, 119, 58–65. https://doi.org/10.1111/eth.12037

Lockhart, M., Moore, J. W., 1975. Classical differential and operant conditioning in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) with septal lesions. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 88, 147–154. doi:10.1037/h0076196

Lorenz, K., 1953. Comparative studies on the behaviour of the Anatidae. Avicultural Magazine, London, p1-87.

Løvlie, H., Zidar, J., Berneheim, C., 2014. A cry for help: female distress calling during copulation is context dependent. Animal Behaviour, 92, 151–157. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.002

MacDougall-Shackelton, S.A., Hulse, S.H., Ball, G.F., 1998. Neural bases of song preferences in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). NeuroReport, 9,3047–3052.

Majerus, M.E.N., 1986. The genetics and evolution of female choice. Trends in Ecology and Evolution, 1, 1–7.

Marler, P., 2004a. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. Annals of the New York Academy of Sciences, 1016, 31–44.

Marler, P., 2004b. Bird calls: a cornucopia for communication. In P. Marler and H. Slabbekoorn (Eds), Nature's Music: The Science of Birdsong (pp. 132–177). New York, NY: Elsevier Academic Press. https://doi.org/10.1196/annals.1298.034

Martin, T. E., Geupel, G. R., 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. Journal of Field Ornithology, 64, 507–519.

McComb, K., Clutton-Brock, T., 1994. Is mate choice copying or aggregation responsible for skewed distributions of females on leks? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 255, 13. https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0003

McDonald, V., Greenberg, R., 1991. Nest departure calls in female songbirds. The Condor, 93, 365–373.

McGregor, P.K., Catchpole, C.K., Dabelsteen, T., Falls, J.B., Fusani, L., Gerhardt, H.C., Gilbert, F., Horn, A.G., Klump, G.M., Kroodsma, D.E., Lambrechts, M.M., McComb, K.E., Nelson, D.A., Pepperberg, I.M., Ratcliffe, L., Searcy, W.A., Weary, D.M., 1992. Design of Playback Experiments: The Thornbridge Hall NATO ARW Consensus, in: McGregor, P.K. (Ed.), Playback and Studies of Animal Communication. Springer US, Boston, MA, pp. 1–9. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-6203-7_1

McGregor, P. K., Dabelsteen, T., 1996. Communication networks. In: Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 409–425. Cornell: Cornell University Press.

Mead, L.S., Arnold, S.J., 2004. Quantitative genetic models of sexual selection. Trends in Ecology and Evolution, 19, 264–271

Mennill, D. J., Boag, P. T., Ratcliffe, L. M., 2003. The reproductive choice of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. Naturwissenschaften, 90, 577-582.

Miller, D.B., 1979a. The acoustic basis of mate recognition by female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). Animal Behaviour, 27, 376–380.

Miller, D.B., 1979b. Long-term recognition of father's song by female zebra finches. Nature, 280, 389-391.

Møller, A.P., Jennions, M.D., 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? Naturwissenschaften, 88, 401–415

Montgomerie, R., Thornhill, R., 1989. Fertility advertisement in birds: a means of inciting male-male competition? Ethology, 81, 209–220.

Moore, M. C., 1982. Hormonal response of free-living male white-crowned sparrows to experimental manipulation of female sexual behavior. Hormones and Behavior, 16, 323–329.

Moore, M. C., 1983. Effect of female sexual displays on the endocrine physiology and behaviour of male white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. Journal of Zoology, 199, 137–148. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb02085.x

Mousseau, T.A., Fox, C.W., 1998. The adaptive significance of maternal effects. Trends in Ecology and Evolution, 13, 403–407. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01472-4

Mulligan, J.A., Olsen, K.C., 1969. Communication in canary courtship calls. In Bird vocalisations (ed. RA Hinde), London, UK: Cambridge University Press, pp. 165–184

Nagle, L., Kreutzer, M., 1997a. Adult female domesticated canaries can modify their song preferences. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1346-1350.

Nagle, L., Kreutzer, M., 1997b. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. Behaviour, 134, 89–104.

Nagle, L., Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. Experientia, 49, 1022–1023. https://doi.org/10.1007/BF02125652

Nagle, L., Kreutzer, M., Vallet, E., 2002. Adult female canaries respond to male song by calling. Ethology, 108, 463–472. (doi:10.1046/j.1439-0310.2002. 00790.x)

Naguib, M., Riebel, K., 2006. Bird song: a key model in animal communication. Brown, K. (Ed.), second ed. In: Encyclopedia for Language and Linguistics, vol. 2. Elsevier, Oxford, pp. 40–53.

Nelson, D. A., Marler, P., 1993. Innate recognition of song in white-crowned sparrows: a role in selective vocal learning? Animal Behaviour, 46, 806-808.

Nicholls, T. J., Storey, C. R., 1976. The effects of castration on plasma LH levels in photosensitive and photorefractory canaries (*Serinus canarius*). General and Comparative Endocrinology, 29, 170-174.

Nicholls, T. J., Storey, C. R., 1977. The effect of duration of the daily photoperiod on recovery of photosensitivity in photorefractory canaries (*Serinus canarius*). General and Comparative Endocrinology, 31, 72-74.

Noble, G. K., 1936. Courtship and sexual selection of the flicker (*Colaptes auratus luteus*). The Auk, 53, 269–282. https://doi.org/10.2307/4077961

Nottebohm, F., Nottebohm, M.E., Crane, L., 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei.

Behavioral and Neural Biology, 46, 445–471. https://doi.org/10.1016/S0163-1047(86)90485-1

Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., Langmore, N. E., 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. Nature Communications, 5, 3379. https://doi.org/10.1038/ncomms4379

Ophir, A. G., Galef, B. G. J., 2003a. Female Japanese quail affiliate with live males that they have seen mate on video. Animal Behaviour, 66, 369–375.

Ophir, A. G., Galef, B. G. J., 2003b. Female Japanese quail that 'eavesdrop' on fighting males prefer losers to winners. Animal Behaviour, 66, 399–407.

Ophir, A. G., Galef, B. G. J., 2004. Sexual experience can affect use of public information in mate choice. Animal Behaviour, 68, 1221–1227.

Ophir, A. G., Persaud, K. N., Galef, B. G. J., 2005. Avoidance of relatively agrresive male japanese quail (*Coturnix japonica*) by sexually experienced conspecific females. Journal of Comparative Psychology, 119, 3-7.

Otter, K., McGregor, P.K., Terry, A.M.R., Burford, F.R.L., Peake, T.M., Dabelsteen, T., 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 266, 1305. https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0779

Otter, K.A., Ratcliffe, L.M., 2005. Enlightened decisions: female assessment and communica- tion networks. In: McGregor, P.K. (Ed.), Animal Communication Networks. Cambridge University Press, Cambridge.

Owens, I.P.F., Rowe, C., Thomas, A.L.R., 1999. Sexual selection, speciation, imprinting: separating the sheep from the goats. Trends in Ecology and Evolution, 14, 131–132.

Parisot, M., 2004. Le statut social et le choix du partenaire chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*): indices comportementaux, hormonaux et vocaux., pp. 208: Thèse de l'Université Paris 13 Villetaneuse.

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

Partan, S. R., Marler, P., 1999. Communication goes multimodal. Science, 283, 1272–1273.

Partan, S.R., Marler, P., 2005. Issues in the Classification of Multimodal Communication Signals. The American Naturalist, 166, 231–245. https://doi.org/10.1086/431246

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., 2009b. Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. Biological Journal of the Linnean Society, 96, 808–814.

Pasteau, M., Nagle, L., Monbureau, M., Kreutzer, M., 2009a. Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. The Auk, 126, 383–388.

Patricelli, G. L., Coleman, S. W., Borgia, G., 2006. Male satin bowerbirds, *Ptilinorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female starling: an experiment with robotic females. Animal Behaviour, 71, 49–59.

Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Borgia, G., 2004. Female signals enhance the efficiency of mate assessment in satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). Behavioral Ecology, 15, 297–304. https://doi.org/10.1093/beheco/arh013

Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Walsh, G., Borgia, G., 2002. Sexual selection: male displays adjusted to female's response. Nature, 415, 279–280.

Petrie, M., 1992. Copulation frequency in birds: why do females copulate more than once with the same male? Animal Behaviour, 44, 790–792. https://doi.org/10.1016/S0003- 3472(05)80309-4

Pizzari, T., 2001. Indirect partner choice through manipulation of male behaviour by female fowl, *Gallus gallus domesticus*. Proceedings of the Royal Society, Londond B, 268, 181–186.

Pizzari, T., Birkhead, T. R., 2001. For whom does the hen cackle? The function of postoviposition cackling. Animal Behaviour, 61, 601–607. https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1620

Place, N.J., Glickman, S.E., 2004. Masculinization of Female Mammals: Lessons from Nature, in: Baskin, L.S. (Ed.), Hypospadias and Genital Development. Springer US, Boston, MA, pp. 243–253. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8995-6_15

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

Podos, J., Lahti, D.C., Moseley, D.L., 2009. Chapter 5 - Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. Advances in the Study of Behavior pp. 159–195. Academic Press.

Pohl, H., 1994. Entrainment properties of the circadian system chanching with reproductive state and molt in the canary. Physiology & Behavior, 55, 803-810.

Pomarède, M., 1992. Le canari. Précis de canariculture, 2ème Edition. Maison- Alfort: Edition du point vétérinaire.

Pomiankowski, A., Iwasa, Y., 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. Proceedings of the National Academy of Sciences, 95, 5106–5111

Popov, A. V., Shuvalov, V. F., 1977. Phonotactic behavior of crickets. Journal of Comparative Physiology, 119, 111–126.

Price, J. J., Lanyon, S. M., Omland, K. E., 2009. Losses of female song with changes from tropical to temperate breeding in the New World blackbirds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276, 1971–1980. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1626

Pruett-Jones, S., 1992. Independent versus nonindependent mate choice-do females copy each other. American Naturalist, 140, 1000–1009. (doi:10.1086/285452)

Qvarnstro¨m, A., Forsgren, E., 1998. Should females prefer dominant males? Trends in Ecology and Evolution, 13, 498–501.

Reichard, D. G., Welklin, J. F., 2015. On the existence and potential functions of low-amplitude vocalizations in North American birds. The Auk, 132, 156–166. https://doi.org/10.1642/AUK-14-151.1

Reynolds, J. D., Gross, M. R., 1992. Female mate preference enhances offspring growth and reproduction in a fish, *Poecilia reticulata*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 250, 57. https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0130

Riebel, K., 2000. Early exposure leads to repeatable preferences for male song in female zebra finches. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 267, 2553–2558. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1320

Riebel, K., 2003. The mute sex revisited: vocal production and perception learning in female songbirds. Advances in the Study of Behavior, 33, 49–86.

Riebel, K., Slater, P.J., 1998. Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. Animal Behaviour, 56, 1443–1453. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0933

Riebel, K., Smallegange, I.M., Terpstra, N.J., Bolhuis, J.J., 2002. Sexual equality in zebra finch song preference: evidence for a dissociation between song recognition and production learning. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 269, 729–733. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1930

Roberts, S.C., Gosling, L.M., 2003. Genetic similarity and quality interact in mate choice decisions by female mice. Nature Genetics, 35, 103.

Rosenthal, G.G., Rand, A.S., Ryan, M.J., 2004. The vocal sac as a visual cue in anuran communication: an experimental analysis using video playback. Animal Behaviour, 68, 55–58. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.07.013

Royama, T., 1966. A re-interpretation of courtship feeding. Bird Study, 13, 116–129. https://doi.org/10.1080/00063656609476115

Ryan, M. J., 1980. Female mate choice in a neotropical frog. Science, 209, 523–525.

Ryan, M.J., 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. Science, 281, 1999–2003

Saether, S. A., 2002. Female calls in lek-mating birds: indirect mate choice, female competition for mates, or direct mate choice? Behavioral Ecology, 13, 344–352.

Salvin, P., Derégnaucourt, S., Leboucher, G., Amy, M. In press. Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response. Behavioural Processes.

Salvin, P., Manet, M., Leboucher, G., Amy, M. In preparation. Effects of female multimodal signals on males in a passerine bird: experiments with a stuffed decoy or a video playback.

Schulze, G.E., Paule, M.G., 1991. Effects of morphine sulfate on operant behavior in rhesus monkeys. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 38, 77–83. https://doi.org/10.1016/0091-3057(91)90592-P

Searcy, W.A., 1992. Measuring Responses of Female Birds to Male Song. In: McGregor P.K. (eds) Playback and Studies of Animal Communication. NATO ASI Series (Series A: Life Sciences), vol 228. Springer, Boston, MA

Searcy, W. A., Andersson, M., 1986. Sexual selection and the evolution of song. Annual Review of Ecology and Systematics, 17, 507–534.

Searcy, W. A., Brenowitz, E. A., 1988. Sexual differencies in species recognition of avian song. Nature, 332, 152-154.

Searcy, W., Marler, P., 1981. A Test for Responsiveness to Song Structure and Programming in Female Sparrows. Science, 213, 926-928.

Searcy, W., McArthur, P., Susan S. Peters, Marler, P., 1981. Response of Male Song and Swamp Sparrows to Neighbour, Stranger, and Self Songs. Behaviour, 77, 152-163.

Sherman, P. T., 1995. Breeding biology of white-winged trumpeters (*Psophia leucoptera*) in Peru. The Auk, 112, 285–295. https://doi.org/10.2307/4088717

Sinnott, J.M., 1980. Species-specific coding in bird song. Journal of the Acoustical Society of America, 68, 494-497.

Slagsvold, T., Dale, S., 1994. Why do female pied flycatchers mate with already mated males: deception or restricted mate sampling? Behavioural Ecology and Sociobiology, 34, 239–250.

Speirs, E. A. H., Davis, L. S., 1991. Discrimination by Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, between the loud mutual calls of mates, neighbours and strangers. Animal Behaviour, 41, 937–944. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80631-1

Spitler-Nabors, K.J., Baker, M.C., 1983. Reproductive Behavior by a Female Songbird: Differential Stimulation by Natal and Alien Song Dialects. The Condor, 85, 491. https://doi.org/10.2307/1367993

Sprau, P., Roth, T., Amrhrein, V., Naguib, M., 2013. The predictive value of trill performance in a large repertoire songbird, the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). Journal of Avian Biology, 44, 567–574. (doi:10.1111/j.1600-048X.2013.00113.x)

Stange, N., Page, R.A., Ryan, M.J., Taylor, R.C., 2016. Interactions between complex multisensory signal components result in unexpected mate choice responses. Animal Behaviour, 1-9. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.005

Stevenson, J., 1967. Reinforcing effects of chaffinch song. Animal Behaviour, 15, 427–432.

Stevenson, J., 1969. Song as a reinforcer. In: Bird Vocalizations (Ed. by R. A. Hinde), pp. 49–60. Cambridge: Cambridge University Press.

Stevenson-Hinde, J., 1973. Constraints on reinforcement. In: Constraints on Learning (Ed. by R. A. Hinde & J. Stevenson-Hinde), pp. 285–296. London: Academic Press.

Stirling, I., 1968. Aggressive behavior and the dispersion of female blue grouse. Canadian Journal of Zoology, 46, 405–408. https://doi.org/10.1139/z68-058

Sullivan, B. K., 1983. Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). II. Female choice. Animal Behaviour, 31, 1011–1017.

Suthers, R., Goller, F., Pytte, C., 1999. The neuromuscular control of birdsong. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 354, 927–939.

Suthers, R.A., Vallet, E., Tanvez, A., Kreutzer, M., 2004. Bilateral song production in domestic canaries. Journal of Neurobiology, 60, 381–393.

Swaddle, J. P., Cathy, M. G., Correll, M., 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. Proceedings of the Royal Society, London B, 272, 1053-1058.

Szipl, G., Boeckle, M., Werner, S. A. B., Kotrschal, K., 2014. Mate recognition and expression of affective state in croop calls of northern bald ibis (*Geronticus eremita*). PLoS ONE, 9, e88265. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088265

Takoa, M., Sato, T., Kamada, T., Okumura, H., 1989. Sexual dimorphism of chatter- calls and vocal sex recognition in leach's storm-petrels (*Oceanodroma leucorhoa*). The Auk, 106, 498–501.

Tanvez, A., Béguin, N., Chastel, O., Lacroix, A., Leboucher, G., 2004 Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in canaries (*Serinus canaria*). General and Comparative Endocrinology, 138, 113–120. (doi:10.1016/j.ygcen.2004.05.010)

Ten Cate, C., 1991. Behaviour-contingent exposure to taped song and zebra finch song learning. Animal Behaviour, 42, 857– 859.

Ten Cate, C., Hilbers, J., Hall, M., 1992. Sexual imprinting in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). Behaviour, 122, 41–55.

Ten Cate, C., Mug, G., 1984. The Development of Mate Choice in Zebra Finch Females. Behaviour, 90, 125 – 150. https://doi.org/10.1163/156853984X00588

Ten Cate, C., Vos, D.R., 1999. Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: a reassessment. Advances in the Study of Behavior, 28, 1–31.

Thornhill, R., 1988. The jungle fowl hen's cackle incites male competition. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 81, 145–154.

Thornhill, R., 1992. Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly *(Panorpa japonica*: Mecoptera). Behavioral Ecology, 3, 277–283. https://doi.org/10.1093/beheco/3.3.277

Thornhill, R., Alcock, J., 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Tobias, J. A., Seddon, N., 2002. Female begging in European robins: do neighbors eavesdrop for extrapair copulations? Beavioral Ecology, 13, 637–642.

Tobias, M. L., Viswanathan, S. S., Kelley, D. B., 1998. Rapping, a female receptive call, initiates male–female duets in the South African clawed frog. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95, 1870–1875. (doi:10.1073/pnas.95.4.1870)

Trivers, R., 1972. Parental investment and sexual selection. In Sexual Selection and the Descent of Man, Aldine-Atherton, Chicago: B. Campbell, pp. 136–179.

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

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

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

Vallet, E., Suthers, R. A., Kreutzer, M., Tanvez, A., 2006. Bilateral motor skills in domestic canary song. Acta Zoologica Sinica, 52, 475-477.

Vehrencamp, S.L., Ritter, A.F., Keever, M., Bradbury, J.W., 2003. Responses to playback of local vs. distant contact calls in the orange-fronted conure, *Aratinga canicularis*. Ethology, 109, 37–54.

Vignal, C., Kelley, D., 2007. Significance of temporal and spectral acoustic cues for sexual recognition in *Xenopus laevis*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274, 479–488. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3744

Vignal, C., Mathevon, N., Mottin, S., 2004. Audience drives male songbird response to partner's voice. Nature, 430, 448–451. https://doi.org/10.1038/nature02645

Visser, M. E., Holleman, L. J. M., Caro, S. P., 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276, 2323–2331. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0213

Voigt, C., Leitner, S., 1998. Breeding biology of the island canary (*Serinus canaria*) on the Desertas island Ilheu 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 fur Ornithologie, 144, 86-92.

Vyas, A., Harding, C., Borg, L., Bogdan, D., 2009. Acoustic characteristics, early experience, and endocrine status interact to modulate female zebra finches' behavioral responses to songs. Hormones and Behavior, 55, 50–59. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.08.005

Wagner, W. E., 1998. Measuring female mating preferences. Animal Behaviour, 55, 1029-1042.

Ward, S., Speakman, J. R., Slater, P. J. B., 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. Animal Behaviour, 66, 893-902.

Waynforth, D., 2007. Mate Choice Copying in Humans. Human Nature, 18, 264–271. https://doi.org/10.1007/s12110-007-9004-2

Weary, D. M., 1992. Bird song and operant experiments: a new tool to investigate song perception. In: Playback and Studies of Animal Communication (Ed. by P. K. McGregor), pp. 201–210. New York: Plenum.

Weisman, R., Shackleton, S., Ratcliffe, L., Weary, D., Boag, P., 1994. Sexual preferences of female zebra finches: imprinting on beak colour. Behaviour, 128, 15–24.

West, M.J., King, A.P., 1988. Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. Nature, 334, 244–246.

White, D.J., Galef, B.G., 1999. Affiliative preferences are stable and predict mate choices in both sexes of Japanese quail, *Coturnix japonica*. Animal Behaviour, 58, 865–871. https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1210

Whittingham, L., Kirkconnell, A., Ratcliffe, L., 1996. Breeding Behavior, Social Organization and Morphology of Red-Shouldered (*Agelaius assimilis*) and Tawny-Shouldered (*A. humeralis*) Blackbirds. The Condor, 98, 832-836. doi:10.2307/1369864

Widemo, M. S., 2006. Male but not female pipefish copy mate choice. Behavioral Ecology, 17, 255–259. (doi:10.1093/beheco/ arj021)

Wild, J.M., Botelho, J.F., 2015. Involvement of the avian song system in reproductive behaviour. Biology Letters, 11, 20150773. https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0773

Wiley, R. H., 1976. Affiliation between the sexes in common grackles. II: Spatial and vocal coordination. Zeitschrift Fur Tierphysiologie, Tierernahrung Und Futtermittelkunde, 40, 244–264.

Wilkinson, G.S., Kahler, H., Baker, R.H., 1998. Evolution of female mating preferences in stalk-eyed flies. Behavioral Ecology, 9, 525–533.

Williams, J.R., Catania, K.C., Carter, C.S., 1992. Development of partner preferences in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*): The role of social and sexual experience. Hormones and Behavior, 26, 339–349. https://doi.org/10.1016/0018-506X(92)90004-F

Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Levin, R., Honey, P., 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. Journal of Experimental Zoology, 261, 214–231. https://doi.org/10.1002/jez.1402610212

Wingfield, J. C., Marler, P., 1988. Endocrine basis of communication: reproduction and aggression. In The Physiology of Reproduction, Raven Press, pp. 1647–1677. New York: E. Knobil and J.D. Neill.

Witte, K., Massmann, R., 2003. Female sailfin mollies, *Poecilia latipinna*, remember males and copy the choice of others after 1 day. Animal Behaviour, 65, 1151–1159. https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2160

Yasukawa, K., 1989. The costs and benefits of a vocal signal: the nest-associated 'Chit' of the female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. Animal Behaviour, 38, 866–874.

Yasukawa, K., Boley, R. A., Simon, S. E., 1987. Seasonal change in the vocal behaviour of female red-winged blackbirds, Agelaius phoeniceus. Animal Behaviour, 35, 1416–1423.

Yokel, D. A., 1989. Intrasexual aggression and the mating behavior of brown-headed cowbirds: their relation to population densities and sex ratios. The Condor, 91, 43–51. https://doi.org/10.2307/1368147

Zahavi, A., 1975 Mate selection - A selection for a handicap. Journal of theoretical Biology, 53, 205– 214. (doi:10.1016/0022-5193(75)90111-3)

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

Zimmer, U. E., 1982. Birds react to playback of recorded songs by heart rate alteration. Zeitschrift für Tierpsychologie, 58, 25–30.

Annexes

Annexe 1 : Liste des travaux réalisés durant ce doctorat

Publications

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Advances In The Study Of Behavior, 50, 243-271. (doi:10.1016/bs.asb.2017.11.002).

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. Royal Society Open Science, 2, 140-196. (doi:10.1098/rsos.140196).

Salvin, P., Derégnaucourt, S., Leboucher, G., Amy, M. In press. Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response. Behavioural Processes.

Communications orales

Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G. & Amy, M. Les signaux des femelles canaris *Serinus canaria* en réponse aux chants des mâles. Conférence de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (SFECA), Nanterre, France, 8-11/07/14.

Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G. & Amy, M. Female canaries (*Serinus canaria*) use multimodal signals to solicit copulation. Workshop "Vocal Communication", Université franco-allemande, Seewiesen, Allemagne, 15-16/12/14.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Functions of female signals: the copulation solicitation and the mate sampling aid hypotheses in the domestic canary (*Serinus canaria*), Conférence de l'International Bioacoustic Congress, Murnau, Allemagne, 7-12/09/15.

Amy, M., Leboucher, G. & Salvin, P. Functions of the vocalizations in the domestic canary (*Serinus canaria*). Groupement de Recherche en Ethologie, Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité, France, 12-14/10/15.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Functions of female-specific vocalizations in a songbird. Université franco-allemande, UPN, Nanterre, France, 10-11/12/15.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Fonctions, mécanismes et variations des signaux des femelles canaris (*Serinus canaria*), Conférence au Laboratoire Ethologie Cognition Développement, UPN, Nanterre, France, 6-7/07/2016.

Communications affichées

Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G. & Amy, M. Multimodal signals of females canaries (*Serinus canaria*) in response to male songs. Journée de la Recherche, UPN, Nanterre, France, 14/11/14.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Effects of the vocalizations of the female domestic canaries (*Serinus canaria*) on males and females. Conférence de la SFECA, Strasbourg, France, 21-23/04/15.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Functions of female signals: the mate sampling aid hypothesis in the domestic canary (*Serinus canaria*). Journée de la Recherche, UPN, Nanterre, France, 09/12/15.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Acoustic mate copying in the domestic canary (*Serinus canaria*)?, European Conference on Behavioural Biology, Université de Vienne, Vienne, Autriche, 12-15/07/2016.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Mate sampling aid hypothesis in the domestic canary (*Serinus canaria*)? Journée de la Recherche, UPN, Nanterre, France, 27/04/2017.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Copie de choix de partenaire chez la femelle canari domestique (*Serinus canaria*) ? Conférence de la SFECA, Gif-sur-Yvette, France, 15-17/05/17.

Salvin, P., Leboucher, G. & Amy, M. Functions of female calls in birds : a review Conférence de la SFECA, Rennes, France, 19-21/06/18.

Enseignements

J'ai obtenu un contrat d'ATER à temps complet pour l'année universitaire 2017-2018.

Enseignements réalisés au cours de ce doctorat et du contrat d'ATER :

Niveau master

Travaux dirigés de sciences du vivant (34.30 heures), Master 1 et 2 MEEF (Professorat des écoles), Université Paris Nanterre, Nanterre, France.

Cours d'initiation à l'éthologie (2 heures), UFR anthropologie-LESC, Université Paris Nanterre, Nanterre, France.

Niveau licence

Travaux dirigés de neuroanatomie (172 heures), UFR SPSE, Université Paris Nanterre, Nanterre, France.

Travaux dirigés de psychobiologie (84 heures), UFR SPSE, Université Paris Nanterre, Nanterre, France.

Travaux pratiques de psychobiologie comparée (16 heures), UFR SPSE, Université Paris Nanterre, Nanterre, France.

Annexe 2 relative au chapitre 1

Tableaux des fréquences observées

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,27**	0,20	**0,47**	0,00
Display	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,86**	0,00	0,00	0,00	0,14
Begging	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MSC	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,03	0,14	**0,80**
Song	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,54**	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	**0,38**	0,00
FST	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CCm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,55**	0,07	**0,22**	**0,16**
STm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	**0,55**	**0,16**	**0,24**
CCf	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	**0,34**	**0,23**	**0,35**	0,06
STf	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	**0,18**	**0,24**	0,05	**0,50**

Table a. Observed frequencies for each behavioural sequence in the vocal contact only condition (VO condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transition of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	**0,40**	0,07	**0,40**	0,07
Display	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,13	**0,46**	**0,17**	0,03	0,04	0,00	0,05
Begging	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,25	0,00	**0,50**	0,00	0,00	0,00
MSC	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,09	0,01	**0,62**	0,06	0,01	0,03	0,09	0,04	0,03
Song	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**0,33**	0,02	0,03	**0,43**	0,06	0,04	0,02	0,02	0,06
FST	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,12	**0,39**	**0,24**	0,03	0,06	0,00	0,03
CCm	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	**0,77**	0,05	**0,13**	0,01
STm	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,08	**0,70**	0,04	**0,13**
CCf	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,04	0,01	0,00	**0,64**	0,13	**0,15**	0,02
STf	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,03	0,04	0,01	0,04	**0,43**	0,01	**0,39**

Table b. Observed frequencies for each behavioural sequence in the vocal and visual contacts condition (VOVI condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transition of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

	End	Display	CSDm	Copulation	Display F	CSDf	Begging	MSC	Song	FST	CCm	STm	CCf	STf
Start	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Display	0,06	**0,49**	0,00	0,00	0,01	0,03	0,01	0,01	0,01	0,04	0,01	0,09	0,10	0,13
CSDm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Copulation	0,00	0,00	0,04	0,08	0,00	0,04	0,00	0,20	0,12	**0,48**	0,00	0,00	0,00	0,04
Display F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CSDf	0,00	0,03	0,00	**0,34**	0,00	0,09	0,09	0,09	0,06	0,17	0,03	0,03	0,00	0,09
Begging	0,02	0,06	0,00	0,00	0,00	0,08	**0,36**	0,06	0,02	0,17	0,02	0,09	0,06	0,08
MSC	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,03	0,02	**0,87**	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02
Song	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FST	0,00	0,05	0,00	**0,21**	0,00	0,15	**0,26**	0,10	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,13
CCm	0,01	0,06	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,01	0,00	0,00	**0,67**	0,08	0,05	0,08
STm	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	**0,73**	0,01	**0,21**
CCf	0,02	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02	0,00	0,00	0,12	0,05	**0,48**	0,12
STf	0,02	0,04	0,00	0,00	0,01	0,02	0,02	0,02	0,00	0,01	0,02	**0,29**	0,03	**0,52**

Table c. Observed frequencies for each behavioural sequence in the vocal, visual and physical contacts condition (VOVIPH condition). Significant values are given in bold ($p < 0.0036$ after Bonferonni correction). The values replaced by a dash were the non-significant values after performed a chi-square test of goodness-of-fit to compare the overall observed transition of each type of behavior to the expected frequency (0.071). Start: behaviour beginning the sequence, End: behaviour finishing the sequence, Display: male display, CSDm: male Copulation Solicitation Display, Display F: female display, CSDf: female Copulation Solicitation Display, MSC: Male-Specific Call, FST: Female-Specific Trill, CCm: male Contact Call, STm: male Simple Trill, CCf: female Contact Call, STf: female Simple Trill.

Programmes java créés pour extraire les séquences comportementales.

Programme principal

```
package behaviourSequence;

import java.io.BufferedWriter;
import java.io.File;
import java.io.IOException;
import java.io.Reader;
import java.nio.file.Files;
import java.nio.file.Paths;
import java.util.ArrayList;
import java.util.Collection;
import java.util.LinkedHashMap;
import java.util.List;
import java.util.Map;
import java.util.concurrent.atomic.AtomicLong;

import org.apache.commons.cli.CommandLine;
import org.apache.commons.cli.CommandLineParser;
import org.apache.commons.cli.DefaultParser;
import org.apache.commons.cli.HelpFormatter;
import org.apache.commons.cli.Option;
import org.apache.commons.cli.Options;
import org.apache.commons.cli.ParseException;
import org.apache.commons.csv.CSVFormat;
import org.apache.commons.csv.CSVParser;
import org.apache.commons.csv.CSVPrinter;
import org.apache.commons.csv.CSVRecord;
import org.apache.commons.io.FileUtils;
import org.apache.commons.io.FilenameUtils;

public class DisplaySequence {

	/*
	 * Programme principal qui est lancé lorsqu'on lance la commande
	 * "java -jar séquence -in xxx.csv -i -line"
	 */
	public static void main(String[] args) throws IOException {
		System.out.println("DEMARAGE DU TRAITEMENT\n\n");

		/* Création des options de lancement */
		Options options = new Options();

		Option input = new Option("in", "input", true, "input file path");
		input.setRequired(false);
		options.addOption(input);

		Option ignore = new Option("i", "ignore", false, "ignore simple call vocalizations");
		ignore.setRequired(false);
		options.addOption(ignore);

		Option addLine = new Option("line", "addLine", false, "Add line number in File");
		addLine.setRequired(false);
		options.addOption(addLine);

		Option screenDisplay = new Option("screen", "screenDisplay", false, "log on screen");
		screenDisplay.setRequired(false);
		options.addOption(screenDisplay);

		CommandLineParser parser = new DefaultParser();
		HelpFormatter formatter = new HelpFormatter();
		CommandLine cmd;
		/* fin création des options de lancement */

		try {

			/* Récupération et traitement des paramètres de la commande */
			cmd = parser.parse(options, args);

			String inputFilePath = "";
			DisplaySequence displaySequence = new DisplaySequence();

			/* Traitement des fichiers */
			long nbFile = 0;
			if (cmd.hasOption("in")) {
				/* On ne traite que le fichier donné */
				inputFilePath = cmd.getOptionValue("input");
				displaySequence.processFile(inputFilePath, cmd.hasOption("line"), cmd.hasOption("i"),
						cmd.hasOption("screen"));
				nbFile++;
			} else {
				/* On traite tous les fichiers csv du répertoire et sous répertoire courant */
				String[] exte = { "csv" };
				Collection<File> files = FileUtils.listFiles(new File(new
File(".").getCanonicalPath()), exte, true);

				for (File file : files) {
					displaySequence.processFile(file.getAbsolutePath(), cmd.hasOption("line"),
cmd.hasOption("i"),
							cmd.hasOption("screen"));
					nbFile++;
```

```
                                }

                                System.out.println("\n" + nbFile + " Fichier traités");
                                System.out.println("\n FIN DU TRAITEMENT ");
                        }

                } catch (ParseException e) {
                        System.out.println(e.getMessage());
                        formatter.printHelp("utility-name", options);
                        System.exit(1);
                }

        }

        public void displayMatrice(Map<String, Map<String, AtomicLong>> matrice) {

                matrice.forEach((k, v) -> {
                        System.out.format("%10s -> || ", k);
                        v.forEach((k1, v1) -> {
                                System.out.format("%s : %3d || ", k1, v1.get());
                        });
                        System.out.println("");
                });

        }

        public void initMatrice(Map<String, Map<String, AtomicLong>> matrice) {
                matrice.clear();
                List<Map<String, AtomicLong>> inerMaps = new ArrayList<Map<String, AtomicLong>>();
                for (int i = 0; i < 14; i++) {
                        Map<String, AtomicLong> inermap = new LinkedHashMap<String, AtomicLong>();
                        inermap.put("vide", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("Display", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("CSDm", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("Copulation", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("Display F", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("CSDf", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("Begging", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("MSC", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("Song", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("FST", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("CCm", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("TSm", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("CCf", new AtomicLong(0));
                        inermap.put("TSf", new AtomicLong(0));

                        inerMaps.add(i, inermap);
                }

                matrice.put("vide", inerMaps.get(0));
                matrice.put("Display", inerMaps.get(1));
                matrice.put("CSDm", inerMaps.get(2));
                matrice.put("Copulation", inerMaps.get(3));
                matrice.put("Display F", inerMaps.get(4));
                matrice.put("CSDf", inerMaps.get(5));
                matrice.put("Begging", inerMaps.get(6));
                matrice.put("MSC", inerMaps.get(7));
                matrice.put("Song", inerMaps.get(8));
                matrice.put("FST", inerMaps.get(9));
                matrice.put("CCm", inerMaps.get(10));
                matrice.put("TSm", inerMaps.get(11));
                matrice.put("CCf", inerMaps.get(12));
                matrice.put("TSf", inerMaps.get(13));

                // displayMatrice(matrice);
        }

        public void updateMatrice(Map<String, Map<String, AtomicLong>> matrice, String oldBehaviour, String newBehaviour) {
                // System.out.println("hold: " + oldBehaviour + " New : " + newBehaviour);
                matrice.get(oldBehaviour).get(newBehaviour).incrementAndGet();

        }

        public void processFile(String inputFilePath, boolean showLine, boolean ignore, boolean screen) throws IOException {
                long nbLineProcessed = 0;
                long nbLineWrited = 0;
                long nbError = 0;

                System.out.println("input       : " + inputFilePath);

                /* Génération  du fichier de sortie */
                String outputFile = FilenameUtils.getFullPath(inputFilePath) + FilenameUtils.getBaseName(inputFilePath)
                + "_seq";
                if (ignore)
                        outputFile += "_i";
                if (showLine)
                        outputFile += "_line";
                outputFile += ".txt";
                System.out.println("output      : " + outputFile);

                Reader reader = Files.newBufferedReader(Paths.get(inputFilePath));
                CSVParser csvParser = new CSVParser(reader, CSVFormat.DEFAULT.withFirstRecordAsHeader().withTrim());
                BufferedWriter writer = Files.newBufferedWriter(Paths.get(outputFile));
                CSVPrinter csvPrinter = new CSVPrinter(writer, CSVFormat.DEFAULT.withSkipHeaderRecord(true));

                /* Autres parametre */
                if (ignore)
                        System.out.println("Ignore simple call vocalizations ");
                if (!showLine)
                        System.out.println("No line number in file generated ");
                if (!screen)
                        System.out.println("No screen trace generated ");
```

```
		/* Création et initialisation d'un behaviour de mémorisation : oldBehaviour */
		Behaviours oldBehaviours = new Behaviours("", "", "", "", 0);

		/* Variable de gestion de la matrice d'enchainement */
		String oldBehaviour = "vide";

		/*
		 * La première map représente la source, la deuxième la destination
		 */
		Map<String, Map<String, AtomicLong>> matrice = new LinkedHashMap<String, Map<String, AtomicLong>>();
		initMatrice(matrice);

		/* Boucle de parcours du fichier CSV d'entrée */
		for (CSVRecord csvRecord : csvParser) {
			nbLineProcessed++;
			long line = csvParser.getRecordNumber() + 1;

			/* Lecture colonnes qui nous intéressent pour la ligne en cours */
			String maleBehaviour = csvRecord.get("Male behaviour");
			String maleVocalizations = csvRecord.get("Male vocalizations");
			String femaleBehaviour = csvRecord.get("Female behaviour");
			String femaleVocalizations = csvRecord.get("Female vocalizations");

			// Suppression des valeur CCm, TSm, CCf, TSf si option activée
			// on remplace par une chaine vide
			if (ignore) {

				if (maleVocalizations.equals("CCm"))
					maleVocalizations = "";
				if (maleVocalizations.equals("TSm"))
					maleVocalizations = "";
				if (femaleVocalizations.equals("CCf"))
					femaleVocalizations = "";
				if (femaleVocalizations.equals("TSf"))
					femaleVocalizations = "";
			}

			/*
			 * Analyse du changement : on demande à l'ancien behaviour si le nouveau
			 * (courant) a changé. si oui il renvoie la valeur qui a changée, sinon il
			 * renvoie une chaine vide. L'ancien en profite pour prendre les valeurs du
			 * nouveau, ainsi il est prêt pour la prochaine itération
			 *
			 * pour information : new Behaviour(maleBehaviour, maleVocalizations,
			 * femaleBehaviour, femaleVocalizations, line) crée un objet Behaviours avec
			 * des valeurs d'attribut correspondant aux valeurs de la ligne en cours.
			 */
			String newBehaviour = "";
			try {
				newBehaviour = oldBehaviours.getChangedBehaviourAndUpdateOldBehaviours(
						new Behaviours(maleBehaviour, maleVocalizations, femaleBehaviour,
femaleVocalizations, line));
			} catch (Exception e) {
				nbError++;
				System.out.println(e.getLocalizedMessage() + " du fichier " +
FilenameUtils.getName(inputFilePath));
			}
			/*
			 * Ecriture du changement si il existe à l'écran et dans un fichier .txt
			 *
			 */
			if (newBehaviour != "") {
				nbLineWrited++;
				updateMatrice(matrice, oldBehaviour, newBehaviour);
				oldBehaviour = newBehaviour;
				if (showLine) {
					csvPrinter.printRecord(line, newBehaviour);
					if (screen) {
						System.out.print("line : " + line);
						System.out.println(" state : " + newBehaviour);
					}
				} else {
					csvPrinter.printRecord(newBehaviour);
					if (screen)
						System.out.println(" state : " + newBehaviour);
				}

			}
			csvPrinter.flush();
		}
		/* Fin de la boucle */
		updateMatrice(matrice, oldBehaviour, "vide");
		if (screen)
			displayMatrice(matrice);
		generateMatriceFile(inputFilePath, ignore, matrice);
		System.out
		.println("Nombre de lignes lues : " + nbLineProcessed + " nombre de lignes écrites : " + nbLineWrited);
		System.out.println("Nombre d'erreurs : " + nbError + "\n");
	}

	public void generateMatriceFile(String inputFilePath, boolean ignore, Map<String, Map<String, AtomicLong>> matrice)
			throws IOException {
		final Object[] FILE_HEADER = { "Origine", "vide", "Display", "CSDm", "Copulation", "Display F", "CSDf",
				"Begging", "MSC", "Song", "FST", "CCm", "TSm", "CCf", "TSf" };

		/* Création fichier de sortie */
		String outputFile = FilenameUtils.getFullPath(inputFilePath) + FilenameUtils.getBaseName(inputFilePath)
		+ "_Mat";
		if (ignore)
			outputFile += "_i";
		outputFile += ".txt";
		System.out.println("output      : " + outputFile);
```

```
                BufferedWriter writer = Files.newBufferedWriter(Paths.get(outputFile));
                CSVPrinter csvPrinter = new CSVPrinter(writer, CSVFormat.DEFAULT);

                csvPrinter.printRecord(FILE_HEADER);

                ArrayList<Object> record = new ArrayList<Object>();
                matrice.forEach((k, v) -> {
                        record.add(k);
                        v.forEach((k1, v1) -> {
                                record.add(v1);
                        });
                        try {
                                csvPrinter.printRecord(record);
                                record.clear();
                        } catch (IOException e) {
                                // TODO Auto-generated catch block
                                e.printStackTrace();
                        }
                });

                csvPrinter.close();

        }

}
```

Programme Behaviours

```
package behaviourSequence;

import javax.imageio.IIOException;

public class Behaviours {
        private long line;
        private String maleBehaviour;
        private String maleVocalizations;
        private String femaleBehaviour;
        private String femaleVocalizations;

        public String getChangedBehaviourAndUpdateOldBehaviours(Behaviours newBehaviour) throws IIOException {

                String nextState = "";
                int nbChange = 0;

                if ((!newBehaviour.getMaleBehaviour().equals(""))
                                && ((!newBehaviour.getMaleBehaviour().equals(maleBehaviour)))) {
                        nextState = newBehaviour.getMaleBehaviour();
                        nbChange++;
                }
                if ((!newBehaviour.getMaleVocalizations().equals(""))
                                && ((!newBehaviour.getMaleVocalizations().equals(maleVocalizations)))) {
                        nextState = newBehaviour.getMaleVocalizations();
                        nbChange++;
                }

                if ((!newBehaviour.getFemaleBehaviour().equals(""))
                                && ((!newBehaviour.getFemaleBehaviour().equals(femaleBehaviour)))) {
                        nextState = newBehaviour.getFemaleBehaviour();
                        nbChange++;
                }

                if ((!newBehaviour.getFemaleVocalizations().equals(""))
                                && ((!newBehaviour.getFemaleVocalizations().equals(femaleVocalizations)))) {
                        nextState = newBehaviour.getFemaleVocalizations();
                        nbChange++;
                }

                maleBehaviour = newBehaviour.getMaleBehaviour();
                maleVocalizations = newBehaviour.getMaleVocalizations();
                femaleBehaviour = newBehaviour.getFemaleBehaviour();
                femaleVocalizations = newBehaviour.getFemaleVocalizations();
                line = newBehaviour.getLine();

                if (nbChange > 1) {
                        throw new IIOException(
                                        "****** erreur  trop de changement: il y a " + nbChange + " changement  à la
ligne " + line);
                }

                return nextState;

        }

        public Behaviours(String maleBehaviour, String maleVocalizations, String femaleBehaviour,
                        String femaleVocalizations, long line) {
                super();
                this.line = line;
                this.maleBehaviour = maleBehaviour;
                this.maleVocalizations = maleVocalizations;
                this.femaleBehaviour = femaleBehaviour;
                this.femaleVocalizations = femaleVocalizations;
        }
```

```
        public long getLine() {
                return line;
        }

        public void setLine(long line) {
                this.line = line;
        }

        public String getMaleBehaviour() {
                return maleBehaviour;
        }

        public void setMaleBehaviour(String maleBehaviour) {
                this.maleBehaviour = maleBehaviour;
        }

        public String getMaleVocalizations() {
                return maleVocalizations;
        }

        public void setMaleVocalizations(String maleVocalizations) {
                this.maleVocalizations = maleVocalizations;
        }

        public String getFemaleBehaviour() {
                return femaleBehaviour;
        }

        public void setFemaleBehaviour(String femaleBehaviour) {
                this.femaleBehaviour = femaleBehaviour;
        }

        public String getFemaleVocalizations() {
                return femaleVocalizations;
        }

        public void setFemaleVocalizations(String femaleVocalizations) {
                this.femaleVocalizations = femaleVocalizations;
        }

}
```

Annexe 3 relative au chapitre 4

Behavioural Processes xxx (2018) xxx-xxx

Contents lists available at ScienceDirect

Behavioural Processes

journal homepage: www.elsevier.com



Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: Operant conditioning and vocal response

Salvin Pauline*, Sébastien Derégnaucourt, Gérard Leboucher, Mathieu Amy

UPL, Univ Paris Nanterre, Laboratoire Ethologie Cognition Développement, EA 3456, F92000 Nanterre, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Copulation call
Double choice test
Female preference
Operant conditioning
Song

ABSTRACT

Variation of female preferences is often reported in the literature and could be related to an artefact derived from multiple different methods used. Thus, there is a need to evaluate the influence of different methods when assessing female preferences. The present study aims to compare female preferences obtained from an operant conditioning test and from female vocal responses to male song in the domestic canary (*Serinus canaria*). In an operant conditioning test, females had the possibility to choose between two keys; a peck on one key elicited a supposed very attractive canary song while a peck on the other key elicited a less attractive song. Meanwhile, female vocal responses were recorded. Our results revealed that female canaries preferred to peck on the key eliciting the attractive song and that they emitted more copulation calls in response to the attractive song compared to the less attractive song. This study shows the congruence of these two methods and further suggests that they are reliable to study female preferences in laboratory conditions.

1. Introduction

It is generally assumed that sexual selection operates through several mechanisms such as contests, coercion, sperm competition or mate choice (Andersson and Iwasa, 1996). Sexual selection is extensively studied but there is no consensus on how sexual selection is accurately evaluated (Fritzsche and Booksymythe, 2013). The relation between variation of a phenotypic trait and variation in reproductive success seems the most direct measure (Andersson, 1994) but measuring reproductive success is often difficult to achieve and does not allow to separate the contributions of the pre- and post-copulatory mechanisms (Fritzsche and Booksymythe, 2013). Instead, proxies of reproductive success have been used by a large number of studies which aimed at assessing female preferences for a male trait since these preferences could predict their future mate choice (Aspbury and Basolo, 2002; Cummings and Mollaghan, 2006; Lehtonen and Lindström, 2008).

Songbirds are among the most studied organisms to investigate sexual selection and there is strong evidence that male song plays a major role for female choice (e.g. Catchpole, 1987; Searcy and Yasukawa, 1996). Several methods have been used to assess female preferences in the field or in laboratory conditions such as phonotaxis in response to live males or male songs (Forstmeier and Birkhead, 2004; Holveck and Riebel, 2007), cardiac responses during song playbacks (Ikebuchi et al., 2003), the copulation solicitation display assay (King and West, 1977; Leboucher et al., 1994) and vocal responses to song playback (Nagle et al., 2002; Amy et al., 2015). Among these, the Copulation Solicitation Display (CSD) assay is perhaps the most reliable measure of female preferences; the more a female gives copulation solicitation displays towards a male (or a song), the more she should prefer this male (or song). The CSD assay has been successfully applied in at least 20 species (See table 1 in Searcy, 1992) but this often required the use of oestradiol treatment in some species (Searcy and Marler, 1981; Searcy, 1992; Anderson, 2009). Some studies described the same pattern of females' responses to the preferred songs with vocalizations (Nagle et al., 2002; Amy et al., 2015) as the CSD assay: females emitted more vocalizations to the preferred songs.

An alternative method for testing female preferences to male songs is the operant conditioning procedure (e.g. Riebel et al., 2002). Here, male song acts as a reinforcer and females should more frequently activate the playback of their preferred song (Riebel and Slater, 1998). Operant conditioning tests can be considered reliable since females express their preferences through an active choice. Yet, operant conditioning can lead to a less direct measure of female preferences than measures of copulation solicitation (Anderson, 2009) or vocal re-

* Corresponding author.
Email address: salvinpauline@gmail.com (S. Pauline)

https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.004
Received 12 July 2018; Received in revised form 19 September 2018; Accepted 11 October 2018
Available online xxx
0376-6357/ © 2018.

sponses. Moreover, variation of female preferences reported in the literature could be related to an artefact derived from multiple different methods used to measure the female preferences (Wagner, 1998) and there is a need to evaluate the influence of different methods when assessing female preferences. To our knowledge, few studies have compared operant conditioning with others methods. One study showed that female preferences were consistent across operant conditioning, phonotaxis and spatial association tests (Holveck and Riebel, 2007) while another one showed a strong congruence between the operant conditioning and the copulation solicitation display assay (Anderson, 2009). To date, we do not know if female copulation calls in birds (Amy et al., 2018) and operant conditioning lead to consistent assessment of female preferences.

Female preferences for male songs are well known in the domestic canary (*Serinus canaria*) and the CSD assay was extensively used to assess these preferences. During a CSD, the female canary arches her back, crouches and simultaneously brings her head back and her tail forward, moves her wings away from the body and vibrates the wings and the cloaca (Kreutzer and Vallet, 1991). Female canaries produce more CSDs for a male canary song containing a particular phrase named "A-phrase" (or "sexy phrase") (Vallet and Kreutzer, 1995; Vallet et al., 1998). This A-phrase contains two distinctive notes repeated at a high rate (more than 15 syllables s^{-1}) (Vallet et al., 1997) with rapid frequency modulation and this phrase is very attractive and elicits strong sexual responses by female canaries (Vallet and Kreutzer, 1995; Vallet et al., 1998). In general, females produce more CSDs for male songs maximizing both frequency bandwidth and syllable rates (Drăgănoiu et al., 2002). Moreover, in a recent study, Amy et al. (2015) showed that females also emitted a particular vocalization named Female-Specific Trills (FST) during songs containing A-phrases and they showed a strong positive correlation between the occurrence of CSDs and the occurrence of FSTs; these FSTs are likely to function as copulation calls (Amy et al., 2015). Thereby, domestic canaries are a good model to compare the consistency of female preferences to male song by using different measures. To this end, we tested female canaries with an operant conditioning paradigm and we quantified female vocalizations in response to songs broadcast during this test. We used FSTs emitted by the female rather than CSDs for two reasons: a) because FSTs are more frequent than CSDs during repeated stimulations (Amy et al., 2015) and are thus easier to count and b) because continuous recordings of female vocalizations required less storage than continuous recordings of videos.

The operant conditioning apparatus used was analogous to those used in previous studies (Riebel and Slater, 1998; Riebel, 2000; Holveck and Riebel, 2007). Females had the possibility to choose between two keys. When they pecked on one key, a very attractive song was broadcast. When they pecked on the other key, a less attractive song was broadcast. To compare key pecks to vocal responses, we measured the copulation calls (i.e. FSTs in Amy et al., 2015) emitted by the females during the playback of song triggered by the first peck on each key each day, since female domestic canaries responded more to the first playback of song than the second playback and even more than the third playback (Amy et al., 2015). We expected that females would peck more on keys broadcasting the very attractive songs than keys broadcasting the less attractive songs and that females would emit more copulation calls for very attractive songs than for less attractive songs.

2. Material and method

2.1. Ethical note

Experimental conditions were approved under the license number APAFiS #392 by the Charles Darwin ethic committee and were in line with the guidelines of the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). Before and after the experiment, females were maintained in social groups. During the experiment, females were maintained individually in sound-proof chambers. Animal caretakers and the experimenters examined the birds by sight several times a day (two times per day minimum) to avoid any sign of distress or discomfort, and to be sure of their well being.

2.2. Subjects, breeding conditions and general protocol

For this study, we tested 25 naïve females domestic canaries (> 10 months old at the beginning of the experiment) obtained from a breeder (Animal Diffusion). Before the experiment, all females were maintained in social groups in aviaries (118 × 50 x 50 cm), on a short-day photoperiod (8 L : 16 D) for 6 months. At the beginning of the experiment, females were placed in individual cages (38 × 22 × 26 cm), equipped with two perches, nest bowls and nesting material, in a room on a long-day photoperiod (16L:8D; Leboucher et al., 1994). Females were first tested for their sexual receptivity (see subsection 2.3). Once receptive, a female was placed in the double choice test apparatus for 12 consecutive days. This apparatus was a cage (38 × 22 × 26 cm) equipped for double choice test (see subsection 2.4.). This cage was placed in a sound-proof chamber (internal dimensions: 70 × 51 × 51 cm) on a long-day photoperiod. During the 12 days of the double choice test, females could not interact with each other. During the test for sexual receptivity and the double choice test, females were provided with water and seeds ad libitum, with breeding food twice a week, nesting material and cuttlebones as a source of calcium. After the experiments, females were moved to a common aviary.

2.3. Test for sexual receptivity

Every morning, between 10:00 and 11:00 am, females were exposed to one minute of male songs repeated two times with two minutes of silence between the repetitions. These male songs contained several G-phrases (referring to scale categories of increasing bandwidth; Drăgănoiu et al., 2002; Pasteau et al., 2007), but no A-phrase, broadcasted with a loudspeaker (Ultimate Ears Boom 2) connected to a digital audio player able to play WAV files (Philips Gogear). Responses of females were recorded through webcams (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p) and videos were monitored to assess females' sexual receptivity. When a female exhibited a CSD, we considered her as a receptive female, and we placed her in an operant conditioning apparatus. Only 18 females showed sexual receptivity and were therefore tested in the operant conditioning apparatus (double choice test; see subsection 2.4). Eleven out of these eighteen females built a nest and laid at least one egg during the experimental phase.

2.4. Double choice test apparatus

Two red response keys (1 cm in diameter) were mounted on one side of the cage. The female could peck on one or the other key only from the first perch or the fourth perch (see Fig. 1). The pecking on the keys triggered the playback of the song assigned to the key. A loudspeaker (Elipson Mini Horus Sat), amplified by a stereo amplifier (Pioneer A-209R), was placed in front of the cage in the middle of these two response keys. A webcam (Logitech Carl Zeiss Tessar HD 1080p), placed in a corner of the sound-proof chamber allowed the observers to record and to watch the behaviour of the tested bird without disturbing her. A microphone (Behringer C-2), was located above the loudspeaker and recorded the vocalizations of the tested bird continuously. All cages were symmetric. See Fig. 1.

All apparatus were controlled individually and automatically by a computer (HP Compaq Elite 8300 Convertible Microtower working un-

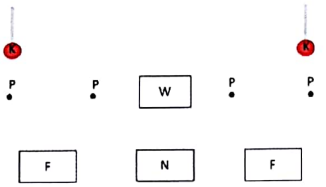


Fig. 1. Schematic representation (side view) of the operant conditioning apparatus. The two keys, the four perches and the water were mounted on the back side of the cage. The two feeders and the nest were mounted on the front side of the cage. K: key, P: perch, W: water, F: feeder, N: nest.

der Windows 7), using SAP (Sound Analysis Pro 2011; Ofer Tchernichovski, Elena Kashtelyan & David Swigger) and My SQL. SAP was used to play the song assigned to the key through the loudspeaker in each sound-proof chamber and to continuously record the vocalizations of the tested bird through the microphone. Data (time of key peck, ID of the key pecked) were saved in My SQL tables.

2.5. Stimuli

We used two types of stimuli: A20 song types containing a very attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 20 syllables s-1 (A20) and A10 song types containing a moderately attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 10 syllables s-1 (A10) (Amy et al., 2015). Sixteen songs of male canaries were recorded during the preceding years in our laboratory. The digitalization and construction of the song files was done with Avisoft SASLAB-PRO software (Raimund Specht, Berlin, Germany) with a sample frequency of 22,050 Hz. From these sixteen canary songs, we constructed A20 song types as follows: the song lasted 6 s with two introductory notes (0.75 s), then one very attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 20 syllables s^{-1} (1.50 s) and six conclusive notes (3.75 s). Then we used these sixteen A20 song types to generate sixteen A10 song types with a moderately attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of 10 syllables s^{-1} (with the same frequency bandwidth as A20 song types). See Fig. 2 for sonograms. All songs were passed through a band pass filter (0.8–8 KHz) and adjusted to the same amplitude; each song was manually standardized to the same amplitude by using amplitude envelope. All songs were played back at the standardized level of 65 dB (measured with a Ro-LINE SPL meter 1, using A-weighting, at the typical position of the test bird, 30 cm from the loudspeaker). Finally, a A20 song and a A10 song were assigned to each bird and the combination of the A20 song and the A10 song was different for each female. For each tested bird, the A20 song and the A10 song were not built from the same original song.

2.6. Double choice test and analyses

The double choice test lasted 12 consecutive days. Song types were switched between keys daily to control for a possible side bias. The first day, ten seeds were scotch-taped on each key to attract the female towards the keys. If the female pecked the keys 6 times (Houx et ten Cate, 1999) within the first two days, seeds were removed from the keys. If not, we continued to scotch-tape seeds on each key and the female was trained for 15 min between 14:00 and 16:00. During this training, the female was observed through the webcam in the sound-proof chamber and the experimenter played the song assigned to the key each time the female approached, explored or touched the key. The key pecks during trainings were not included in the total number

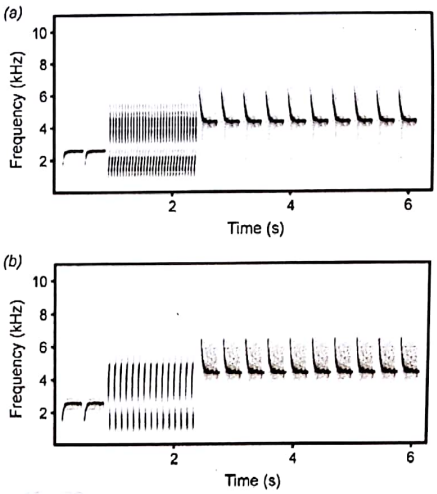


Fig. 2. Sonograms of different types of broadcasted songs. Sonograms of a canary song containing an attractive phrase with two distinctive notes repeated at a rhythm of *(a)* 20 syllables s^{-1} (A20) and *(b)* 10 syllables s^{-1} (A10). A20 and A10 syllables covered the same frequency bandwidth.

of key pecks. This training method was similar to that used in previous studies (Houx and ten Cate, 1999; Holveck and Riebel, 2007). The training lasted for a maximum of 4 consecutive days until the female willingly pecked on a key during a training session.

At the end of the 12 consecutive days of test, female canaries pecked 4624 ± 1070 (mean ± se) times on keys. In order to analyse the preferences of the females, we extracted the number of key pecks for each side and for each type of song and we calculated 1) the preference ratio per female for a song type: total number of the key pecks for the A20 song divided by the total number of pecks on the two keys, 2) the preference ratio per female for a key-side: total number of pecking on the right key divided by the total number of pecks on the two keys. Then, for the eighteen females, we calculated the mean of preference ratios for 1) the A20 song type and 2) the right key. We compared these means of preference ratios as a deviation from 0.5 using a one sample *t*-test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008).

Using visual inspection of sound spectrograms (Avisoft SASLAB-PRO software; Raimund Specht, Berlin, Germany), we measured the number of copulation calls (i.e. FSTs described in Amy et al., 2015) emitted by the female during the first playback of each song type each day. We compared the total number of FSTs given by the females to the A20 songs to the total number of FSTs given to the A10 songs using a paired t-test. Then, to assess if the operant conditioning test truly reflects a preference for the A20 songs, and is not skewed by spatial preferences, we compared the total number of FSTs given after having pecked on the left key to the total number of FSTs given after having pecked on the right key, using a paired t-test. Data analysis was done using R v. 2.7.1 (R Development Core Team 2008). At last, to assess if the uttering of copulation call was related to the motivation to peck on the keys associated with the different songs, we tested the relationships between a) the number of key pecks on the A20 songs and the number of FSTs given in response to the A20 songs and b) the number of key pecks on the A10 songs and the number of FSTs given in response to the A10 songs, with Spearman correlations.

3. Results

Females pecked significantly more often on the key eliciting an A20-song (mean preference ratios ± se = 0.57 ± 0.03) than on the key eliciting a A10-song: the overall number of key pecks on A20 song was significantly greater than chance (one sample t-test; t = 2.711; p = 0.015; n = 18). (Fig. 3)

Females pecked significantly more often on the right key (mean preference ratios ± se = 0.61 ± 0.05) than on the left key: the overall number of key pecks on the right key was significantly greater than chance (one sample t-test; p = 0.038; t = 2.255; n = 18). (Fig. 4)

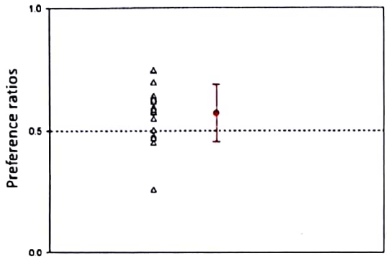


Fig. 3. Preference ratio for A20-songs over A10-songs. Triangles represent each female preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. Mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article).

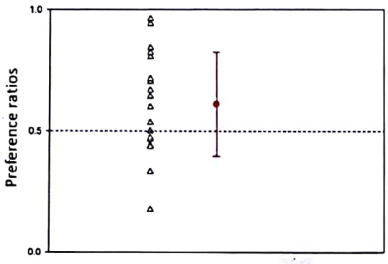


Fig. 4. Preference ratio for the right key over the left key. Triangles represent each female preference ratio; the red circle represents the mean preference ratio. Mean preference ratio was significantly different from a 0.5 (dashed line) preference ratio (one sample t-test, $p < 0.05$). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article).

Fifteen out of 18 females emitted at least one copulation call in response to the first playback of each song type during the 12 consecutive days spent in the double choice test. Females emitted significantly more copulation calls during the playback of the A20 song type than to the A10 song type (paired t-test; p = 0.012; t = 2.832; n = 18). (Fig. 5a). Females did not emit significantly more copulation calls after having pecked on the left key compared to the right key (paired t-test; p = 0.469; t = -0.741; n = 18). (Fig. 5b).

There was a positive correlation between the number of key pecks for the A20 songs and the number of FSTs given to the A20 songs (r = 0.60; $p < 0.01$; n = 18) (Fig. 6a) and between the number of key pecks for the A10 songs and the number of FSTs given to the A10 songs (r = 0.74; $p < 0.001$; n = 18)(Fig. 6b) during the first daily pecks.

4. Discussion

Between-study differences in female mating preferences could be related to an artefact derived from multiple different methods used to access female preferences (Wagner, 1998) and a comparison of different methods was needed. In the present study, female domestic canaries showed a clear preference for A20 songs compared to A10 songs regardless of whether this preference was measured with the number of copulation calls or with the number of key pecks though most females showed a side bias in the double choice test. Moreover, there was a positive correlation between the number of key pecks and the number of FSTs emitted during the first daily song playback, regardless of the song type.

Female domestic canaries strongly prefer particular elements of male song: a phrase consisting of the sustained repetition of a two-notes syllable with a large frequency bandwidth (i.e. 'A-phrase' or 'sexy-phrase'; Vallet and Kreutzer, 1995; Vallet et al., 1998). These preferences were historically discovered by the use of the copulation solicitation assay and this method was subsequently used to study female canaries' preferences for male song (e.g. Pasteau et al., 2009a, b; Pasteau et al., 2007). Besides, alternative methods were consistent with the copulation solicitation assay such as the analysis of female vocalizations (Nagle et al., 2002; Amy et al., 2015). Amy and collaborators (2015) showed that female canaries often combine a display and a call to solicit copulation and that these copulation calls (i.e. FST in Amy et al., 2015) were expressed similarly to CSDs: both of them were more emitted in response to the A20-song type than in response to the A10-song type. In the present study, females emitted more copulation calls to A20-songs compared to A10-songs and it thus confirms that female canaries express their preferences with copulation calls. In addition, our experiment further shows that operant conditioning (here a double choice test) reveals the same preferences as female canaries pecked more on the key eliciting the A20-song than on the key eliciting the A10-song. Though the two measures (number of key pecks and

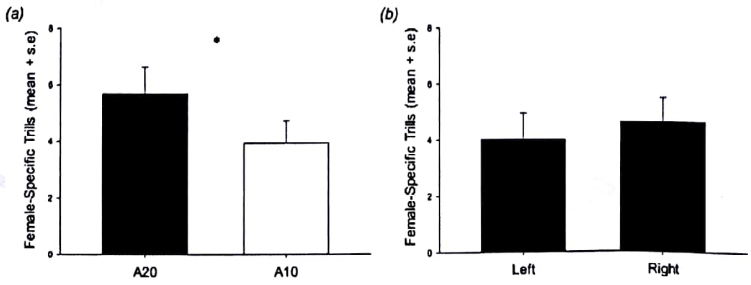


Fig. 5. Female-Specific Trills in response to a) the playback of A20- and A10-song types and b) the peck on the left and the right keys, triggered by the first peck on each key each day. Paired t-test, * $p < 0.05$.

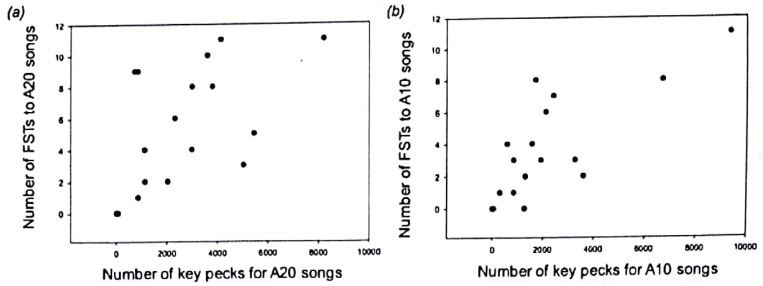


Fig. 6. Relationships between the number of key pecks for the different types of songs and the number of FSTs given in response to these songs. *(a)* Positive correlation between the number of key pecks for the A20 songs and the number of FSTs given to the A20 songs (Spearman correlation, $p < 0.01$; $n = 18$). *(b)* Positive correlation between the number of key pecks for the A10 songs and the number of FSTs given to the A10 songs (Spearman correlation, $p < 0.001$; $n = 18$) during the first daily pecks.

number of copulation solicitation calls) were not completely independent from each other, as females triggered their own response, we are confident that operant conditioning could be a suitable tool to assess female preferences in domestic canaries.

Our results are in line with previous studies investigating the reliability of operant conditioning as a tool for measuring female preferences. In the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), female preferences revealed by the operant conditioning test were consistent with those of a phonotaxis test as well as an association test (Holveck and Riebel, 2007). In the swamp sparrow (*Melospiza georgiana*), the operant conditioning test revealed the same female preferences as the copulation solicitation assay (Anderson, 2009). Combined with these two studies, our experiment adds to the growing evidence of the reliability and the congruence of the methods used in laboratory conditions to study female preferences.

Operant conditioning presents several advantages. First, the female preferences could be measured without video and/or sound recordings and, thereby, without analysis of copulation solicitation displays and/or vocalizations as required in other methods (e.g. Nagle et al., 2002; Drăgănoiu et al., 2002; Amy et al., 2008, 2015). In addition, Anderson (2009) demonstrated that some females that did not perform CSD did respond in the operant conditioning assay and showed preferences for the same song type than other females. Even if the current experiment did not test unreceptive females, operant conditioning could be further used to assess preferences of unresponsive female canaries such as females being out of a reproductive cycle or before sexual maturity. Lastly, females make an active choice continually rewarded by a song in an operant conditioning test (Stevenson, 1967) while they are mainly passive in other methods. In our experiment, female canaries were highly motivated to listen to male song as shown by the amount of key-pecks, especially because the amount of key-pecks was correlated with the number of copulation calls (FSTs) regardless of the song type. Hence, their preferences revealed by the operant conditioning seem reliable and these results confirmed that songs functioned as a reinforcer (Stevenson, 1967).

Our experiment also revealed that almost all females showed a preference for one or the other key-side (though they generally pecked more on the right key) but copulation calls were not emitted more often after having pecked on the right or on the left key. Other studies in songbirds have reported side biases in double choice tests such as in female chaffinches (*Fringilla coelebs*; Riebel and Slater, 1998) or in Cape sugarbirds (*Promerops cafer*) and in lesser double-collared sunbirds (*Nectarinia chalybea*) (Jackson and Nicolson, 1998). Side biases in motor behaviour or perception could be related to a lateralization bias of the brain (Rogers, 2002a). To our knowledge, there is no research on lateralization biases in the domestic canary, except for the lateralization of the song production which is well documented (see review Nottebohm, 1980; Hartley and Suthers, 1990; Suthers et al., 2004). Yet, lateralization biases are widespread in vertebrates (see review Rogers, 2002b) and, in birds, a lateralization bias has been reported in several types of tasks (Fersen and Güntürkün, 1990; Prior et al., 2004) as well as in motor patterns (Rogers and Workman, 1993; Casey and Martino, 2000; Dharmaretnam et al., 2002) which may be influenced by prenatal visual experience (Casey and Karpinski, 1999) and by postnatal lateralized eye preferences (Casey, 2005). Despite the side bias in our experiment, the female canaries clearly preferred the A20 song type over the A10 song type. However, these two stimuli were well contrasted and further researches are needed to determine if a side bias could mask female preferences to less contrasted stimuli.

To conclude, this study shows the congruence of two measures when assessing preferences of female canaries; operant conditioning and vocal response both revealed that female canaries prefer songs with the higher repetition rate of the 'sexy syllable' (Drăgănoiu et al., 2002). Both measures seem reliable to study female preferences in laboratory conditions.

Declarations of interest

None.

Acknowledgements

We thank Axel Dentato for his help to set up the operant conditioning apparatus, Philippe Groué, Emmanuelle Martin and Ophélie Bouillet for taking care of the birds, Nicole Geberzahn for having improved the English of the manuscript and two anonymous referees for their valuable comments.

References

Amy, M., Monbureau, M., Durand, C., Gomez, D., Théry, M., Leboucher, G., 2008. Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male–male interaction. Anim. Behav. 76, 971–982. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.023.

Amy, M., Salvin, P., Leboucher, G., 2018. The functions of female calls in birds. Adv. Stud. Behav. 50, 243–271. https://doi.org/10.1016/bs.asb.2017.11.002).

Amy, M., Salvin, P., Naguib, M., Leboucher, G., 2015. Female signalling to male song in the domestic canary, Serinus canaria. Roy. Soc. Open Sci. 2, 140–196. https://doi.org/10.1098/rsos.140196).

Anderson, R.C., 2009. Operant conditioning and copulation solicitation display assays reveal a stable preference for local song by female swamp sparrows Melospiza georgiana. Behav. Ecol. Sociobiol. 64, 215–223. https://doi.org/10.1007/s00265-009-0838-y.

Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Andersson, M., Iwasa, Y., 1996. Sexual selection. Trends Ecol. Evol. 11, 53–58.

Aspbury, A.S., Basolo, A.L., 2002. Repeatable female preferences, mating order and mating success in the poeciliid fish, Heterandria formosa. Behav. Ecol Sociobiol. 51, 238–244.

Casey, M.B., 2005. Asymmetrical hatching behaviors: the development of postnatal motor laterality in three precocial bird species. Dev. Psychobiol. 47, 123–135. https://doi.org/10.1002/dev.20078.
Casey, M.B., Karpinski, S., 1999. The development of postnatal turning bias is influenced by prenatal visual experience in domestic chicks (Gallus gallus). Psycho-logical Rec. 49, 67–74.
Casey, M.B., Martino, C., 2000. Asymmetrical hatching behaviors influence the development of postnatal laterality in domestic chicks (Gallus gallus).. Dev. Psychobiol. 34, 1–12.
Catchpole, C.K., 1987. Bird song, sexual selection and female choice. Trends Ecol. Evol. 2, 94–97.
Cummings, M., Mollaghan, D., 2006. Repeatability and consistency of female preference behaviours in a northern swordtail, Xiphophorus nigrensis. Anim. Behav. 72, 217–224.
Dharmaretnam, M., Vijitha, V., Priyadharshini, K., Jashini, T., Vathany, K., 2002. Ground scratching and preferred leg use in domestic chicks: changes in motor control in the first two weeks post-hatching. Laterality7, 371–380.
Drăgănoiu, T.I., Nagle, L., Kreutzer, M., 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (Serinus canaria) song. Proc. R. Soc. B269, 2525–2531. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2192).
Fersen, Lvon, Güntürkün, O., 1990. Visual memory lateralization in pigeons. Neuropsychologia 28, 1–7.
Forstmeier, W., Birkhead, T.R., 2004. Repeatability of mate choice in the zebra finch: consistency within and between females. Anim. Behav. 68, 1017–1028.
Fritzsche, K., Booksymythe, I., 2013. The measurement of sexual selection on females and males. Curr. Zool. 59, 558–563.
Hartley, R.S., Suthers, R.A., 1990. Lateralization of syringeal function during song production in the canary. J. Neurobiol. 21, 1236–1248. https://doi.org/10.1002/neu.480210808.
Holveck, M.J., Riebel, K., 2007. Preferred songs predict preferred males: female zebra finches show consistent and repeatable preferences across different testing paradigms. Anim. Behav. 74, 297–309.
Houx, A.B., ten Cate, C., 1999. Song learning from playback in zebra finches: is there an effect of operant contingency?. Anim. Behav. 57, 837–845. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1046.
Ikebuchi, M., Futamatsu, M., Okanoya, K., 2003. Sex differences in song perception in Bengalese finches measured by the cardiac response. Anim. Behav. 65, 123–130.
Jackson, S., Nicolson, S.W., 1998. Sugar preferences and "Side Bias" in Cape Sugarbirds and lesser double-collared sunbirds. Auk 115, 156–165. https://doi.org/10.2307/4089120.
King, A.P., West, M.J., 1977. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. Science 195, 1002–1004.
Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variations in conspecific and heterospecific songs. Behaviour117, 106–115. https://doi.org/10.1163/156853991X00148).
Leboucher, G., Kreutzer, M., Dittami, J., 1994. Copulation-solicitation displays in female canaries (Serinus canaria): are oestradiol implants necessary?. Ethology97, 190–197.
Lehtonen, T.K., Lindström, K., 2008. Repeatability of mating preferences in the sand goby. Anim. Behav. 75, 55–61.
Nagle, L., Kreutzer, M., Vallet, E., 2002. Adult female canaries respond to male song by calling. Ethology 108, 463–472.
Nottebohm, F., 1980. Brain pathways for vocal learning in birds: a review of the first 10 years. Prog. Psychob. Physiol. 9, 85–124.
Pasteau, M., Nagle, L., Kreutzer, M., 2009. Preferences and predispositions of female canaries (Serinus canaria) for loud intensity of male sexy phrases: female canary prefers loud intensity. Biol. J. Linn. Soc. 96, 808–814. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01136.x.
Pasteau, M., Nagle, L., Kreutzer, M., 2007. Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (Serinus canaria). Behaviour 144, 1103–1118.
Pasteau, M., Nagle, L., Monbureau, M., Kreutzer, M., 2009. Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (Serinus canaria) for longer sexy phrases. Auk 126, 383–388. https://doi.org/10.1525/auk.2009.08101.
Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O., Wiltschko, W., 2004. Visual lateralization and homing in pigeons. Behav. Brain Res. 154, 301–310. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.02.018.
Riebel, K., 2000. Early exposure leads to repeatable preferences for male song in female zebra finches. Roy. Soc. Open Sci. 267, 2553–2558. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1320.
Riebel, K., Slater, P.J., 1998. Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. Anim. Behav. 56, 1443–1453. https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0933.
Riebel, K., Smallegange, I.M., Terpstra, N.J., Bolhuis, J.J., 2002. Sexual equality in zebra finch song preference: evidence for a dissociation between song recognition and production learning. Roy. Soc. Open Sci. 269, 729–733. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1930.
Rogers, L.J., 2002. Evolution of side biases: motor versus sensory lateralization. In: Mandal, M.K., Bulman-Fleming, M.B., Tiwari, G. (Eds.), Side Bias: A Neuropsychological Perspective, Springer, Dordrecht, https://doi.org/10.1007/0-306-46884-0_1.
Rogers, L.J., 2002. Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern, and development. Adv. Stud. Behav, Elsevier, 107–161. https://doi.org/10.1016/S0065-3454(02)80007-9.
Rogers, L.J., Workman, L., 1993. Footedness in birds. Anim. Behav. 45, 409–411.
Searcy, W.A., 1992. Measuring responses of female birds to male song. In: McGregor, P.K. (Ed.), Playback and Studies of Animal Communication. Plenum, New York, pp. 175–189.
Searcy, W.A., Marler, P., 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. Science213, 926–928.
Searcy, W.A., Yasukawa, K., 1996. The reproductive success of secondary females relative to that of monogamous and primary females in Red-winged Blackbirds. J. Avian Biol. 27, 225–230.
Stevenson, J., 1967. Reinforcing effects of chaffinch song. Anim. Behav. 15, 427–432.
Suthers, R.A., Vallet, E., Tanvez, A., Kreutzer, M., 2004. Bilateral song production in domestic canaries. J. Neurobiol. 60, 381–393. https://doi.org/10.1002/neu.20040.
Vallet, E., Kreutzer, M., 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. Anim. Behav. 49, 1603–1610.
Vallet, E.M., Kreutzer, M.L., 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.
Wagner, W.E., 1998. Measuring female mating preferences. Anim. Behav. 55, 1029–1042.

UNCORRECTED

Titre : Les signaux des femelles dans la communication intersexuelle : études chez le canari domestique, *Serinus canaria*

Résumé : Pendant de nombreuses années, les femelles ont été décrites comme passives dans les interactions mâles-femelles et ont parfois été négligées dans les études sur les comportements reproducteurs et la communication animale. Pourtant, il est de plus en plus évident que les comportements des femelles influencent ceux des mâles et que les mâles peuvent ajuster leurs comportements de parades aux comportements des femelles. L'objectif principal de cette thèse est de mieux comprendre les signaux que les femelles émettent lors d'interactions avec un mâle dans un contexte de reproduction chez le canari domestique. L'ensemble de mes résultats montre tout d'abord que les femelles utilisent des signaux de parades visuels et acoustiques, c'est-à-dire des postures de sollicitation à l'accouplement et des trilles-spécifiques de femelles, comme une invitation à s'accoupler, mais qu'elles peuvent aussi les utiliser pour inciter le mâle à parader et l'aider à échantillonner la qualité de partenaires potentiels. D'autre part, ces deux signaux n'auraient pas la même efficacité selon le contexte d'émission. Ensuite, il semblerait que les signaux véhiculés par la modalité visuelle pourraient jouer un rôle plus important qu'on ne le pensait jusque-là dans les interactions intersexuelles chez cette espèce. Enfin, cette thèse a aussi pu apporter de nouveaux éléments concernant les préférences des femelles pour les chants de mâles et a montré que les méthodes utilisées en laboratoire pour tester les préférences des femelles étaient fiables et congruentes. Cette thèse permet de contribuer aux recherches grandissantes mettant en évidence le rôle important de la femelle dans les interactions intersexuelles.

Mots-clés : signaux de femelles, fonction, interaction intersexuelle, sélection sexuelle, préférence des femelles, canari domestique

---

Title: Female signals in intersexual communication: studies in the domestic canary, *Serinus canaria.*

Abstract: Much studies on reproduction and animal communication have considered the female as the passive sex; the role of the female during male-female interactions have often been overlooked. However, there is growing evidence that female behaviours can affect those of the males and that males can adjust their courtships to female behaviours. The aim of this thesis is to understand the signals produced by females during interactions with a male in a reproductive context in the domestic canary. Overall, my results show that females not only use their visual and acoustic signals, the copulation solicitation display and the female-specific trills, as an invitation to copulate but also to incite male to sing as an aid to sample potential mates. Then, these two signals could not have the same efficacy in different contexts of transmission. Moreover, the visual components of the communication seem to be more important than previously thought during intersexual interactions in this species. Finally, this thesis provides new elements about the female preferences for male songs and shows that methods used to test female preferences in laboratory are reliable and congruent. This thesis contributes to the growing number of researches showing that females play an active role in intersexual interactions.

Keywords: female signals, function, intersexual interaction, sexual selection, female preference, domestic canary.