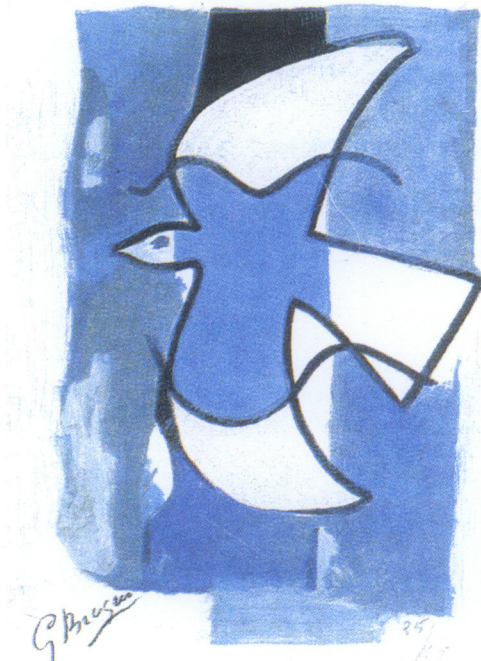


H 0257-1

---

*Communication Inter-sexuelle  
chez un modèle  
d'Oiseau Chanteur: le Canari.  
Du Chant à la  
Syllabe.*

---



Synthèse des activités de recherche  
et dossier de publications présentés pour obtenir  
*l'Habilitation à Diriger des Recherches*

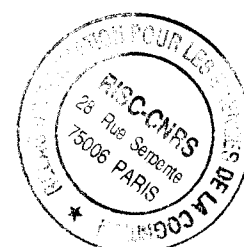
par Eric VALLET

à l'Université Paris X- Nanterre  
1998



**SOMMAIRE**  
**du 1er DOCUMENT:**  
**SYNTHESE**  
*des*  
**ACTIVITES de RECHERCHE**

	<b>pages</b>
1) <b>CONTEXTE INSTITUTIONNEL, THEMATIQUE et MODELE ANIMAL.</b>	2
2) <b>MATERIEL ET METHODES</b>	8
3) <b>QUESTIONS POSEES, PARCOURS EXPERIMENTAL et RESULTATS SCIENTIFIQUES MAJEURS</b>	12
4) <b>INTERPRETATIONS PROXIMALES ET ULTIMES</b>	27
<b>INTERPRETATIONS PROXIMALES</b>	28
<b>INTERPRETATIONS ULTIMES</b>	39
5) <b>BILAN ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE</b>	51
6) <b>FIGURES</b>	54
7) <b>REFERENCES</b>	61



# ***SYNTHESE des ACTIVITES de RECHERCHE***

## ***1) CONTEXTE INSTITUTIONNEL DES RECHERCHES, THEMATIQUE et MODELE ANIMAL.***

### ***1-1) CONTEXTE INSTITUTIONNEL***

C'est dans le cadre de l'URA CNRS 667 que ces recherches ont commencé, en 1990. Cette URA est devenue, depuis, URA 2214 et, dans le cadre du contrat quadriennal 1997-2000, elle a été transformée en UPRES-A 7025. Notre groupe (Equipe 'cognition chez l'oiseau'), sous la direction de Michel Kreutzer s'est étoffé au fil des ans: de deux chercheurs titulaires (M. Kreutzer et moi-même) en 1990 il est passé à 4 chercheurs titulaires en poste à Nanterre et 5 étudiants en thèse en 1998. La création du Laboratoire de Psychophysologie et d'Ethologie (LPE) en février 1994 a permis son ancrage sur le site de Paris X-Nanterre.

Le choix des axes thématiques de notre équipe Nanterroise est en cohérence avec les orientations thématiques générales de l'Unité de recherche, visant à appréhender la **dimension évolutive et adaptative des comportements** à partir de divers modèles animaux judicieusement choisis (parmi les insectes sociaux- Equipe 1-, les rongeurs- Equipe 2- et les oiseaux chanteurs- Equipe 3-). Les quatre axes thématiques de notre équipe sont les suivants:

- 1) **Préférences acoustiques chez les femelles d'oiseaux chanteurs.**
- 2) **Mécanismes nerveux des discriminations acoustiques.**
- 3) **Ethogénèse des préférences des femelles.**
- 4) **Facteurs hormonaux et comportementaux liés à la reproduction et à son succès.**

### ***1-2) MON AXE THEMATIQUE***

L'axe thématique sur lequel j'ai développé mes recherches en collaboration étroite avec M. Kreutzer depuis 1990 est celui des '**Préférences acoustiques chez les femelles d'oiseaux chanteurs**'. C'est l'axe 'pionnier' du groupe qui a permis le débroussaillage nécessaire, notamment, à la conception de paradigmes expérimentaux utilisés sur certains des autres axes thématiques et à la découverte de certains paramètres acoustiques pertinents pour les communications inter-sexuelles. Depuis la création du LPE et la nomination de M.Kreutzer à la direction de ce laboratoire, je travaille sur cet axe avec deux chercheuses: Irina Beme, maître de

conférences à l'Université de Moscou et Lazoura Kiosseva, étudiante, dont j'ai assuré l'encadrement de DEA en 1995-1996. Cette dernière est actuellement étudiante en thèse d'éthologie (depuis 1996, sous la direction de M. Kreutzer) et je participe à son encadrement. La collaboration avec I. Beme a donné lieu à deux communications dans des congrès internationaux (1995 & 1997) et à une publication dans la revue internationale *ANIMAL BEHAVIOUR* (1998) présentée dans le 2ème document (dossier de publications) ci-joint. D'autres articles sont actuellement soumis. D'autre part, sur cet axe, certains travaux ont été menés en collaboration avec le Max Planck Institut de Seewiesen (Allemagne). Une publication dans la revue internationale *ETHOLOGY* (1996- 2ème document: dossier de publications), en est la traduction.

### *Pourquoi l'étude de la communication inter-sexuelle par le chant et des préférences acoustiques chez les oiseaux chanteurs?*

Dans son ouvrage publié en 1859, l'origine des espèces, Darwin consacre déjà un bref passage à ce qu'il appelle la 'sélection sexuelle' et à la 'guerre' qui oppose les mâles de diverses espèces pour s'assurer la possession des femelles. Une mention spéciale est réservée aux oiseaux: « Chez les oiseaux, cette lutte revêt un caractère plus pacifique. Tous ceux qui ont étudié ce sujet ont constaté une ardente rivalité chez les mâles de beaucoup d'espèces pour attirer les femelles par leur chant ». Selon Darwin, les femelles, « simples spectatrices ... finissent par choisir le compagnon le plus agréable ». Il souligne plus loin: « Je ne vois pas pourquoi les oiseaux femelles ne pourraient pas obtenir un résultat similaire -à celui des éleveurs- en choisissant, pendant des milliers de générations les mâles qui leur paraissent les plus beaux ou ceux dont la voix est la plus mélodieuse ». Donc, dès cette époque, bien avant la publication de son traité sur la sélection sexuelle (1871), **Darwin propose deux modes de sélection sexuelle** qui seront appelés ultérieurement, respectivement, **intra-sexuel et inter-sexuel**. De plus, il suggère que le second mode de sélection est privilégié lors des communications acoustiques chez les oiseaux chanteurs et fait appel à un 'sens de l'esthétique' chez les femelles réceptrices des messages de l'autre sexe. Mais Darwin n'avait pas d'arguments expérimentaux solides pour souligner l'influence du choix des femelles.

Il fallut attendre plus de 100 ans pour que les travaux consacrés aux deux modes de sélection sexuelle et en particulier à la sélection inter-sexuelle se multiplient (pour plus de détails, voir Trivers 1972, Andersson 1994, Reynolds & Harvey 1994). La plupart de ces travaux menés chez différents groupes animaux ont porté sur des caractères sexuels secondaires visibles (la queue du paon, les bois des cervidés....). Des débats ont eu lieu quant aux coûts et avantages du port de tels 'ornements' et à la pression évolutive majeure susceptible de s'être exercée sur ces caractères (intra- ou inter-sexuelle- voir Zuk 1991 pour une revue de question récente). L'étude des signaux acoustiques a permis de trancher chez différentes espèces, en particulier chez des invertébrés et chez des vertébrés inférieurs comme les batraciens (Ryan 1990, Ryan & Rand 1995, Balaban 1994) et de souligner l'importance de la pression inter-sexuelle. Ces travaux se sont multipliés durant les 15 dernières années.

Concernant les chants des oiseaux, les avis étaient (et restent encore) partagés. On sait depuis longtemps que les chants d'oiseaux ont deux fonctions principales; une fonction intra-sexuelle (essentiellement de territorialité vis-à-vis des autres mâles) et une fonction inter-sexuelle (attraction et stimulation des femelles au cours de la reproduction). Ceci a été particulièrement démontré chez les passereaux (Becker 1982, Catchpole 1982, Catchpole &

Leisler 1989). La fonction intra-sexuelle des communications acoustiques a été longtemps nettement privilégiée, essentiellement pour des raisons pratiques (cf infra) mais les conceptions ont notablement évolué durant les années 1980 grâce à l'utilisation de nouveaux paradigmes, à l'observation comportementale en captivité et à de nouvelles techniques de traitement du son.

Dès le milieu des années 1980, il est apparu que les chants étaient bien souvent utilisés à des fins inter-sexuelles (Searcy & Andersson 1986, Searcy 1990, Searcy & Yasukawa 1990). Ce domaine d'étude s'avérait donc prometteur pour les années à venir chez de nombreuses espèces.

Les propriétés attractives, du point de vue sexuel, de séries de chants ou de chants eux-mêmes peuvent être liées à différents paramètres acoustiques. Ce sont surtout les organisations supérieures des chants (répertoires de chants ou de syllabes en particulier) qui ont attiré l'attention des auteurs chez différentes espèces (Catchpole 1980, Catchpole et al. 1984, Catchpole et al. 1986, Baker et al. 1987, Eens et al. 1991 & 1993). L'intérêt pour les fonctions sexuelles différentielles de parties distinctes à l'intérieur des chants est plus récent et ce domaine a été peu exploré (King & West 1983, Spitler-Nabors & Baker 1987, Searcy & Brenowitz, 1988, Dabelsteen & Pedersen 1992 & 1993)

A la fin des années 1980, les femelles d'oiseaux chanteurs redevenaient donc des interlocutrices appréciables. Les ressorts de leur 'sens esthétique' gardaient encore leurs mystères. Le champ d'étude des préférences acoustiques des oiseaux chanteurs et, en particulier, de la pression inter-sexuelle sur la structure de ces chants restait encore à défricher.

### ***1-3) CHOIX DU MODELE ANIMAL: arguments présidant au choix du sexe et de l'espèce***

#### ***Le sexe choisi:***

La grande majorité des travaux menés chez diverses espèces d'oiseaux chanteurs ont porté sur les apprentissages du chant chez les jeunes mâles (essentiellement en laboratoire) ainsi que sur les communications acoustiques chez les mâles adultes (essentiellement sur le terrain, grâce à des diffusions de chants enregistrés-'playback experiments'-). Chez la plupart des espèces d'oiseaux chanteurs de nos régions tempérées, les femelles ne chantent pas ou très rarement. On comprend donc que ce sexe n'ait pas retenu l'intérêt des expérimentateurs s'intéressant à l'apprentissage du chant. Par contre, le manque d'intérêt apparent vis à vis des femelles réceptrices de signaux acoustiques émis par les mâles paraît a priori surprenant. Becker, dans une revue de question bien documentée (1982) souligne que, sur les thèmes d'étude de la reconnaissance spécifique et des paramètres du chant impliqués dans cette reconnaissance, moins de 5% des travaux publiés dans des revues internationales jusqu'à 1980 ont été consacrés aux femelles. Cette 'désaffection' des expérimentateurs vis à vis des femelles n'était pas due à une mauvaise appréciation de leurs capacités de discriminations acoustiques et des rôles fondamentaux que pouvaient revêtir celles-ci dans le milieu naturel, au moment des appariements en particulier. Cela était dû à des considérations méthodologiques. Autant les réponses territoriales des mâles à l'écoute de chants naturels ou synthétiques pouvaient être objectivées sur le terrain, chez la plupart d'entre eux, par l'observation de réponses comportementales stéréotypées, reproductibles et généralisables, autant les réponses des

fémmelles étaient rares et ambiguës, donc difficilement interprétables et généralisables. Cet écueil méthodologique a été contourné à la fin des années 1970 par plusieurs expérimentateurs américains.

**Andrew King et Meredith West**, les premiers, notèrent qu'en captivité, des femelles d'une espèce américaine parasite des couvées et très opportuniste, le Vacher à tête brune ('Brown-headed Cowbird', *Molothrus ater*) présentaient un comportement de cour très stéréotypé (le 'Copulation Solicitation Display' ou CSD), lors de la diffusion de certains chants de mâles de leur espèce, hors présence de tout émetteur vivant. Ces comportements sexuels, habituellement manifestés juste avant la copulation chez cette espèce (et chez bien d'autres), n'étaient observés que lorsque chaque femelle était isolée de ses congénères. Ceci expliquait la rareté des observations antérieures de ces manifestations comportementales en volière ou en milieu social dans la nature. Les CSD étaient assimilables à des 'invites à l'accouplement', comparables à la lordose chez les mammifères. King & West mirent donc au point une méthode originale, le 'Solicitation Display Assay', basé sur l'observation de ces réponses de cour chez les femelles cowbird (King & West 1977). Cette méthode s'est révélée aisée à mettre en oeuvre (chez cette espèce, les réponses apparaissaient spontanément), sensible (les auteurs ont pu mettre clairement en évidence des capacités de discrimination et des préférences pour certains types de chants) et surtout, interprétable et généralisable. Ces quatre qualités fondamentales étaient en effet requises pour permettre le développement de toute méthode de ce type (Searcy 1992a).

Les premiers auteurs ayant démontré la potentialité de généralisation de cette méthode à d'autres espèces d'oiseaux chanteurs sont **William Searcy et Peter Marler** (Searcy & Marler 1981; Searcy et al. 1981). Cependant, faute d'obtenir des réponses spontanées chez les espèces sauvages qu'ils étudiaient ('song sparrows' et 'swamp sparrows', *Melospiza melodia* & *Melospiza georgiana*), ces auteurs leur ont appliqué des traitements hormonaux (à base d'oestrogènes) avant de leur faire écouter divers types de chants. Grâce à ces traitements hormonaux, les femelles présentaient des CSD, rarement, mais de manière reproductible et sélective. Les expérimentations de ce type se sont multipliées durant les années 1980 et en 1992, William Searcy dénombrait plus de 20 espèces d'oiseaux chanteurs chez lesquelles ce 'Display assay' avait été appliqué avec des fortunes diverses. Chez la plupart des espèces étudiées, les auteurs ont pu ainsi démontrer que les femelles étaient capables de faire des discriminations entre des chants homospécifiques et hétérospécifiques (Searcy 1992a). Chez certaines espèces, les femelles manifestent des préférences dialectales ou sont capables de discriminations entre des chants de mâles ayant été élevés précocément en isolement acoustique et ceux de mâles ayant bénéficié de tuteurs.

La méthode du 'Display assay' a donc permis de démontrer que des capacités perceptives et/ou cognitives dans le domaine acoustique sont exploitées par les femelles pour manifester des préférences sexuelles et contribuent donc à des processus de choix pouvant viser, in fine, la sélection du partenaire. Comme on le sait à partir de corpus de données importants ayant alimenté les théories évolutives, le choix du partenaire est déterminant chez le sexe qui a le plus à perdre s'il se trompe (Trivers 1972). Chez les oiseaux chanteurs, le sexe qui s'investit le plus vis à vis de la couvée lors de différentes étapes de la période de reproduction est le sexe femelle.

Les données recueillies chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs grâce à l'utilisation du 'Display assay' ont donc permis de souligner l'intérêt de se tourner vers le sexe femelle pour rechercher certains invariants

**acoustiques du chant de l'émetteur ainsi que la dimension évolutive et adaptative du choix de ces invariants pour le récepteur.**

Cependant, l'utilisation de cet indice comportemental chez des espèces sauvages montrait déjà ses limitations, dès la fin des années 1980: les femelles observées sur le terrain (quelque soit l'espèce) présentaient rarement des postures à l'écoute des mâles ou des diffusions de chants enregistrés et, en captivité, même sous traitement, les discriminations n'étaient pas toujours clairement établies (Searcy 1992a). Ce champ d'investigations restait donc ouvert, à condition de sélectionner l'espèce permettant de recueillir un corpus de données important et fiable dans des délais suffisamment brefs.

### L'espèce choisie:

Cette espèce devait permettre de comparer le plus grand nombre possible de stimuli acoustiques sans introduire de biais expérimentaux (par exemple des effets de position sérielle des stimuli au cours de chaque session-test) et sans altérer la fiabilité des observations comportementales (par exemple, recueil de réponses ambiguës). Comme nous l'avons dit plus haut, les espèces sauvages n'offraient pas toutes les garanties nécessaires. Il restait les espèces domestiques, sachant que les pressions sélectives des éleveurs s'étaient exercées sur elles durant des siècles. Compte tenu de ces contraintes, le choix du modèle **canari domestique commun** (*Serinus canaria*) nous a paru parfaitement justifié et original pour l'étude des préférences sexuelles chez les oiseaux chanteurs. Plusieurs arguments ont dicté ce choix. Ils se sont tous révélés pertinents. Ces arguments sont les suivants:

1) Les sujets de la souche commune, contrairement à ceux d'autres souches de canaris n'ont pas été sélectionnés sur le critère du chant, apprécié exclusivement par l'oreille humaine. Ils doivent donc avoir conservé, malgré une domestication remontant à près de cinq siècles, des capacités de production, de perception et, plus généralement, de communication acoustique héritées de la souche sauvage.

2) L'espèce canari présente plusieurs souches dont la plupart sélectionnées par l'homme sur la base de différents critères (chant, posture, couleur.....). Pour établir les préférences des femelles de la souche commune, ayant subi une faible pression sélective des éleveurs, il peut être utile de comparer les chants et les extraits de chants de diverses souches, incluant la souche sauvage. Ultérieurement, il peut être intéressant de comparer les préférences des femelles de diverses souches aux mêmes stimuli.

3) Les comportements compulsifs le plus souvent observés chez les individus d'espèces sauvages mis en cage seront rares chez cette souche. Ils ne masqueront donc pas les préférences pour tel ou tel stimulus ou n'empêcheront pas leur traduction comportementale.

4) Cette espèce produit des chants complexes, chaque mâle ayant un répertoire de syllabes important (20 à 50 types de syllabes), susceptible de délivrer des messages divers, intersexuels et intrasexuels: ces messages restent à décrypter. De plus, la variété importante des répertoires syllabiques est susceptible de refléter une variété importante de limitations motrices et perceptives sur lesquelles la sélection sexuelle pourrait avoir opéré, comme cela est suggéré chez d'autres espèces d'oiseaux chanteurs (voir Suthers & Goller 1997 pour une revue de question complète).

5) L'espèce est dite 'open-ended learner', c'est-à-dire espèce pouvant changer son répertoire d'une année à l'autre, en fonction de l'exposition à différents modèles. Cette plasticité

comportementale étant à relier à une plasticité neuronale remarquable (Nottebohm & Nottebohm 1978, Nottebohm et al. 1979, Nottebohm 1980) en fait un modèle de choix pour étudier l'influence déterminante ou accessoire de certaines relations sociales et des processus cognitifs mis en jeu.

6) Les données neuroanatomiques, neuro-physiologiques et neuro-endocrines sur les zones cérébrales impliquées dans le chant chez les deux sexes se sont multipliées depuis le milieu des années 1970. Ces données font de ce modèle d'oiseau un des plus prisés des neurophysiologistes (DeVoogd 1986, Clower et al. 1989, Gahr et al. 1993, Gahr 1994, Margoliash et al. 1994). Mais l'articulation avec les données comportementales fait défaut.

7) Le mode de phonation des canaris a été étudié récemment en détail chez le mâle et est en cours d'étude chez la femelle, en relation avec des indices physiques et anatomo-physiologiques précis (par ex.: Electro-myographies, évolution de la pression d'air dans l'appareil respiratoire, mécanique de l'appareil phonatoire.....Hartley & Suthers 1989, Hartley 1990, Hartley & Suthers 1990, Hartley et al. 1997). Cependant, dans ce cas aussi, l'articulation avec les données comportementales fait encore défaut.

8) Les jeunes de cette espèce domestiquée peuvent être aisément placés dès leur naissance (et même avant) en conditions acoustiques contrôlées, tout en respectant l'éthique en expérimentation animale. Ceci permet l'étude de processus ontogénétiques influençant les préférences que l'individu exprimera à l'âge adulte.

---

**Avec un recul de neuf ans, ce modèle apparaît, comme pressenti, parfaitement justifié et original pour l'étude des préférences sexuelles chez les oiseaux chanteurs.**

L'utilisation du modèle canari domestique femelle nous a permis de beaucoup progresser sur cet axe des préférences acoustiques, en quelques années. Les travaux publiés et présentés en détail ici, ainsi que d'autres travaux menés plus récemment sur cet axe et sur l'axe 'Mécanismes nerveux des préférences acoustiques', ont démontré que ce modèle animal était un modèle de choix pour cerner à l'intérieur des chants les productions vocales ayant une forte valeur sexuelle et les substrats neuronaux impliqués dans les discriminations chez le récepteur.

Grâce à notre progression sur ce modèle, de nouvelles collaborations peuvent être envisagées afin de tester la validité de certaines de nos observations chez d'autres espèces d'oscines.

---



---

## 2) *MATERIEL ET METHODES*

---

J'en présenterai ici succinctement les grandes lignes, sachant que les protocoles expérimentaux sont détaillés avec précision dans chacun des articles du dossier scientifique annexé. En exergue, je désire attirer l'attention du lecteur sur deux apports qui se sont révélés décisifs pour la progression méthodologique de cette recherche.

### *Nouveaux apports techniques et méthodologiques*

Deux facteurs ont été essentiels pour la progression de notre étude des préférences acoustiques: 1) **l'évolution et la vulgarisation de la numérisation de son sur ordinateur** et 2) **la découverte de nouvelles méthodes de test des sujets.**

1) Les logiciels de numérisation de son sur ordinateur, d'analyse et de traitement du son numérisé, ont beaucoup évolué à partir de la fin des années 1980. Leurs coûts ainsi que celui du hardware ont beaucoup diminué. De plus, les capacités d'affichage sur écran ont été accrues. Les conditions étaient donc réunies pour faciliter la création en routine de 'chimères' de chants et de les soumettre au verdict des femelles afin de cerner les valeurs sexuelles différentielles de parties de chant dûment sélectionnées. Certaines de ces 'chimères' (les 'chants hybrides', cf infra) avaient déjà été créées grâce à des techniques similaires par d'autres expérimentateurs chez d'autres espèces durant les années 1970 et 1980. Cependant les objectifs de ces auteurs étaient, le plus souvent, de tester les réponses territoriales des mâles à l'écoute de ces chimères et non les réponses des femelles. Notre approche s'est bien vite révélée prometteuse. Elle nous a permis de disséquer rapidement les chants complexes de canaris et de découvrir, dès 1993, quelles phrases, puis quels types de syllabes véhiculaient des messages sexuels. Il convient de remercier ici vivement **Jean Pierre Richard**, concepteur (et généreux donateur) du premier logiciel que nous avons utilisé (Richard, 1991) et grâce auquel nous avons effectué nos premières découvertes.

2) Parallèlement, nos observations quotidiennes et surtout celles de deux de nos collaborateurs, **L. Nagle** et **G. Leboucher**, nous ont permis de tester les femelles dans des conditions expérimentales plus simples, en cessant d'employer des méthodes invasives (implantation hormonale). En effet, nous avons sous-estimé un intérêt important de cette espèce domestique: elle peut nidifier et pondre en captivité, les conditions (de luminosité, notamment) pouvant être contrôlées. La réceptivité aux stimuli acoustiques peut donc être évaluée tout au long du cycle reproducteur en reconstituant des conditions semi-naturelles et certaines périodes de ce cycle peuvent être exploitées pour observer les réponses sexuelles (Nagle et al. 1993, Leboucher et al. 1994). Ce sont ces nouvelles conditions expérimentales que nous adoptons, en routine, depuis. Elles permettent une bonne anticipation du décours temporel de la réceptivité sexuelle naturelle des femelles, donc une rationalisation des observations ainsi qu'une meilleure adéquation à l'éthique requise en expérimentation animale. Ces conditions expérimentales, moins contraignantes pour les sujets, comme pour les expérimentateurs, nous ont permis d'envisager des protocoles plus lourds, mais plus hardis et d'obtenir des résultats originaux qui ne pouvaient être acquis en appliquant la méthode traditionnelle d'implantation.

## Sujets expérimentaux et conditions d'élevage

Toutes les femelles utilisées à titre de sujets expérimentaux sont des femelles adultes canaris domestiques **de souche commune** (*Serinus canaria*). Pour chaque expérience, 8 à 12 femelles sont généralement observées. La taille de cet échantillon permet l'application de tests statistiques non paramétriques avec une bonne fiabilité. En 1990 et 1991, les femelles étaient acquises chez des éleveurs et rassemblées dans des volières du laboratoire où elles étaient soumises à la lumière du jour. Ces conditions d'élevage en période hivernale et printanière étaient un préalable adapté aux conditions expérimentales appliquées à l'époque (déclenchement des comportements sexuels hormono-dépendants par implantation d'oestradiol, cf infra). Depuis 1992, les femelles proviennent pour la plupart de notre élevage dont les conditions sont contrôlées. Elles sont soumises durant environ 3,5 mois à une photopériode de jours courts (9h de lumière / 15h d'obscurité) et à une température de 18° à 20°. Ces conditions préalables sont requises pour obtenir des réponses sexuelles spontanées lors de la phase expérimentale (Leboucher et al. 1994).

## Conditions expérimentales

Afin de rendre les femelles réceptives aux chants de mâles, nous utilisons en 1990 et 1991 une technique d'implantation hormonale éprouvée chez différentes espèces sauvages (pour plus de détails voir dans le dossier Kreutzer & Vallet, 1991; Vallet et al. 1992). L'opération est bénigne et ne présente pas de risque majeur pour la santé et la survie de l'oiseau. Après implantation des sujets, ceux-ci étaient placés individuellement dans des caissons d'isolement acoustique et les premiers tests avaient lieu quelques jours plus tard. Dans ces conditions 'standard', les femelles étaient pourvues de nourriture (graines, pâtée vitaminée), d'eau, de vitamines solubles si nécessaire et de sable. Leur cage ne présentait pas d'équipements destinés à leur permettre d'ébaucher et a fortiori de construire un nid. Ce type d'équipement n'était jamais expressément mentionné par les auteurs travaillant sur ce sujet. Or, dès nos premières observations, environ une à deux semaines après implantation, M. Kreutzer et moi-même avons noté chez les femelles l'apparition de comportements de construction de nid (transport de matériaux divers, arrachage 'forcené' de bandes de papier en fond de cage, hyperactivité locomotrice avec focalisation sur certaines zones de la cage, installation dans la mangeoire liée à un comportement de couvaison.....). Ces comportements étaient récurrents et s'exprimaient surtout durant une période précédant le pic de réactivité sexuelle aux chants diffusés dans le caisson. Les mêmes observations ont été faites, de nouveau, par L. Nagle, alors étudiant en 3ème cycle et par G. Leboucher. L'observation attentive de ces comportements a donc été à l'origine de deux nouvelles méthodes de test mises au point dès 1992 dans notre laboratoire (cf supra).

- **La première méthode (Nagle et al., 1993-voir dossier)** consiste à apparier durant quelques jours chaque femelle sujet d'expérimentation, puis de la laisser seule pondre, couvrir et nourrir ses petits. Diverses observations ont pu démontrer que, durant la couvaison et le début de l'élevage, les femelles ne sont pas réceptives aux chants de mâles diffusés périodiquement dans leurs cages. Par contre, lorsque l'aîné des oisillons atteint l'âge de 20 jours environ, les mêmes femelles deviennent très réceptives aux chants diffusés et

répondent sélectivement à certains chants par des postures sexuelles. C'est donc à partir de cette nouvelle phase du cycle reproducteur que les femelles sont testées. Ce protocole a été utilisé en routine durant 2 ans et s'est révélé très efficace (Kreutzer et al. 1994, Vallet & Kreutzer 1995). Mais les nécessités d'élevage des petits par la mère limitent le nombre d'observations quotidiennes. En effet, pour obtenir des données fiables sur les préférences acoustiques des femelles, nous devons séparer celles-ci de leurs petits et les placer dans des conditions d'isolement acoustique.

- **Une seconde méthode, mise au point par G. Leboucher (Leboucher et al. 1994)** nous a donc paru plus souple et plus généralisable. C'est cette méthode que nous utilisons le plus communément depuis 1994. Elle consiste à placer brutalement les femelles préalablement élevées en jours courts, dans des conditions contrôlées de jours longs (généralement 15h de lumière / 9h d'obscurité): En provoquant cette rupture nette des conditions lumineuses, l'expérimentateur induit une entrée synchronisée des femelles en reproduction. Ceci est accompagné d'une stimulation de la sécrétion d'hormones et de l'expression des comportements hormono-dépendants. Le premier de ces comportements aisément observable quelques jours après installation des femelles est le **comportement de construction du nid**. Les femelles sont donc placées seules en cages individuelles munies d'une coupe en osier et de matériel pour la garniture du nid (charpie de coton: fibres d'environ 5 cm de long, fibres de coco). Ces cages sont elles-mêmes installées directement dans les caissons d'isolement acoustique où ces femelles seront testées durant environ 3 semaines. Cette méthode permet d'obtenir très rapidement (dans les 3 jours pour certaines femelles) des réponses sexuelles aux chants qui sont régulièrement diffusés dans les caissons et de ne pas manipuler fréquemment les oiseaux pour les déplacer. Grâce à cette méthode, le **décours temporel de la réactivité sexuelle a pu être étudié précisément dans divers cadres expérimentaux**: la réactivité des femelles croît en fin de construction du nid et cette réactivité est maximale juste avant la ponte du premier oeuf. Elle décroît ensuite jusqu'à la ponte du dernier oeuf, pour disparaître totalement durant la couvaison. Cette connaissance du décours temporel de réactivité spontanée nous a permis d'ajuster la période des tests à la phase de réceptivité et donc d'augmenter le 'turn-over' des femelles sans aucun préjudice à la fiabilité des résultats et à l'éthique en expérimentation animale.

### *Sessions-tests, signaux acoustiques employés et Observations comportementales*

Lors de chaque session-test (une ou deux par jour, selon le protocole), des **séries de séquences acoustiques** (chants ou extraits de chants) sont diffusées à chaque femelle dans le caisson hermétiquement fermé, via de petites enceintes acoustiques et un observateur posté dans le noir observe les réactions de l'oiseau. Ces séries de séquences acoustiques sont appelées '**song bouts**' par les anglo-saxons et ce terme est systématiquement employé dans nos publications. Le nombre de séries soumis pour comparaison à chaque femelle lors de chaque session-test dépend du protocole. Il est compris entre 2 et 6. Nous n'avons pas soumis plus de 6 séries de séquences par session-test, car des processus d'habituation étaient apparus lors d'essais préalables, affectant les réponses sexuelles aux dernières séries présentées lors de chaque session.

Ces séries de séquences acoustiques sont en règle générale basées sur la répétition monotone du même signal (par exemple un chant complet ou une phrase particulière du chant). Une seule exception à cette règle est illustrée dans Kreutzer et al 1994 (voir dossier). Dans tous les cas, chaque occurrence du signal acoustique est séparée de la suivante par un silence permettant le développement de la réponse comportementale (plusieurs secondes). Cette précaution est indispensable pour l'attribution d'une réponse sexuelle à une séquence donnée.

Très tôt, il s'est révélé fondamental d'étudier les valeurs sexuelles de différentes parties des chants complexes de cette espèce (Kreutzer et al. 1992). Afin de comparer des chants de même durée aux contenus phonologiques maîtrisés, nous avons fait appel à une technique déjà utilisée précédemment chez des espèces sauvages, **la technique des chants hybrides** ('hybrid songs' ou 'song hybrids' des anglo-saxons- voir Spitler- Nabors & Baker 1987, Horning et al. 1993 pour plus de détails). Les chants hybrides que nous avons créés sur ordinateur sont constitués d'un extrait de chant de canari dûment sélectionné, suivi de la répétition monotone d'une note de verdier (*Carduelis chloris*). Les raisons présidant au choix de ce motif hétérospécifique et, plus généralement, à la construction sur ordinateur de ces chants hybrides sont présentées en détail dans les chapitres 'Matériel et Méthodes' ('experimental songs') de Kreutzer et al. 1992 et de Vallet et al. 1998 (voir dossier). Cette technique a rapidement fait ses preuves et nous l'avons utilisée fréquemment depuis 1993. Vallet & Kreutzer 1995 ainsi que Vallet et al. 1996 (voir dossier) donnent des illustrations de l'intérêt de cette technique pour cerner les valeurs intrinsèques de certaines phrases (c'est-à-dire les valeurs indépendantes de la position sérielle de la phrase dans le chant et de son contexte acoustique).

Quelque soit le type de séquence acoustique soumis (chant complet ou chant hybride), la valeur de ce signal est testée durant toute la période de réceptivité de chaque femelle (2 à 3 semaines-cf supra) par deux observateurs en alternance. Chaque série de séquences est testée une seule fois par session et l'ordre de diffusion des séries est choisi de manière aléatoire afin de neutraliser les effets sériels susceptibles d'apparaître au cours de la session. Le seul indice comportemental qui retient l'attention de l'observateur est la posture de sollicitation à l'accouplement ('CSD'). Comme nous l'avons vu plus haut, ce comportement est un indicateur très fiable des préférences sexuelles des femelles car il est directement impliqué dans l'appariement et la fécondation. Durant chaque session-test, le nombre total de réponses sexuelles est relevé, pour chaque série de séquences acoustiques (chaque 'song bout'). Le cumul de réponses sexuelles sur la totalité de la période de réceptivité pour une série donnée est comparé au cumul obtenu pour chacune des autres séries en appliquant des tests non paramétriques.

---

### 3) *QUESTIONS POSEES, PARCOURS EXPERIMENTAL* *et RESULTATS SCIENTIFIQUES MAJEURS*

---

#### 3-1) PREMIERE PERIODE EXPERIMENTALE (1990-1993)

La première question posée était celle des auteurs traitant de la communication intersexuelle dans les années 1980: les femelles sont-elles capables de discriminations entre les chants de leur espèce et des chants hétérospécifiques? De plus, chez cette espèce domestiquée aux différentes souches ayant plus ou moins subi la pression des éleveurs, il paraissait opportun de tester les préférences des femelles pour les chants homospécifiques de diverses origines. Les **premiers travaux** ont donc été basés sur la présentation de **chants naturels** hétérospécifiques, d'une part et homospécifiques de différentes souches, d'autre part (Kreutzer & Vallet 1991-voir dossier, pp 1-11). Ces travaux ont permis de retrouver chez cette espèce ce qui avait été observé chez les femelles de diverses autres espèces d'oiseaux chanteurs, à savoir de nettes facultés de discrimination entre différents types de chants. Mais le protocole utilisé a permis de démontrer que les femelles canaris ne catégorisent pas les chants de manière très dichotomique, comme on aurait pu le supposer au préalable: chants homospécifiques (les plus appréciés) versus hétérospécifiques (les moins appréciés). Elles montrent des préférences marquées pour les chants de certaines souches (Commune-leur souche- et Border) et répondent de manière similaire à des chants hétérospécifiques et à des chants d'autres souches (Sauvage et Harz). Ceci suggérait que les paramètres des chants déclenchant les réponses sexuelles n'avaient pas prioritairement une fonction de reconnaissance spécifique et que ces paramètres n'étaient rassemblés que dans les chants de certaines souches.

Des critères essentiels permettent de distinguer les chants homospécifiques les moins appréciés des chants homospécifiques les plus appréciés (voir dans le dossier Kreutzer & Vallet 1991, pp 5-6). Ce sont des critères de **segmentation du chant** (durée des phrases et présence de trilles, en particulier) et des critères **phonologiques** (forme et durée des syllabes, bande de fréquence exploitée, absence ou forte modulation de fréquence en particulier). Ces critères avaient été soulignés par Hans-Rudolf Güttinger et ses collaborateurs (Güttinger et al. 1978, Güttinger 1985) lors de leurs études descriptives comparatives des chants de canaris. Les valeurs fonctionnelles de ces critères restaient à démontrer. **Ce sont ces valeurs fonctionnelles de la segmentation du chant et de la phonologie que nous avons testées** en utilisant le traitement de son sur ordinateur. Deux expérimentations (Vallet et al. 1992-voir dossier, pp 12-24) ont permis de démontrer que chacun de ces deux paramètres avait bien une influence significative sur les réponses des femelles. Les phonologies et segmentations des souches Commune et Border étaient clairement préférées aux phonologies et segmentations des souches Harz et Sauvage. Nous retrouvions dans chaque cadre expérimental la catégorisation des femelles observée précédemment à partir des chants naturels. Une mention particulière pour la souche Harz (souche sélectionnée par les éleveurs pour son chant): sa phonologie utilisée dans un chant créé sur ordinateur s'est révélée très peu attractive. Ce résultat suggérait donc que la pression sélective des éleveurs sur la base de critères esthétiques humains tendait à éliminer des éléments phonologiques très appréciés par les femelles d'une souche

n'ayant pas subi cette pression sélective humaine. Nos travaux ultérieurs nous en ont apporté la confirmation.

Dès les premières observations des réponses comportementales lors de nos trois premières expérimentations, un élément s'est avéré récurrent: les femelles répondaient très tôt après le début des chants (en général 5s après le début de la diffusion). Or, les chants préférés par les femelles, qu'ils soient naturels ou créés sur ordinateur, étaient des chants longs (environ 10s) et complexes. Cette prise de décision rapide suggérait donc que l'information nécessaire et suffisante était concentrée en introduction du chant. Cela ne remettait pas en cause l'influence des deux paramètres segmentation et phonologie, mais soulignait que ces deux paramètres pouvaient être évalués à partir de courts extraits du chant. Cette observation est à l'origine de la **première expérimentation basée sur l'emploi de chants hybrides** (Kreutzer et al. 1992-voir dossier pp 25-28). Cette expérimentation a permis, d'une part, de retrouver la faible valeur sexuelle de motifs hétérospécifiques et de démontrer que trois courtes phrases de canari commun en début de chant hybride avaient une forte valeur sexuelle, comparable à celle d'un chant naturel long et complexe. Ces données allaient dans le sens de certains auteurs qui suggéraient que l'attention des récepteurs de chaque sexe pouvait se focaliser sur certaines caractéristiques des chants et non sur d'autres (West et al. 1981, Baker 1983, Nelson 1988 & 1989, Searcy & Brenowitz 1988, Dabelsteen & Pedersen 1993). Cependant elles ne paraissaient pas compatibles avec les faits observés chez différentes espèces émettant des chants complexes. En effet, chez la plupart des espèces de ce type étudiées à ce jour, les préférences des femelles pour des mâles ayant des répertoires syllabiques étendus étaient avérées (par ex. Catchpole et al. 1986, Adret-Hausberger & Jenkins 1988, Mountjoy & Lemon 1991, Eens et al. 1993). Chez le canari, plus précisément chez la souche *Wasserschläger*, Nottebohm & Nottebohm (1978) avaient démontré que les préférences des femelles allaient vers les larges répertoires syllabiques, apanage des mâles âgés. Comment concilier ces interprétations apparemment divergentes?

A cette étape de nos recherches, Searcy (1992b) publie un article démontrant que chez plusieurs espèces, y compris chez une espèce n'ayant qu'un type de chant à son répertoire ('Common Grackle', *Quiscalus quiscula*), les femelles sont sensibles à la diversité syllabique et l'expriment par leurs CSD. **Le paradigme utilisé par Searcy est un paradigme bien connu d'habituation/déshabituation.** Les résultats de ces travaux amènent Searcy à postuler que les femelles d'oiseaux chanteurs sont particulièrement sensibles à des répertoires complexes et que cette sensibilité est sous-tendue par un '**biais sensoriel**' (pour plus de détails sur cette notion, voir le chapitre 'interprétations', infra). Toutes nos observations (non publiées à cette époque) nous permettaient de confirmer l'existence de processus d'habituation assez rapides chez les femelles lors des diffusions des séries monotones de chants. Cependant, nous n'avons pas utilisé le paradigme d'habituation/déshabituation pour démontrer la sensibilité sexuelle des femelles à la diversité. Ce fut bientôt chose faite (Kreutzer et al. 1994-voir dossier pp. 31-43), dans une perspective différente de celle de Searcy. En effet, nous avons aussi acquis la certitude que certaines séquences bipartites (constituées de deux phrases distinctes) des chants de canari avaient une forte ou faible valeur sexuelle intrinsèque et que ces valeurs différentielles devaient aussi être testées. Les expérimentations publiées en 1994 ont donc visé à cerner, dans un premier temps, **les valeurs sexuelles de différentes séquences bipartites des chants de canari commun** et, dans un second temps, **l'influence de séries diversifiées de séquences sur le décours de la réponse sexuelle.** Nous avons pu ainsi démontrer que des séquences bipartites extraites des chants de canaris commun

pouvaient avoir des valeurs sexuelles très différentes (voir dossier pp. 34 & 36). La valeur sexuelle des séquences n'apparaissait pas intimement liée à la région du chant où ces séquences avaient été extraites. Ainsi, la rapidité de réponse observée chez les femelles pouvait être attribuée, non à un effet d'introduction du chant, comme suggéré dans Kreutzer et al. 1992, mais à la présence en début de chant de séquences aux paramètres acoustiques bien particuliers. Quant à l'influence du séquençage temporel de ces extraits de chants, elle ne s'exerce pas systématiquement dans le sens proposé par Searcy. En effet, lorsqu'une série monotone de séquences bipartites à faible valeur sexuelle suit une série de séquences à forte valeur, aucune déshabitude ne se manifeste (voir dossier p. 38). Bien entendu, ceci n'est pas lié à un déficit de discrimination de la part du récepteur puisque l'inversion du séquençage temporel génère une déshabitude. Tout se passe donc comme si l'intérêt sexuel porté par les femelles aux chants de canaris n'était pas fondamentalement basé sur la diversité des séquences du répertoire, quelque soient ces séquences (donc, a fortiori, sur la taille du répertoire syllabique), mais focalisé sur la valeur sexuelle intrinsèque des diverses composantes du chant.

Ceci signifiait que certains chants de canaris commun devaient avoir des valeurs sexuelles inférieures à d'autres chants si certaines séquences en étaient absentes et que l'absence ou la présence de certaines composantes pouvaient être des marqueurs individuels très pertinents. Les valeurs sexuelles différentielles des chants de cette souche étaient déjà vérifiées dans notre laboratoire par Laurent Nagle au cours de ses premières expérimentations (Nagle & Kreutzer 1997a,b). Ces données acquises en parallèle à nos travaux nous ont permis d'affiner notre démarche expérimentale (cf infra).

Les facultés de discrimination des femelles s'avéraient donc particulièrement subtiles, mais nous les testions dans des conditions bien particulières, en milieu appauvri. Qu'en était-il en situation de 'cocktail party', situation de chants en chœur très fréquemment observée dans les volières et, bien entendu, à l'aube en milieu naturel? On sait depuis peu que des mâles oscines, dans ce type de conditions, sont capables de discerner des chants émis simultanément, comme un individu humain est capable de suivre certaines conversations dans le brouhaha créé par des centaines d'invités à un cocktail. Une expérimentation menée sur des femelles canaris implantées démontre que ce type de situation n'est pas un handicap et suggère même que les femelles sont particulièrement stimulées lorsque deux chants sont émis simultanément (Nagle et al. 1997, voir dossier pp 68-70). Il restera à démontrer si les femelles, elles aussi, extraient rapidement des informations pertinentes dans le 'brouhaha' ou si le chant en chœur par sa stimulation globale de l'attention et de la réceptivité sexuelle est simplement une bonne préparation à des communications inter-sexuelles individualisées.

---

***Au vu des résultats de cette première période expérimentale (1990 à 1993), les tendances suivantes se dégagent:***

- La méthode du 'Display Assay' était adaptée aux femelles de canari domestique commun. Les modifications apportées à cette méthode dans notre laboratoire permettaient dorénavant de tester les femelles canaris en routine sans implantation hormonale préalable.
  - Ces femelles montraient des préférences marquées pour certains types de chants. Cependant, ces préférences n'étaient vraisemblablement pas liées au premier chef à des 'marqueurs spécifiques' des chants ni à la taille des répertoires syllabiques.
-

- 
- Deux paramètres des chants étaient clairement influents: **la segmentation et la phonologie**. Cependant, il suffisait que ces paramètres soient évalués à partir de courtes séquences du chant (deux à trois phrases) peu représentatives de la structure générale de ce chant. Ces séquences, lorsqu'elles étaient émises, l'étaient plus probablement dès le début de chant, ce qui n'excluait nullement leur émission ultérieure.
  - Les préférences sexuelles des femelles étaient donc liées à des paramètres discrets des chants ayant une valeur intrinsèque, alors que d'autres paramètres ne possédaient pas cette valeur.
  - L'effet de 'cocktail party' était plutôt favorable à l'expression des préférences sexuelles.
  - Il convenait donc de déterminer avec plus de précisions les supports d'information sur lesquels les femelles se focalisaient et de comprendre pourquoi les femelles de cette espèce privilégiaient ce type de support.
-



### **3-2) DEUXIEME PERIODE EXPERIMENTALE (1993-1997)**

Au printemps 1993, M. Kreutzer et moi-même avons mis au point un protocole expérimental original nous permettant de cerner sur ordinateur le moment précis de la prise de posture en coordination étroite avec le signal émis dans le caisson d'isolement acoustique. Le détail de ce protocole appliqué durant deux expérimentations est présenté en 'matériel et méthodes' de Vallet & Kreutzer 1995 (voir dossier pp.45-47). Deux répertoires complets de mâles élevés dans notre laboratoire ont été étudiés et j'ai comparé les phrases de ces répertoires avec les phrases des chants et des séquences employés auparavant pour tester les femelles. Ceci m'a amené à sélectionner 6 phrases fréquemment émises par l'un des deux mâles, selon une syntaxe assez rigide. Ces phrases ont été arbitrairement appelées A, B, C, D, E & F. A partir de ces phrases nous avons créé sur ordinateur des chants de même durée en faisant varier les positions sérielles des phrases dans le chant ainsi que le contexte immédiat de chaque phrase (pour plus de détails, voir dossier pp. 46-47).

Nous avons ainsi pu démontrer que certaines phrases avaient une forte valeur sexuelle (A & F), quelque soit leur position sérielle et leur contexte immédiat, alors que les autres phrases n'avaient qu'une faible valeur sexuelle. Ces données ont été pleinement confirmées grâce à l'utilisation de chants hybrides (Vallet & Kreutzer 1995, 3ème expérimentation, dossier pp. 48-49) permettant à leur tour d'établir clairement la valeur intrinsèque de chaque phrase. Cette démonstration de la valeur intrinsèque de phrases particulières chez un oiseau chanteur était une première, exception faite des travaux de King & West (1983) et West et al. (1981) sur les valeurs sexuelles de 'note clusters' (séries hétérogènes de courtes notes) chez le Vacher à tête brune ('Cowbird', *Molothrus ater*).

Les deux types de phrases A et F sont de structures très proches (cf Vallet & Kreutzer 1995, Fig. 1, dossier p. 46): elles sont toutes deux constituées d'éléments acoustiques brefs répétés quasiment à l'identique 17 fois par seconde. Une étude plus détaillée de ces éléments acoustiques permet de différencier nettement les deux phrases (cf Vallet et al. 1998, Fig. 1: séries de syllabes A1 et F, dossier p. 74): tandis que la phrase F est constituée de notes simples à modulation de fréquence de forte pente dans une gamme de 1 à 3 kHz, la phrase A est basée sur des syllabes complexes, en l'occurrence bipartites: chaque syllabe est formée de deux notes fortement modulées en fréquence et situées dans deux bandes de fréquences distinctes. La première note de A est située dans une bande de 3,7-5,8 kHz et sa durée est très brève (moins de 10ms), la seconde note est située dans une bande plus médiane (1-3,5 kHz: bande similaire à celle de F) et sa durée est plus longue (environ 20 ms). Ces deux phrases peuvent être appelées 'Trilles', compte tenu de leur structure basée sur la répétition rapide du même motif acoustique très bref.

Les trilles de type F avaient déjà été très fréquemment observés dans les répertoires de canaris adultes (Güttinger et al. 1978). L'étude descriptive détaillée de plusieurs dizaines de répertoires de mâles dans notre laboratoire, durant ces quatre dernières années, nous en a apporté la confirmation (I. Beme, L. Lusianti-fitri, L. Kiosseva, F. Halle, données soumises ou non publiées). Par contre, les trilles formés de syllabes complexes (de type A) sont beaucoup moins fréquents. Certains mâles n'en produisent jamais, quelque soit leur âge. Or, ce sont justement ces trilles A qui génèrent le plus de réponses sexuelles chez les femelles. Ceci a pu être vérifié dans les trois cadres expérimentaux utilisés (Vallet & Kreutzer 1995, dossier p. 48).

La découverte de ces trilles 'sexy' des chants de mâles canaris adultes suggérait donc que ce type de phrases présentait les paramètres essentiels à la manifestation des préférences

sexuelles des femelles. Ces paramètres étaient susceptibles d'apporter plusieurs informations aux femelles: 1) une information sur le sexe de l'émetteur; 2) une information sur son statut reproducteur; 3) des informations sur ses qualités individuelles.

---

**Trois axes de recherche** ont donc été développés pour valider l'existence de ces trois catégories d'information et mieux comprendre leur encodage au niveau des trilles.

---

• **Premier axe (sexe de l'émetteur):**

les travaux ont été menés en collaboration avec le Max Planck Institut de Seewiesen (Allemagne). Les comparaisons des valeurs fonctionnelles de chants de femelles placées ou non sous implantation d'hormone mâle (testostérone) nous ont permis de démontrer que la valeur sexuelle des chants était clairement hormono-dépendante, même si la variabilité inter-individuelle chez les productions acoustiques de femelles traitées est importante (voir Vallet et al. 1996, dossier pp. 56-67). En extrayant une phrase de type F de chacun des trois chants les plus réactogènes et en soumettant ces trois phrases à des femelles réceptives, nous avons confirmé la valeur sexuelle intrinsèque importante de deux de ces trilles. La comparaison de ces deux trilles avec le troisième trille faiblement réactogène permet, de plus, de souligner la valeur du paramètre 'largeur de bande de fréquence exploitée' déjà suggérée par nos travaux précédents portant sur les mâles adultes (cf Vallet et al. 1996, Fig 2, p.61 et Fig. 4, p.63). Cependant nous n'avons pas trouvé dans les chants de femelles, qu'ils soient émis spontanément ou sous testostérone, les trilles formés de syllabes complexes de type A (plus de 10 répertoires ont été étudiés). Nous avons donc suggéré en discussion de cet article que les femelles, même traitées, pouvaient présenter des limitations (motrices, par ex.) à la production de ces syllabes complexes.

**Rébecca Hartley**, spécialiste de la production vocale chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs et en particulier chez le canari a, depuis, étudié 10 répertoires de femelles canaris sous testostérone et, en tout, 100 types de phrases différentes (Hartley et al. 1997). Elle m'a transmis des données non encore publiées: parmi ces 100 différentes phrases, 4 sont basées sur des syllabes complexes émises en trilles rapides (>15/s). Donc, même si ces données sont à prendre avec précaution, compte tenu de la taille de l'échantillon, les observations de R. Hartley tendent à corroborer les nôtres: les phrases de type A sont émises très rarement par les femelles canaris (dans moins de 5% des cas de production vocale). Ce trait phénotypique est donc certainement un caractère sexuel secondaire, que les femelles utilisent pour détecter 'à coup sûr' le sexe de l'émetteur. Ceci expliquerait la focalisation des femelles sur ce type de phrase.

Cependant, nos données démontrent aussi que l'émission de phrases A n'est pas indispensable pour la manifestation de préférences sexuelles. L'émission de trilles de type F et, plus généralement, une organisation temporelle des éléments et des phrases sont susceptibles d'apporter des informations conséquentes aux femelles. Une comparaison détaillée des chants de femelles canaris, spontanés et induits par la testostérone, avait démontré (Pesch & Güttinger 1985) que deux paramètres du chant étaient significativement modifiés par l'apport hormonal: le débit syllabique (couramment appelé aussi 'tempo') et la variabilité de la modulation de fréquence (FM) des syllabes au sein des phrases. Chez les femelles implantées, le tempo est accéléré et la variabilité de la FM diminue très nettement. Ces observations

concernant la structure des chants de femelles trouvent leur écho fonctionnel, à la faveur de nos expérimentations. Les trois chants de femelles traitées les plus réactogènes (FT1, FT2 & FT3, dossier p. 59) sont clairement les chants les plus structurés parmi tous les chants présentés. Dans ces chants, les trilles basés sur la répétition stéréotypée de syllabes brèves et modulées en fréquence apparaissent toujours nettement et la segmentation du chant en phrases bien distinctes est caractéristique. Nous retrouvons ici ce dernier paramètre dont l'influence avait été précédemment démontrée chez les chants de mâles adultes (Vallet et al. 1992).

Cette organisation 'rigide' hormono-dépendante des éléments et des phrases contraste avec l'organisation plus souple des chants spontanés. L'organisation plus souple de type 'femelle spontané' est aussi observée chez les mâles canaris durant les six à sept premiers mois de leur vie, quelque soient leurs conditions d'élevage (on parle alors de 'subsongs' et de 'plastic songs' et ceci est très généralisable aux oscines juvéniles). On retrouve aussi cette organisation souple dans les chants d'automne des mâles canaris adultes, hors période de reproduction.

- **Second axe (statut reproducteur):**

Il convenait donc de vérifier, chez cette espèce, si des types d'organisations 'souples' et 'rigides' des chants autres que ceux des femelles pouvaient, per se, transmettre une information fiable sur l'état de préparation hormonale de l'émetteur. Nous nous sommes adressés, cette fois, uniquement aux émetteurs du sexe mâle et avons comparé différentes étapes ontogénétiques du chant chez deux individus (Kreutzer et al. 1996, dossier pp. 52-55).

On sait depuis longtemps que chez les oiseaux chanteurs l'apprentissage du chant revêt une grande importance dès les premières semaines de la vie et en particulier durant la première année et ceci, bien sûr, est retrouvé chez les canaris (Nagle & Kreutzer 1997). Il n'en demeure pas moins que, chez cette espèce comme chez d'autres oscines, certains paramètres du chant, comme l'organisation en phrases distinctes (la segmentation) et la répétition à l'identique de syllabes à l'intérieur de chaque phrase, ne paraissent pas strictement soumises à l'apprentissage. Ce sont des observations faites sur des juvéniles et des sub-adultes élevés très tôt en isolement acoustique ou rendus sourds à un âge précoce qui ont permis de le démontrer (Güttinger 1979, 1981).

Un phénomène appelé '**auto-différentiation**' ('self-differenciation') peut expliquer l'apparition progressive de paramètres spécifiques du chant d'adulte chez les jeunes passant du chant plastique ('plastic song') dont la structure générale est très souple au chant cristallisé ('crystallized song') dont la structure est beaucoup plus rigide. On sait depuis peu que cette 'auto-différentiation' est intimement liée chez plusieurs espèces à la maturation des commandes motrices de différentes zones du tractus vocal (Suthers & Goller 1997, Podos 1996). Cependant il est aussi démontré chez certaines espèces que ce seul changement de structure générale n'est pas synonyme de changement fonctionnel. En effet, les femelles soumises à des chants de mâles élevés très jeunes en isolement acoustique total (mâles 'Kaspar Hauser') sont rarement aussi sensibles aux chants 'auto-différenciés' de ces mâles qu'aux chants appris auprès d'un tuteur vivant ou à partir de chants enregistrés. Une exception: le vacher à tête brune (King & West 1977). Cependant, les données acquises chez cette espèce sont à prendre avec précaution, sachant qu'elle est, comme le coucou, parasite des nids.

Pour évaluer l'apport fonctionnel du changement de structure générale des chants chez le canari, nous avons donc suivi l'exemple de quelques auteurs ayant traité ce problème chez des espèces sauvages et nous avons choisi de soumettre aux femelles des chants de mâles élevés en conditions contrôlées d'isolement acoustique. Ces chants ont été sélectionnés au fil de

l'ontogénèse de chaque individu. Les résultats (Kreutzer et al. 1996, dossier p.54) démontrent que les chants cristallisés produits en isolement acoustique véhiculent une information sexuelle suffisante pour qu'ils soient assimilés à des chants d'adultes, alors que les étapes antérieures de l'ontogénèse de ces chants ne véhiculent pratiquement pas d'information sexuelle.

**Chez le canari, comme nous pouvions le suspecter, le passage d'une structure souple à une structure rigide, plus stéréotypée, sous dépendance hormonale (cf supra) apporte aux femelles une information substantielle sur le statut reproducteur de l'individu.**

Cependant, dans les deux cas de figure expérimentaux, les chants cristallisés ne génèrent pas les mêmes niveaux de réponses que le chant d'adulte élevé dans des conditions 'normales' (même si la différence n'est pas significative). Si la segmentation du chant est comparable à celle d'un chant 'normal', si des trilles de type F apparaissent dans ces chants et si des syllabes complexes sont aussi produites, nous n'avons pas trouvé de phrases à syllabes bipartites brèves émises à des tempos élevés (phrases A).

Chez ces mâles isolés précocément, comme chez les femelles, il semble que cette lacune puisse traduire un déficit que les récepteurs femelles seraient susceptibles d'interpréter rapidement. Comme nous le préconisons en discussion de notre article, il conviendrait d'acquérir un corpus de données plus conséquent sur ces chants de mâles élevés en isolement acoustique afin de vérifier si les stimulations sociales précoces ont une influence majeure sur l'émission de phrases A. Il est peu probable que des contraintes motrices intrinsèques soient en jeu chez tous les jeunes subadultes de mâles 'Kaspar Haüser' car la structure rigide de leurs chants cristallisés est bien affirmée. Ces mâles émettent avec aisance des phrases de type F à des tempos élevés (>15/s) et des syllabes complexes bien structurées à de faibles tempos (<15/s).

Des modèles de phrases 'sexy' sont donc probablement nécessaires aux mâles juvéniles (même durant une courte période de leur vie) pour qu'ils émettent correctement ce type de phrase ultérieurement. Ceci reste à démontrer. Des expérimentations menées récemment dans notre laboratoire par une étudiante en thèse, Violaine Depraz, vont dans ce sens. En effet, certains mâles élevés en caissons d'isolement acoustique durant leur première année émettent correctement des phrases A à l'âge adulte lorsque des modèles de chants incluant ce type de phrases ont été diffusés régulièrement et précocément dans ces caissons. Cet effet de l'apprentissage précoce n'exclut pas, toutefois, l'influence de limitations motrices individuelles à l'émission rapide de syllabes complexes: tous les mâles élevés dans les mêmes conditions ne produisent pas des phrases A et toutes les phrases A n'ont pas exactement la même valeur sexuelle. Ceci est l'objet de notre troisième axe.

- **Troisième axe (qualité individuelle de l'émetteur):**

**c'est cet axe qui nous paraît le plus prometteur pour les années à venir.**

Sur cet axe, nous avons déjà obtenu certains résultats probants et nous prévoyons de poursuivre les investigations en collaboration étroite avec des spécialistes de la phonation. En effet, il serait inopérant de s'intéresser aux critères de sélection des individus mâles par les femelles sans mieux comprendre les facteurs proximaux à l'oeuvre chez l'émetteur et qui conditionnent la qualité de certaines vocalisations, en particulier celles que les femelles apprécient le plus. En outre, une meilleure connaissance de divers modes de vocalisation est susceptible d'apporter un nouvel éclairage sur les répertoires individuels. Dans ces répertoires, d'autres phrases que les phrases A et F ou des types particuliers de combinaisons de phrases

véhiculent certainement des informations lors de communications intra- et intersexuelles. Ces informations restent encore à décrypter.

**Sur cet axe:**

1) j'ai continué de m'intéresser aux phrases 'sexy', en me focalisant plus particulièrement sur les syllabes constitutives de ces phrases et sur le séquençage temporel de ces syllabes.

2) j'ai orienté les travaux d'une étudiante de 3ème cycle, Lazoura Kiosseva, vers le 'contexte homospécifique' des phrases A, afin d'obtenir des informations sur les valeurs fonctionnelles des autres parties des chants de canaris.

**Ces deux orientations se sont révélées parfaitement complémentaires et les résultats acquis peuvent désormais être exploités lors d'études des répertoires de mâles sous un angle très nouveau. Je me propose de présenter successivement les deux orientations prises sur cet axe.**

### 1) Les paramètres fondamentaux de la phrase A.

Nos travaux (cf supra) avaient révélé que la structure de type A était la plus adéquate pour générer des niveaux de réponses sexuelles très élevés chez les femelles. Cependant, nous n'avions testé qu'un seul type de phrase A, extrait d'un répertoire de mâle adulte. L'étude de divers répertoires de mâles adultes par Irina Bernè en 1995 nous a permis de sélectionner différentes phrases de type A. Certaines de ces phrases ainsi que des phrases extraites des chants réactogènes de nos premières expérimentations ont été testées dans des chants hybrides, de façon à démontrer leur valeur sexuelle intrinsèque (Vallet et al. 1998, voir dossier, pp. 72-78). Tous ces trilles sont basés sur la répétition monotone d'une syllabe bipartite (comportant deux notes distinctes séparées par un silence de quelques ms). Elles ont une caractéristique commune: la deuxième note de la syllabe bipartite est rapidement modulée en fréquence (sur moins de 40ms) dans une gamme de 800 à 4000 Hz. Si la structure de cette deuxième note est peu variable, celle de la première note l'est beaucoup plus ainsi que la bande de fréquences exploitée (Fig. 1, dossier p. 74). De plus, l'articulation des deux notes et le tempo syllabique sont aussi légèrement variables.

Quelques expériences préliminaires tendaient à suggérer que les femelles plaçaient ces trilles dans une catégorie distincte de celle des trilles F, corroborant nos observations antérieures (Vallet & Kreutzer 1995). Mais les femelles étaient-elles capables de discernements à l'intérieur de la 'catégorie A'? Dans l'affirmative, leur focalisation sur ce type de trille pouvait leur apporter des informations plus subtiles que le sexe et le statut de reproducteur du mâle. La comparaison de 8 phrases de type A avec un contrôle F démontre que certaines structures phonologiques confèrent à ces trilles une valeur sexuelle très importante (valeur fonctionnelle de type A) alors que d'autres structures confèrent une valeur intermédiaire (valeur fonctionnelle de type F). **Nous ne suspicions pas une telle capacité de discrimination.**

Clairement, la structure de la première note et la bande de fréquences qu'elle exploite ne sont pas des paramètres fondamentaux. La grande variabilité des paramètres acoustiques de cette note est donc parfaitement tolérée par les femelles. Nous suggérons en discussion de l'article que le paramètre le plus discriminant est l'articulation des deux notes. En effet, les cinq phrases les plus réactogènes sont constituées de syllabes dont les deux notes se succèdent très rapidement. Le tempo syllabique joue certainement aussi un rôle: les deux phrases dont la valeur sexuelle intermédiaire est pleinement assimilable à celle de F (phrases A4 et A8, Fig. 2, dossier

p. 76) sont émises à un tempo de 16/s, tandis que toutes les autres phrases sont émises à des tempos variant de 17/s à 20/s. Donc, les deux paramètres susceptibles d'influencer fortement la réponse sexuelle sont des paramètres de séquençage temporel des structures sonores.

**Ceci tend à suggérer que les femelles sont très sensibles à la faculté de l'émetteur d'exécuter très rapidement des tâches phonatoires de très courte durée.** Ces tâches phonatoires impliquent certainement les deux parties de l'organe vocal de l'oiseau chanteur, la syrinx (cf Figure 1 p. 55). En effet, des travaux assez anciens menés chez le canari (Nottebohm & Nottebohm 1976) tendent à démontrer que les syllabes bipartites sont émises par le biais d'un phénomène étudié depuis les années 1940 chez d'autres espèces d'oscines, le phénomène de 'Deux voix' ('Two-voice' effect -cf infra pour plus de détails). Ce phénomène est dû aux ouvertures simultanées ou en alternance très rapide des deux lumières des bronches et aux vibrations consécutives dans cette région de la syrinx et dans les régions supérieures du tractus vocal. **C. H. Greenewalt**, l'un des premiers auteurs ayant décrit ce phénomène, soulignait il y a trente ans que ce type d'émission sonore était très utilisé chez des espèces virtuoses, comme les oiseaux moqueurs (1968; 1969). **R. Suthers** qui s'est intéressé lui aussi à ce phénomène, notamment chez le cardinal rouge (*Cardinalis cardinalis*), le moqueur roux ('Brown thrasher'-*Toxostoma rufum*) le moqueur chat ('Gray catbird'-*Dumetella carolensis*), le canari et le vacher à tête brune souligne (1990; 1997) que la virtuosité du canari est essentiellement basée sur sa capacité à produire des éléments brefs à des tempos élevés, alors que d'autres espèces sont plus habiles à utiliser le phénomène de 'deux voix' en simultané. Ces auteurs et d'autres spécialistes du 'deux voix' soulignent la dextérité requise chez l'émetteur pour produire ces vocalisations.

Il paraît donc vraisemblable que les femelles de diverses espèces d'oiseaux chanteurs aient intérêt à se focaliser sur des vocalisations de ce type pour évaluer certains aspects de la 'qualité du mâle'. Allan & Suthers (1994) l'ont suggéré récemment, pour la première fois, chez un oscine, le vacher à tête brune. Ces auteurs ont clairement démontré que les notes produites en séries hétérogènes chez cette espèce (les 'note clusters') impliquent alternativement la mobilisation des parties droite et gauche de la syrinx. Or, King et West (les pionniers du 'Display assay', cf supra) avaient étudié à plusieurs reprises durant les années 1980 les valeurs fonctionnelles intersexuelles de différents 'note clusters' chez cette même espèce. Ils avaient souligné la valeur importante des alternances de notes les plus rapides.

**Chez le canari, comme chez le vacher à tête brune, ce sont donc des vocalisations complexes, basées sur des notes brèves émises à des tempos élevés et dans des bandes de fréquences distinctes, qui génèrent le plus de réponses sexuelles.**

---

**Partant de ce constat, nous nous sommes posé deux questions** et avons mis en oeuvre les expérimentations destinées à y répondre.

---

- A) Ces phrases A sont-elles uniquement produites par des canaris de la souche commune ou peut-on retrouver des phrases similaires chez d'autres souches, en particulier chez le canari Border (dont les chants s'étaient révélés très réactogènes lors de nos premières expérimentations) et surtout chez la souche sauvage, dont les chants présentent généralement une structure beaucoup plus versatile?

- B) Quels sont les rôles respectifs de la complexité et du tempo syllabique?

- A) Y a-t-il des phrases A chez d'autres souches?

Pour répondre à cette première question, nous avons, Irina Bernè et moi-même, sélectionné des phrases de type A (N=4) dans différents chants de canari Border, dont certains déjà testés préalablement (Kreutzer & Vallet 1991, dossier p. 5; Vallet et al. 1992, dossier p.16, chant 'BS'). L'étude de ces phrases sur ordinateur a révélé que deux d'entre elles étaient basées sur la répétition monotone de syllabes très complexes, puisque tri-partites (une de ces phrases est présentée à la Figure 2a, p. 56: Bo 1).

Par ailleurs, deux étudiants de l'équipe de Manfred Gahr (Max Planck Institut, Seewiesen), **Stephan Leitner** et **Cornelia Voigt**, nous ont transmis des chants de canaris sauvages enregistrés sur le terrain, dans une île située à proximité de Madère, au printemps 1996. L'étude des répertoires chez plus de 10 mâles (Voigt 1997) montre que la structure générale des chants est très variable. On retrouve dans beaucoup de chants une versatilité syllabique déjà soulignée par Güttinger et ses collaborateurs dans les années 1980. Nos premières expérimentations avaient démontré que cette versatilité était peu appréciée par les femelles. Cependant, une étude attentive nous a permis de déceler l'existence (discrète) de phrases A au sein des répertoires de certains individus. Nous avons sélectionné 5 types de phrases A en nous fondant surtout sur la complexité et le tempo syllabique ainsi que sur l'articulation des notes au sein de la syllabe. Toutes les phrases étaient constituées de syllabes bipartites. Deux d'entre elles avaient une structure similaire à celle de deux des phrases sélectionnées dans des répertoires de canari Border ( Figures 2a et 2b p. 56: WC 2 similaire à Bo 2, WC3 similaire à Bo 3 ).

Les tests effectués en 1996 et 1997 démontrent que, comme les phrases A de la souche commune, ces phrases ont une valeur sexuelle (Vallet et al. 1997, dossier p. 71). La Figure 2 p. 56 présente les résultats obtenus dans deux des cadres expérimentaux (2a: phrases de canari Border; 2b: phrases de canari sauvage). Les niveaux de réponses sexuelles moyens (+ SE) des femelles ('CSD Score') sont en ordonnées pour chaque chant (abscisses). Les niveaux de réponse à ces phrases sont toujours significativement différents des niveaux de réponse à une phrase 'non sexy' (un 'whistle'-Wh-) et ne diffèrent pas significativement des niveaux enregistrés pour une phrase A de domestique commun (A). Cependant, nous retrouvons la capacité de discrimination des femelles au sein de la catégorie A: certaines phrases de Border et de Sauvage sont particulièrement réactogènes pour certaines femelles, d'autres moins. Les résultats de ces expérimentations seront soumis prochainement à publication.

Comme nous le suspicions, **les femelles de la souche commune ont conservé, au fil des siècles de domestication, une sensibilité particulière à certains types de phrases. Ces phrases sont retrouvées chez des souches n'ayant pas -ou ayant peu- subi une pression sélective basée sur des critères acoustiques humains. Ceci confirme pleinement la validité du choix de ce modèle d'oiseau chanteur.**

Les niveaux de réponses sexuelles les plus élevés (bien souvent supérieurs à ceux de la phrase A contrôle) sont générés par des phrases dont le tempo syllabique est élevé (plus de 18/s, Sauvage et Border; par ex. Bo 2 et WC 2 de la Fig. 2) ou/et dont la syllabe est très complexe (syllabes tripartites de Border, par ex. Bo 1 de la Fig. 2a). Ces observations

confirment donc l'importance des deux paramètres acoustiques, tempo et complexité syllabique, importance démontrée parallèlement grâce à l'utilisation du traitement de son sur ordinateur et objet de notre deuxième question.

**- B) Les rôles respectifs de la complexité et du tempo syllabique.**

Ces rôles ont été testés grâce à six expérimentations réparties sur les années 1995, 1996 et 1997. Ces expérimentations ont été menées, pour la plupart, en collaboration avec Irina Bemè. J'ai présenté l'essentiel des acquis à la XXVème conférence internationale d'éthologie en août 1997 (voir dossier, p. 71) et ils sont actuellement soumis à publication.

La première expérimentation (E1) a été basée sur la comparaison de la version originale, complexe, de la syllabe A et de deux versions simplifiées obtenues sur ordinateur par élimination d'une des deux notes de cette syllabe bipartite (la note la plus haute en fréquence pour une des deux versions simplifiées, la note la plus basse pour l'autre version). Les syllabes simplifiées créées sur ordinateur étaient maintenues au même tempo que les syllabes bipartites d'origine. Les résultats obtenus chez 16 femelles démontrent que **la complexité syllabique est bien prise en compte** par les récepteurs: les femelles répondent en moyenne deux fois moins aux syllabes monopartites (simplifiées) qu'aux syllabes bipartites (cf Figure 3 p. 57, E1). Ceci corrobore parfaitement nos données obtenues lors de comparaisons 'phrase A versus phrase F' (cf supra).

Cinq expérimentations (E2-E6) ont permis de tester l'influence du tempo syllabique. Trois types différents de syllabes bipartites A ont été testés, la seule variable manipulée sur ordinateur étant le nombre de syllabes par seconde. De plus, deux de ces expérimentations ont permis de tester la valeur du tempo pour des syllabes monopartites (les deux versions simplifiées de la phrase A). **Dans tous les cas de figure, un tempo inférieur à 10/s est insuffisant pour déclencher les postures de sollicitation et un tempo supérieur à 15/s est nécessaire pour déclencher les niveaux de réponses les plus élevés** (cf Figure 3, E4 & E6). Les résultats des deux expérimentations présentés ici suggèrent que le seuil de déclenchement des postures est lié à la structure intime de la syllabe. Il conviendrait de tester un nombre plus important de syllabes pour cerner ce seuil qui doit être situé entre 12/s et 16/s.

Un fait remarquable: **Toutes les femelles sont sensibles au tempo**, quelque soit la structure syllabique (monopartite ou bipartite) et la grande majorité des femelles plébiscite un seuil de même valeur. Le tempo syllabique apparaît donc comme un paramètre acoustique de portée générale chez cette espèce. Son influence sur le déclenchement des postures est peut-être simplement liée à des processus psychophysiques d'origine périphérique (cf infra).

Il n'en est pas de même pour la complexité syllabique. En effet, si environ 70% des femelles sont clairement aptes à distinguer une syllabe bipartite d'une des deux versions simplifiées ou des deux versions et préfèrent la version complexe, les autres mettent les trois versions sur le même plan. Ces proportions sont retrouvées chez les femelles ayant à comparer F et A. Par conséquent, des sensibilités différentielles à la complexité syllabique (d'ordre perceptif et/ou cognitif) doivent sous-tendre les appréciations différentes de cette complexité. Ceci pourrait se combiner à l'apprentissage précoce et expliquer, in fine, des préférences individuelles pour certains types de syllabes bipartites, sur la palette des types syllabiques proposée.



## 2) Le contexte homospécifique de la phrase A.

L'utilisation de chants hybrides nous a permis de cerner les valeurs intrinsèques de divers types de phrases extraites des chants. Cependant, dans toutes les expérimentations menées sur ce thème, les meilleurs niveaux de réponses sexuelles recueillis pour les phrases les plus 'sexy' atteignent très rarement les niveaux de réponses recueillis pour des chants complets, même si ces derniers ne présentent qu'une seule phrase A dans un contexte de phrases peu réactogènes. J'ai donc suggéré à L. Kiosseva, étudiante en 3ème cycle de se pencher sur ce contexte pour évaluer son apport d'information.

Lors de son stage de DEA (Kiosseva 1996) elle a mené quatre expérimentations dont les résultats majeurs sont les suivants:

1) Des phrases homospécifiques intrinsèquement très peu réactogènes (phrases 'non sexy') sont susceptibles d'apporter une information sexuelle complémentaire significative lorsqu'elles créent un contexte à la phrase A.

2) L'effet de taille du contexte est clair, même si ce contexte est basé sur la répétition monotone de la même phrase non réactogène. Ceci ramène à la valeur de la segmentation du chant (plus le nombre de segments non réactogènes est important, plus la valeur sexuelle du chant augmente).

3) La contiguïté temporelle des phrases homospécifiques et de la phrase A n'est pas requise pour générer des niveaux de réponses élevés. Un motif hétérosécifique inséré entre la phrase A et une phrase homospécifique peu réactogène n'a pas valeur de 'marqueur de rejet' (au sens de Brémond 1976). Les femelles semblent parfaitement tolérer cet emprunt à une autre espèce, dès lors que d'autres paramètres homospécifiques fondamentaux sont présents.

Depuis sa soutenance de DEA en septembre 1996, L. Kiosseva a mené plusieurs expérimentations visant à affiner ces données sur le contexte. **Ce sont surtout la taille du contexte et les influences différentielles de catégories distinctes de phrases non réactogènes qui ont été étudiées.** Les résultats de ces expérimentations seront bientôt soumis à publication. Les principaux acquis sont les suivants:

1) L'effet de taille du contexte est bien vérifié: les plus hauts niveaux de réponses sexuelles sont obtenus pour des contextes constitués de la répétition monotone de la même phrase 'non sexy' à 8 reprises: 4 précédant la phrase A et 4 lui succédant. Au-delà de cette taille de contexte, la réactivité sexuelle n'augmente plus. Cette réactivité en réponse à de tels chants correspond au double de celle qui est enregistrée pour la seule phrase A. D'autre part, comme cela était suggéré par les expérimentations de DEA, des processus additifs sont vraisemblablement en cause, l'augmentation de la réactivité étant clairement graduelle.

**Ces données démontrent que l'émission de la phrase A contribue pour moitié environ à la valeur sexuelle des chants** et que les femelles apprécient en outre d'autres paramètres acoustiques du chant. L'utilisation pour ces expérimentations de séries monotones d'une seule phrase, permet de suggérer que la segmentation spécifique est certainement un des paramètres majeurs utilisés en complément de la phrase A. Ceci n'exclut pas, toutefois, que les femelles utilisent d'autres indices complémentaires tirés de la structure même des phrases ayant peu de valeur sexuelle intrinsèque. C'est le second type d'expérimentations qui visait à le démontrer.

2) les influences différentielles de catégories distinctes de phrases 'non sexy' ont été étudiées en prenant pour socle les acquis de l'expérience précédente. L. Kiosseva a retenu la structure de chant la plus réactogène (8 phrases 'non sexy' autour de A). 4 chants de ce type ont

été construits, mais, cette fois, en diversifiant dans chaque chant les phrases 'non sexy'. Cependant, chacun des 4 chants (cf Figure 4 p.58) présente un contexte formé de phrases basées sur une catégorie particulière de syllabes: a) Les 'Whistles' exploitant une bande de fréquence étroite (au plus 1000 Hz) et dont le tempo syllabique peut varier de 1/s à plus de 30/s; b) Les 'Whistle-like' présentant des glissements de fréquence lents dans une bande large (plus de 2000 Hz) et toujours de faibles tempos (<6/s); c) Les éléments de type 'F', à modulation de fréquence forte et rapide, mais à des tempos inférieurs à 9/s; d) Des syllabes complexes à de faibles tempos (<6/s).

Les 4 contextes de 8 phrases, pris isolément, ont une valeur sexuelle très faible et aucun n'a plus de valeur sexuelle qu'un autre. Cependant, la comparaison de 4 chants formés chacun de A dans un de ces contextes avec la phrase A sans contexte homospécifique en chant hybride, démontre que seuls 2 des 4 contextes permettent de faire pratiquement doubler le nombre de postures par rapport à la phrase A isolée: ce sont les contextes c) et d). **Ces deux contextes sont basés sur deux paramètres acoustiques influents de la phrase A: la modulation de fréquence forte et rapide et la complexité syllabique.**

Ces deux ensembles de données, ajoutés à ceux des expérimentations de DEA, tendent donc à démontrer que **les femelles puisent dans les chants de mâles adultes différentes informations qui conditionneront les manifestations de leurs préférences sexuelles. La moitié, environ, de ces informations provient de la seule phrase A. Des informations complémentaires proviennent du contexte de cette phrase.** La taille de ce contexte revêt de l'importance, mais, à tailles identiques des contextes, la structure des syllabes constitutives des phrases revêt, elle aussi, de l'importance. Ainsi, des paramètres acoustiques tels que la segmentation du chant et certains éléments phonologiques des phrases, quelle que soit la valeur sexuelle intrinsèque de ces phrases, peuvent avoir un rôle additionnel pour la manifestation des préférences sexuelles des femelles. **Ces données confirment nos premières observations sur les chants complets (Vallet et al. 1992).**

Ces informations, plus dispersées à l'intérieur du chant, agissent certainement comme des agents 'renforçateurs' de la prise de décision motrice de la femelle. Ce sont manifestement les syllabes complexes et les syllabes simples à modulation de fréquence forte et rapide qui apportent le plus d'information sexuelle complémentaire.

Ces données suggèrent que les répertoires des mâles sont bien pris en compte par les femelles canaris pour la manifestation de leurs préférences, comme c'est le cas chez d'autres espèces d'oscines. Cependant, les femelles canaris (et certainement aussi celles d'autres espèces) se focalisent sur certains paramètres acoustiques des répertoires à différentes échelles: l'échelle de la syllabe, celle de la phrase, celle de l'organisation des phrases. Il est hautement probable que la taille des répertoires syllabiques ne puisse être, en soi, un bon indice de 'qualité du mâle'. **Il est, par contre, probable qu'un 'sous-répertoire syllabique utile' à la sélection sexuelle guide les préférences pour les productions vocales spécifiques de tel ou tel mâle.** Le sous-répertoire 'utile' pourrait être basé, chez cette espèce, sur deux des paramètres essentiels présentés ci-dessus (éléments à modulation de fréquence forte et rapide exploitant une large bande; complexité syllabique suggérant une distribution bilatérale des signaux moteurs). Toute phrase présentant en son sein des paramètres de ce type réaffirmerait la préférence et par voie de conséquence la probabilité de sollicitation sexuelle. Ceci va dans le sens d'une utilisation par le récepteur de la **redondance** des

informations à l'intérieur d'un chant complet. Je proposerai des interprétations proximales et ultimes de cette notion de 'sous-répertoires utiles' basée sur les contraintes motrices maximales chez l'émetteur.

Les expérimentations que nous allons mener en juin 1998 avec R. Suthers apporteront certainement des informations substantielles sur ce sujet. En effet, des sous-répertoires syllabiques de taille identique produits par le même oiseau avant et après opération du nerf hypoglosse devraient avoir des valeurs sexuelles très différentes si la structure des syllabes les plus appréciées par les femelles se trouve altérée. Cette différence ne devrait pas apparaître pour des sous-répertoires basés sur des syllabes peu sujettes à limitations motrices.

---

**Au vu des résultats de cette seconde période expérimentale (1993 - 1997) les tendances suivantes se dégagent:**

- A l'intérieur des chants de mâles canaris adultes, certaines phrases véhiculent une information sexuelle tandis que d'autres n'ont pas cette fonction. **Trois paramètres acoustiques des phrases sont impliqués au premier chef: 1) Le tempo des éléments acoustiques; 2) leur modulation de fréquence; 3) la combinaison de deux notes brèves pour former une syllabe complexe.**
- Des femelles sous traitement hormonal (testostérone) peuvent émettre des phrases dont la structure et surtout la fonction sont très proches des phrases 'sexy'. Cependant, la structure syllabique complexe de type A est très rarement observée dans les répertoires des femelles implantées, quelque soient leurs conditions d'élevage antérieures. Ce trait phénotypique acoustique est donc très probablement un caractère sexuel secondaire fiable.
- Si la présence de types particuliers de phrases est essentielle pour générer une réponse sexuelle des femelles, **l'organisation générale du chant de mâle adulte est, elle aussi, importante et fournit des informations sur le statut reproducteur de l'émetteur.** Une expérience précoce de l'émetteur n'est pas indispensable pour que l'organisation rigide de type mâle adulte émerge et véhicule un message sexuel. Un **phénomène d'auto-différenciation** sous dépendance de mécanismes neuro-endocriniens sous-tend certainement chez cette espèce l'augmentation progressive de la valeur fonctionnelle de paramètres spécifiques du chant d'adulte lors de la cristallisation du chant.
- Parmi ces paramètres, deux paraissent très influents: **la répétition monotone de stéréotypes moteurs pour l'émission de trilles et la segmentation du chant en phrases bien distinctes.** Cependant, chez les jeunes mâles sans expérience précoce, comme chez les femelles sous testostérone, une lacune subsiste: l'émission de phrases A. Ceci, lié à d'autres observations de notre groupe, suggère qu'un apprentissage précoce est requis chez les mâles juvéniles pour que le chant d'adulte ait une valeur sexuelle optimale.
- A l'âge adulte, des différences plus ou moins marquées subsistent en terme de valeur sexuelle, d'un individu à l'autre. Ces différences peuvent être dûes essentiellement à plusieurs paramètres acoustiques: 1) la présence/absence de phrases A; 2) la structure intime de chaque type de phrase A, si le mâle en produit (tempo, combinaison des notes); 3) les catégories de phrases 'non sexy' du contexte homospécifique et la taille de ce contexte.

- 
- La prise en compte par les femelles d'informations redondantes, très regroupées dans les phrases 'sexy' et plus dispersées dans les chants, m'amène à postuler l'existence de '**sous-répertoires utiles**' à la **sélection sexuelle** dont la variabilité inter-individuelle serait un critère de choix fondamental lors des appariements et/ou pour les 'relations extra-conjugales'.
- 

Pourquoi les femelles canaris ont-elles tendance à se focaliser sur certains paramètres discrets des chants de mâles adultes? Cette tendance est-elle due à des caractéristiques fondamentales des systèmes perceptifs et/ou cognitifs chez le receveur?

Le choix de ces paramètres au détriment de certains autres, dans les chants complexes de cette espèce ne peut être anodin. En quoi l'expression de ces paramètres acoustiques singuliers peut-elle être révélatrice de certaines habiletés motrices de l'émetteur? Ces habiletés motrices peuvent-elles être corrélées à d'autres aptitudes de l'émetteur? Les données recueillies chez cette espèce peuvent-elles contribuer à une meilleure compréhension des communications inter-sexuelles et même intra-sexuelles chez d'autres espèces d'oiseaux chanteurs? Au-delà, comment peut-on replacer ces observations dans la perspective évolutive qui est la nôtre? Je me propose de répondre à ces questions en abordant successivement les interprétations proximales et ultimes de ces constats.

---

#### **4) INTERPRÉTATIONS PROXIMALES ET ULTIMES**

---

Je reprendrai ici la distinction communément admise entre interprétations proximales, basées notamment sur les mécanismes sensori-moteurs, perceptifs et cognitifs à l'oeuvre chez le receveur et l'émetteur et interprétations ultimes insistant sur les fonctionnalités adaptatives de la focalisation sur certains paramètres (ici, acoustiques) dans une perspective évolutive. Bien entendu, ces deux approches ne sont aucunement mutuellement exclusives et, comme d'autres auteurs (voir par ex. Francis 1995) je me situerai à leur interface.

J'aborderai les interprétations proximales sous deux angles: celui du récepteur et celui de l'émetteur en tenant compte des acquis les plus récents dans deux domaines: 1) la neurobiologie des oiseaux chanteurs; 2) l'implication de différentes zones du tractus vocal et des musculatures dans la respiration et la phonation (les deux phénomènes étant intimement liés). Ceci m'amènera à postuler l'existence de biais sensoriels chez le récepteur pour certains paramètres du chant et de contraintes motrices chez l'émetteur.

Ces interprétations proximales m'amèneront à proposer une acception restrictive de l'interprétation ultime du 'signal honnête' (Honest signalling, Zahavi 1977 & 1987) sans exclure totalement pour cela d'autres interprétations comme celles de 'biais préexistants' chez le récepteur et de 'l'adaptation acoustique' du signal aux milieux ouverts.

## INTERPRETATIONS PROXIMALES

### 1) Mécanismes impliqués dans la détection et dans la reconnaissance des signaux chez le receveur.

Les mécanismes susceptibles de retenir notre attention sont, bien entendu, impliqués dans la détection et la reconnaissance de notes distinctes formant les syllabes complexes, de notes simples à modulation de fréquence forte et rapide et des séquençages temporels de ces syllabes.

Chez beaucoup d'espèces d'oscines, la durée des intervalles entre les notes est un paramètre caractéristique de l'espèce ('species-specific') que les mâles utilisent lors de leurs communications intra-sexuelles. Becker (1982) a dressé une liste des espèces chez lesquelles ce paramètre revêt une grande importance. Cette détection subtile des intervalles entre deux émissions acoustiques a été particulièrement étudiée chez l'étourneau des deux sexes (*Sturnus vulgaris*) par Klump et ses collaborateurs (Klump & Maier 1989, Klump & Gleich 1991) grâce à différentes méthodes, au niveau périphérique (oreille interne) et central (noyaux du chant). Ces auteurs, se référant à des travaux antérieurs menés chez différentes espèces, soulignent que les seuils de détection d'intervalles (Gap-detection) sont similaires chez les mammifères et les oiseaux au niveau périphérique. Pour eux, cette similitude reflète une « propriété fondamentale de codage des signaux acoustiques chez les vertébrés supérieurs », probablement sous-tendue par « des mécanismes neuronaux périphériques très communs ». Il est, par ailleurs, remarquable que les capacités de détection d'intervalles relevées au niveau de l'oreille interne soient très bien conservées le long des systèmes neuronaux menant aux structures centrales d'intégration. Certains neurones du telencéphale, comme certains récepteurs de l'oreille interne réagissent à des seuils d'intervalles très faibles (de l'ordre de 10 ms pour certains et même inférieurs pour quelques uns). Ces propriétés sont parfaitement susceptibles d'expliquer les capacités de discrimination dans le domaine temporel observées chez nos femelles canaris. On sait, par ailleurs, que la résolution fréquentielle dans l'oreille interne est excellente chez les oiseaux chanteurs (Saunders & Henry 1989). Donc, de très bonnes aptitudes de détection des intervalles et de résolution fréquentielle dès le niveau périphérique peuvent expliquer les capacités de discrimination très subtiles du récepteur des deux sexes concernant ces deux paramètres acoustiques. Ces capacités de discrimination pourraient avoir été favorisées pour leur valeur fonctionnelle lors de communications inter- et intra-sexuelles (cf infra).

Mais, si les capacités de détection sont avérées, que sait-on des capacités de traitement de ces paramètres dans les structures centrales d'intégration et des valeurs différentielles accordées à différents signaux? Chez les femelles oscines en général très peu de données ont été acquises (Margoliash et al. 1994; Ratcliffe & Otter 1996). Concernant les femelles canaris en particulier, ce sont surtout les modalités de contrôle moteur du chant sous dépendance de la testostérone qui ont été étudiés et non les aspects fonctionnels de la perception et de la reconnaissance des chants (voir Vallet et al. 1996 dans le dossier, pp. 56-67, pour plus de détails). Ceci laisse le champ ouvert à des investigations sur ce thème dans les années à venir.

Au sein de notre groupe, ce thème est abordé depuis 2 ans par Catherine Del Negro sur l'axe thématique 'Mécanismes nerveux des discriminations acoustiques' (voir Contexte Institutionnel supra) en relation étroite avec le Max Planck Institut de Seewiesen. Elle a étudié les mécanismes de reconnaissance des chants chez les femelles canaris au niveau d'une structure

intégratrice très étudiée chez les mâles mais mal connue chez les femelles non implantées: Le HVc ('High Vocal Center'-cf Figure 5 p. 59). Elle a démontré que ce noyau est clairement impliqué dans les discriminations des femelles entre différents types de chants de la souche domestique commune, ayant des valeurs sexuelles élevées ou faibles (Del Negro et al. 1998). Les lésions bilatérales très locales provoquées dans ce noyau génèrent une diminution drastique des capacités de discrimination. La même technique de lésion du HVc (par l'acide iboténique) a été très récemment utilisée dans un autre cadre expérimental par Frédérique Hallé, étudiante en thèse. Les résultats obtenus (non encore publiés) confirment totalement les observations précédentes. Les femelles cérébro-lésées répondent beaucoup plus à des chants qui généraient peu de réponses sexuelles avant l'opération. Ce 'principe de l'action' avait déjà été observé chez des femelles canaris cérébro-lésées dans le même noyau, à l'écoute de chants homospécifiques versus hétérosécifiques (Brenowitz 1990).

Ces travaux suggèrent que le HVc agit comme un 'filtre' puissant sur une voie de déclenchement des réponses sexuelles, filtre se référant à des modèles de paramètres acoustiques mis en mémoire. Les travaux menés dans notre laboratoire démontrent pour la première fois que ce filtrage des informations acoustiques tient compte de paramètres discrets présents dans les chants 'sexy' et absents dans les autres chants homospécifiques. Ces données suggèrent donc que des neurones du HVc permettent d'effectuer des discriminations entre phrases 'sexy' et 'non sexy'. C'est ce que C. Del Negro a voulu vérifier grâce à des expérimentations d'électro-physiologie menées en 1997. Elle démontre (travaux en cours de rédaction) que les patterns d'activité multi-unitaires recueillis dans le HVc en réponse à diverses phrases de type A diffèrent significativement des patterns recueillis en réponse à des phrases 'non sexy' de type B ('Whistles' des anglos-saxons, éléments stabilisés en fréquence). **Chez cette espèce, des structures intégratrices permettent donc de faire (ou de transmettre fidèlement) des discriminations sur la base de paramètres discrets du chant, a minima à l'échelle de la phrase.** Ces discriminations permettent au récepteur de moduler ses réactions motrices sexuelles en fonction de préférences dont les modalités d'émergence sont encore à décrypter au niveau neuronal.

Différents travaux menés sur l'axe 'Ethogénèse des préférences des femelles' dans notre laboratoire tendent à suggérer, par ailleurs, que certaines des préférences acoustiques peuvent être dues à des prédispositions et que l'apparition précoce de ces préférences n'exclut nullement l'établissement d'autres préférences liés à des apprentissages en période juvénile (Nagle & Kreutzer 1997a) ou même des modifications de ces dernières préférences à la faveur des appariements (Nagle & Kreutzer 1997b). **L'émergence des préférences sexuelles chez les femelles canaris pour les phrases de types F et A est certainement due à un lien préférentiel très précoce entre des mécanismes de reconnaissance et des programmes moteurs présidant à la posture de sollicitation.** En effet, les expérimentations menées par Laurent Nagle démontrent (Nagle & Kreutzer 1997a) que toutes les femelles adultes testées, quelque soient leurs apprentissages acoustiques précoces répondent beaucoup à un chant de canari domestique qu'elles n'ont jamais entendu durant la période juvénile. Ceci est particulièrement clair chez des femelles élevées en isolement acoustique total. Le chant préféré, contrairement à un autre chant de canari commun soumis aux mêmes femelles, présente une phrase de type A que nous avons extraite de son contexte et diffusée en chant hybride à d'autres femelles (phrase A5, Vallet et al. 1998, dossier p. 74). Cette phrase a une très forte valeur sexuelle.

Il y aurait donc chez les femelles canaris de fortes prédispositions à l'établissement de préférences marquées vis à vis des phrases 'sexy'. Ceci suggère l'existence de dispositifs neuronaux 'pré-câblés' présidant à des traitements simples, d'ordre sensori-moteurs, sur lesquels les structures intégratrices, comme le HVc n'exerceraient que peu (ou pas) d'influences inhibitrices. Des 'biais sensoriels' pour certains séquençages temporels de syllabes brèves et pour des modulations de fréquences fortes et rapides seraient exploités dans ces dispositifs 'pré-câblés'. Cette hypothèse permet d'expliquer les réponses quasi unanimes des femelles aux éléments simples de type F et aux tempos syllabiques élevés, deux paramètres fondamentaux des phrases A.

Je postule, cependant, que les réponses différentielles des femelles à la complexité syllabique (troisième paramètre fondamental des phrases A; cf supra) témoignent de facultés de discrimination moins communes et/ou de 'perméabilités' différentielles des femelles à des apprentissages précoces. Nous avons suggéré plus haut que les jeunes mâles élevés en conditions d'isolement acoustique et les femelles ne manifestaient que très rarement cette capacité de production des syllabes complexes brèves. Ce paramètre pourrait donc souffrir de limitations motrices et/ou cognitives chez certains émetteurs ainsi que de limitations perceptives, motrices et/ou cognitives chez certains récepteurs. A ces titres, il pourrait être un marqueur sexuel individuel très fiable pour des femelles particulièrement sélectives ('choosy females' des anglo-saxons). **Il me paraît probable que la structure des syllabes complexes est soumise à des traitements plus élaborés chez le récepteur et ne génère de réponses sexuelles que par référence à des modèles acquis.** Cette hypothèse pourrait être testée grâce aux techniques d'électrophysiologie déjà employées par C. Del Negro en se plaçant, cette fois, à l'échelle syllabique. Une interprétation ultime sera proposée pour la valeur adaptative de ce paramètre acoustique (cf infra).

## 2) Contraintes motrices chez l'émetteur.

Les techniques d'investigation actuelles permettent d'obtenir des informations de plus en plus précises sur le mode de fonctionnement des appareils vocaux chez les oiseaux chanteurs, à différents niveaux du tractus d'émission. Les limitations d'ordre périphérique sont de mieux en mieux cernées chez différentes espèces, ce qui permettra d'évaluer prochainement avec plus de précision les limitations d'ordre central. Certains travaux actuels visent à appréhender les mécanismes de ces limitations vocales ainsi que leurs dimensions ontogénétique, phylogénétique et évolutive (voir Lambrechts 1996, Podos 1997 et Suthers & Goller 1997 pour des revues très complètes de la question). Or, nos observations comportementales tendent à suggérer que, parmi les différents types de vocalisations employés dans les chants, ce sont justement les vocalisations les plus sujettes à limitations motrices sur lesquelles se focalisent les femelles canaris (cf supra).

A la lumière des travaux récents portant sur la phonation et la respiration (intimement liées lors de l'émission du chant), je tenterai ici de dégager les principales contraintes motrices qui s'exercent lors de la production de certains paramètres des chants chez les oscines en général et en quoi ces contraintes sont susceptibles d'influer sur l'émission des phrases les plus 'sexy' (F et A) chez le canari.

J'insisterai tout d'abord sur les limitations au **niveau périphérique**, les mieux documentées à ce jour, en me focalisant sur les trois paramètres pris en compte par les femelles:

1) **Le tempo syllabique** (influent dans F et A); 2) **La modulation de fréquence forte et rapide dans une large bande** (influyente dans F et A); 3) **La complexité syllabique** (dans A exclusivement).

J'aborderai ensuite succinctement les limitations d'ordre central suggérées par divers auteurs.

### Contraintes périphériques

#### 1) Le tempo syllabique

Les mécanismes périphériques sous-tendant les patterns temporels d'émission des notes ont été très étudiés ces dernières années, chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs et, en particulier, chez le canari de la souche 'Wasser schläger' dès la fin des années 1980 (voir Suthers 1997 pour une revue de question). Ces travaux ont mis en exergue l'indispensable coordination des mécanismes respiratoires et phonatoires lors de la production du chant. **C'est chez le canari qu'un mode de respiration particulier, le 'Mini-breath', a été mis en évidence lors de certaines productions vocales.** Ce mode de respiration sous-tend, notamment, des vocalisations de type F et A et il nous intéressera au premier chef. Afin de bien comprendre la relation: mode de respiration/mode de phonation, il est nécessaire, tout d'abord, de procéder à un bref rappel de l'organisation générale de l'appareil vocal des oscines.

L'organe vocal des oiseaux chanteurs est la syrinx. Contrairement à l'organe vocal des mammifères, la syrinx est bipartite (voir Figure 1, p 55). Elle est située à proximité du point de jonction des deux bronches, très bas dans la cage thoracique. Dans chaque bronche, une membrane tympaniforme interne et surtout deux zones labiales (interne et latérale) peuvent être soumises à des tensions diverses par une musculature intrinsèque dont la complexité est de mieux en mieux connue (Suthers 1997, Suthers & Goller 1997) et par des modulations de pressions d'air contenu dans un des sacs aériens reliés aux poumons de l'oiseau, le sac interclaviculaire. Cette région de la syrinx entre alors en vibration et génère le son. L'air utilisé pour respirer et pour chanter n'est pas pulsé par les poumons, mais par le système de sacs aériens. L'oiseau utilise ses muscles thoraciques et abdominaux pour comprimer ces sacs. Ceux-ci ont donc des rôles de soufflets. De plus, ils assurent une réserve d'oxygène lors du 'blocage' de la cage thoracique pendant le chant.

Chez plusieurs espèces d'oiseaux chanteurs, dont le canari, R. Suthers, R. Hartley et leurs collaborateurs ont étudié les patterns temporels d'activité des muscles respiratoires et les variations de pression dans le sac interclaviculaire en relation avec le type de vocalisation (Hartley & Suthers 1989, Hartley 1990, Hartley & Suthers 1990, Allan & Suthers 1994, Suthers et al. 1994, Suthers et al. 1996). Ces travaux démontrent clairement que les oiseaux font alterner des expirations et des inspirations durant le chant. Chez le canari (Hartley 1990) le pattern temporel d'émission des syllabes est intimement lié aux contractions des muscles abdominaux impliqués dans l'expiration, lorsque le tempo est inférieur à 30/s. La plupart des phrases de canari au-dessous de ce seuil sont émises en alternant une inspiration et une expiration. Cette dernière permet la phonation. Lorsque le tempo est rapide, une inspiration très courte précède chaque syllabe produite lors de l'expiration. **On désigne ce mode de respiration par le terme de 'mini-breath'**. Au-delà de 30 éléments par seconde, le mode



de respiration du canari change, car le temps manque pour assurer l'inspiration. L'oiseau passe en mode 'pulsatile' (expiration continue). Ce mode est très éprouvant pour la musculature abdominale. Les phrases émises à ces tempos très rapides sont donc toujours très courtes (1.1s maximum-Hartley & Suthers 1989) et très rares. L'étude de près d'une vingtaine de répertoires de canari dans notre laboratoire le confirme pleinement (données non publiées).

Les alternances très rapides d'inspirations/expirations de type 'Mini-breath' ont été retrouvées chez d'autres espèces que le canari et il semble que ce phénomène soit assez courant chez les oiseaux chanteurs (Suthers et Goller 1997). Ce mécanisme respiratoire permet à l'émetteur de rétablir progressivement sa réserve d'air dans les sacs aériens sans recourir à de longues pauses et de conserver un débit syllabique important durant de longues périodes de chant. Le mode d'alternance dans le temps de ces expirations et inspirations (contribuant au tempo syllabique) est clairement limitant pour l'émission de certains patterns acoustiques. Comme l'expriment Suthers & Goller (1997): « Plus le débit syllabique est élevé et plus long est le chant, plus le 'challenge' entre respiration et phonation est ardu ». Selon ces auteurs, **« La coordination motrice, au timing précis, requise pour la production des 'mini-breaths' à des tempos élevés doit rivaliser avec l'adresse motrice de musiciens accomplis »**.

Ce rétablissement progressif d'une réserve d'air en cours d'émission sonore est exploité chez l'espèce humaine de longue date par les musiciens utilisateurs d'instruments à vents (notamment par les charmeurs de serpents): la technique respiratoire la plus efficace est appelée 'respiration circulaire' (Ricquier 1982). Cette technique consiste à créer deux compartiments dans la cavité buccale: un compartiment permettant de soutenir l'expiration et un autre permettant des inspirations brèves. Elle vise, bien entendu, l'émission de longs motifs sonores synonymes de virtuosité.

Chez les oiseaux chanteurs, lors des mini-breaths, le rythme respiratoire peut être pratiquement décuplé par rapport au rythme respiratoire enregistré au repos (environ 2 inspirations/s) et un rythme très élevé de ce type est voisin du rythme respiratoire nécessaire durant le vol (Eberhardt 1994). C'est l'activation de muscles particuliers de la syrinx, les muscles dorsaux, à partir de l'innervation ipsilatérale, qui permet l'ouverture et la fermeture de la lumière de chaque bronche, indépendamment de l'autre (Goller & Suthers 1996a,b).

A ce jour, le canari est considéré comme l'espèce virtuose par excellence, dans ce domaine. A titre de comparaison, un autre modèle d'espèce virtuose, le Cardinal rouge, ne peut employer la technique des mini-breaths pour des tempos syllabiques supérieurs à 16/s. Chez les 'swamp sparrows' (Podos 1996), des tempos syllabiques de plus de 17/s ne peuvent être assurés sans altération de l'organisation spécifique du chant (cf infra).

Ces comparaisons inter-spécifiques permettent de mieux comprendre le désintérêt des femelles canaris pour des tempos syllabiques lents, quelque soit la syllabe produite: **la singularité de cette espèce réside dans sa capacité à exploiter le mode respiratoire 'mini-breath' à des tempos particulièrement élevés**. Ce sont les tempos situés dans la zone supérieure (>15/s) de la gamme sous-tendue par des 'mini-breaths' qui génèrent le plus de réponses sexuelles. C'est précisément dans cette zone de la gamme que la 'virtuosité' peut s'exprimer sur ce registre chez cette espèce.

## **2) La modulation de fréquence forte et rapide dans une large bande.**

Des travaux récents basés sur l'application de techniques électromyographiques dans les muscles de la syrinx chez plusieurs espèces nord-américaines (voir Suthers & Goller 1997 pour une revue de questions) tendent à démontrer que certains de ces muscles, les muscles Ventraux, contrôlent les fréquences fondamentales. L'activité électrique de ces muscles est très fortement corrélée, de manière exponentielle, à la fréquence (entre 1kHz et 4 kHz, cette activité est décuplée). Cette corrélation est particulièrement claire pour les syllabes ayant une forte modulation de fréquence. D'après ces auteurs, ce mécanisme est probablement très répandu chez les oscines. Ainsi, des limitations drastiques, d'ordre physiologique, au niveau de certains muscles précis pourraient expliquer des limites à l'exploitation de larges bandes de fréquences, surtout dans des gammes de fréquences aiguës, en un temps limité. La fatigue musculaire est donc probablement un facteur de restriction de la bande de fréquence durant l'émission de trilles.

D'autres travaux vont dans ce sens: chez le bruant des marais ('swamp sparrow'- (modèle très étudié depuis les années 1970 pour l'apprentissage du chant, en particulier), chaque chant est un trille. La forte modulation de fréquence de certains éléments du trille ne peut être assurée de manière soutenue (non versatile) chez de jeunes oiseaux en périodes de subsong et de plastic songs (jusqu'à 6-7 mois). Par contre, cette capacité s'affirme chez les sub-adultes, dont le chant se cristallise (Nowicki et al. 1992; Podos 1996). La coordination motrice de différents muscles de la cavité buccale permettant d'amples et rapides mouvements du bec paraît requise pour l'émission correcte et répétitive de ce type de note, en particulier pour permettre l'émission de sons à fréquence élevée. L'importance des mouvements du bec pour l'émission de vocalisations dans des gammes de fréquence élevées a par ailleurs été soulignée chez des oiseaux non-oscines (Hausberger et al. 1991). Ces données fonctionnelles nous donnent un éclairage nouveau sur les vocalisations des juvéniles d'oscines, en général, par opposition aux vocalisations des adultes. Des limitations de ce type sont tout à fait susceptibles d'expliquer l'absence de valeur sexuelle des chants plastiques à structure 'souple' chez nos jeunes mâles canaris élevés en isolement acoustique précoce (cf supra).

Ces acquis, malheureusement encore peu nombreux, tendent donc à suggérer que l'émission soutenue de notes à forte et rapide modulation de fréquence peut transmettre au récepteur différentes informations sur des contraintes motrices à l'oeuvre chez l'émetteur, à plusieurs niveaux du tractus vocal (syrinx et cavité buccale a minima). Certaines de ces contraintes s'exercent uniquement chez le mâle juvénile ou subadulte et peuvent donc être des indices fiables du statut reproducteur.

## **3) La complexité syllabique**

Comme nous l'avons souligné plus haut, les syllabes bipartites de type A sont vraisemblablement émises par le biais d'un phénomène de 'Deux voix' ('Two-voice' des anglos-saxons). Ce phénomène est connu depuis 50 ans chez des oiseaux chanteurs. Des travaux récents (voir Suthers 1997 pour une revue complète de la question) démontrent que ce phénomène est sous-tendu par une coordination fine des deux parties droite et gauche de la syrinx (voir Figure 1 p. 55). Il est dû aux ouvertures simultanées ou en alternance très rapide

des deux lumières des bronches et aux vibrations consécutives dans cette région de la syrinx et dans les régions supérieures du tractus vocal.

Les manifestations variables de cette coordination permettent chez diverses espèces l'émission de syllabes complexes ou d'ensembles très complexes de notes que les auteurs anglo-saxons appellent des 'note clusters'. Ce type de vocalisations peut être objectivé par la mise en évidence sur un spectrogramme de l'absence de relations harmoniques entre les différentes notes de la syllabe ou du cluster.

Dès 1947, Potter et ses collaborateurs ont décrit succinctement ce phénomène chez un oiseau 'virtuose' du nouveau monde, le **Moqueur roux**. Greenewalt (1968; 1969) a retrouvé ce mode de vocalisation et l'a décrit de manière détaillée chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs. Cet auteur a souligné son intérêt pour démontrer l'originalité des processus phonatoires employés par les oiseaux chanteurs et réfuter les modèles basés sur la voix humaine et les instruments à vent. Ce précurseur ne pouvait cependant pas savoir que, des causes différentes pouvant produire des effets similaires, un phénomène de 'deux voix' serait observé chez diverses ethnies de l'espèce humaine quelques années plus tard et qu'un ethnomusicologue français, Trân Quang Hai lui donnerait le nom de 'Diphonie' (Trân Quang Hai & Zemp 1991, Trân Quang Hai 1995). J'utiliserai ici le mot français 'Diphonie' pour décrire ce phénomène, puisque ce terme traduit très bien le terme anglais 'two-voice', bien que les mécanismes phonatoires mis en jeu chez l'humain soient très différents des mécanismes mis en jeu chez les oiseaux chanteurs, comme l'avait souligné Greenewalt.

Non content de décrire le phénomène diphonique chez plusieurs espèces d'oiseaux 'virtuose', Greenewalt (1969) propose une interprétation fonctionnelle à ce type de vocalisation: il suggère que les émissions diphoniques les plus caractéristiques, celles du **Vacher à tête brune**, espèce nord-américaine (Brown-headed cowbird) ont une fonction intersexuelle importante. Il souligne à ce propos la très courte durée de certaines notes (moins de 2ms), les alternances très nettes de bandes de fréquence distinctes et la rapidité des glissandi. Parlant des « chants de cour » de cette espèce, il écrit: « **Ces performances sont vraiment remarquables. Quelles sont les finalités de l'emploi de (ces séries de notes), seule Madame Cowbird le sait** ».

Ce que pense Madame Cowbird en entendant ce type de diphonie virtuose, d'autres expérimentateurs le découvriront un peu plus tard: King, West et leurs collaborateurs (cf supra) démontreront que les femelles de cette espèce sont très sensibles à certains de ces 'note clusters'. Par ailleurs, Miller (1977) rapporte le premier cas de diphonie chez un oiseau non chanteur et suggère que d'autres espèces utilisent la diphonie pour des reconnaissances interindividuelles très tôt durant l'ontogenèse. Donc, dès la fin des années 70, divers auteurs soulignent que l'émission de syllabes ou de clusters à deux voix peut être utilisée pour transmettre différents messages chez les oiseaux, chanteurs ou non.

Parallèlement, Nottebohm & Nottebohm (1976) utilisent chez le canari une technique de désafférentation sélective du nerf hypoglosse droit ou gauche ('Nerve cut') permettant de rendre silencieuse la branche ipsilatérale intéressée de la syrinx. En comparant les productions pré-opératoires et post-opératoires, ils démontrent clairement que les syllabes complexes sont altérées après l'opération et suggèrent que la syrinx droite dirige l'émission de notes plus élevées en fréquence que la syrinx gauche. Ceci sera globalement vérifié ultérieurement (Hartley & Suthers 1990).

Il faut attendre le début des années 90 pour que le phénomène diphonique soit réellement démontré, à partir de ses mécanismes intimes. Suthers et al. (1994) étudient de manière très fine

les implications des parties droite et gauche de la syrinx et des flux d'air dans les sacs aériens pour l'émission des chants du Moqueur roux. Ils démontrent clairement que la plupart des vocalisations de cette espèce sont basées sur l'utilisation simultanée ou en alternance des deux parties gauche et droite de la syrinx. Les modulations combinées de la pression d'air dans les sacs aériens et des flux d'air différentiels au niveau des deux membranes tympaniformes droite et gauche permettent d'expliquer l'émission de syllabes complexes. Dans ces cas, l'intégration motrice requise est subtile. Comme dans le cas des 'mini-breaths' des canaris, une courte inspiration suit l'émission d'une syllabe et cette inspiration mobilise le plus souvent les deux parties de la syrinx. Le flux d'air durant cette courte inspiration permet de remplacer l'air expulsé durant la syllabe précédente. Donc, chez cette espèce dont le répertoire syllabique est très vaste (près de 2000 types de syllabes), une intégration motrice complexe permet une gestion 'économique' des flux d'air lors de la phonation. Cette gestion peut être un mécanisme 'anti-épuiement' comparable à ceux évoqués par Lambrechts et Dhondt chez la mésange ('Anti-exhaustion hypothesis': voir Lambrechts, 1996 pour une revue de question). Chez les moqueurs comme chez les canaris, l'émission de certaines syllabes nécessite de très courtes inspirations, d'une durée dix fois inférieure à celle de l'inspiration au repos. Ces données recueillies sur le premier modèle d'oiseau chanteur étudié par Potter et ses collaborateurs permettent donc de mettre en évidence les paramètres fondamentaux caractérisant ce type de vocalisation.

Cependant, si ces mécanismes ont été particulièrement bien étudiés chez le Moqueur roux, leurs fonctions éventuelles dans le contexte de communications inter- ou intra-sexuelles n'ont pas été évoquées. C'est chez une autre espèce nord-américaine, le Vacher à tête brune ('Brown-headed cowbird') dont la virtuosité intéressait déjà Greenewalt (cf supra) que Allan & Suthers (1994) étudièrent les mécanismes sous-tendant le phénomène diphonique: ces auteurs soulignent que **certaines 'note clusters' des chants du vacher présentent des caractéristiques qui leur confèrent une valeur intersexuelle, démontrée préalablement, comme nous l'avons vu plus haut par King, West et leurs collaborateurs. Selon ces auteurs, ces 'clusters à deux voix' peuvent être un indice fiable de certaines qualités du mâle.**

L'ensemble de ces données sur le phénomène diphonique tend à suggérer que ce mode de production vocale, impliqué aussi dans des communications inter-individuelles chez d'autres espèces que le canari et en particulier dans des communications inter-sexuelles chez le vacher à tête brune, témoigne, comme les tempos syllabiques élevés, d'une coordination très fine des activations syringales et d'une gestion judicieuse et 'économique' de la respiration. Il n'est pas anodin que ce phénomène ait été étudié quasi-exclusivement chez des espèces dites 'virtuose' et qu'il soit retrouvé parmi les paramètres acoustiques les plus appréciés pour les relations inter-sexuelles chez les canaris. **En paraphrasant Greenewalt, nous pourrions dire: « Quelles sont les finalités de ces phrases A?...Seule madame Canari le sait..... ».**

#### 4) Les combinatoires de ces paramètres

- *tempo syllabique / largeur de la bande de fréquence:*

Une étude récente focalisée sur les trilles démontre clairement chez les adultes de plus de 30 espèces d'Emberizidés et chez le canari que l'augmentation du tempo syllabique est un

facteur limitant pour la largeur de la bande de fréquence exploitée dans ces trilles (Podos 1997). Des travaux menés très récemment dans notre laboratoire par Stéphanie Bernard, étudiante en maîtrise à Paris X, corroborent ces conclusions. En effet, l'étude des répertoires syllabiques de 8 mâles canaris adultes démontre que la distribution des tempos syllabiques en fonction de la largeur de bande est de type triangulaire quelque soit la période d'enregistrement de ces répertoires et les conditions d'alimentation de l'émetteur. Cette distribution triangulaire est systématiquement observée par Podos, chez toutes les espèces étudiées. Pour cet auteur, cette distribution traduit des contraintes motrices périphériques intrinsèques drastiques chez tous les émetteurs, quelque soit l'espèce. Nous aborderons la perspective évolutive de ce phénomène, proposée par Podos, pour nos interprétations ultimes.

- ***Complexité syllabique / largeur de la bande de fréquence:***

La bande de fréquence exploitée par chaque branche de la syrinx est limitée chez toutes les espèces étudiées à ce jour, y compris chez les canaris (voir Suthers 1997 et Goller & Suthers 1997 pour une revue de la question). Ces auteurs ont démontré chez une espèce, le Moqueur roux, que cette bande de fréquence était encore plus restreinte lors de l'émission de syllabes complexes par un phénomène diphonique. Les données sont cependant encore très rares et les mécanismes sous-tendant cette restriction ne sont pas connus dans leur intimité.

- ***tempo syllabique / complexité syllabique:***

Différents travaux ont suggéré que les contraintes respiratoires peuvent dicter les enchaînements syllabiques et la durée de ces enchaînements. Ceci a été récemment très bien illustré chez les 'swamp sparrows' (Podos, 1996). Comme nous l'avons dit plus haut, chez cette espèce, les chants sont des trilles. Ces trilles sont formés d'alternance de notes simples à modulation de fréquence forte et rapide et de notes complexes. Des trilles artificiellement accélérées, au-delà du tempo maximal spécifique, ont été diffusés à titre de tuteurs à des jeunes oiseaux de cette espèce. Ces oiseaux ont été enregistrés à l'âge adulte. Ils commettent trois types d'erreurs: 1) si le tempo du modèle est fidèlement reproduit, les syllabes complexes sont simplifiées; 2) Si les copies des syllabes complexes sont fidèles, le tempo est diminué, dans la gamme exploitée par l'espèce; 3) si tempo et complexité syllabique du modèle sont fidèlement reproduits, l'oiseau ne peut le faire très longtemps et des silences longs apparaissent à l'intérieur des trilles (ce que Podos appelle 'Broken Syntax'). Ces silences sont atypiques de l'espèce et certainement liés aux difficultés de respiration lors de la phonation les précédant.

Comme Suthers & Goller le soulignent, il y a « **conflit entre la complexité phonétique et la complexité temporelle** », car ces deux tendances phonatoires génèrent des exigences (mécaniques et/ou physiologiques) conflictuelles à différents niveaux de l'appareil vocal. C'est manifestement la reconfiguration très rapide de chaque valve syringeale, pour assurer alternativement les inspirations nécessaires à l'apport d'oxygène et la phonation par expiration d'air, qui est particulièrement limitante. De ce fait, les oiseaux utilisant très fréquemment les deux syrinx pour des syllabes complexes, tendent à émettre des chants courts où les trilles sont rares et de durée modeste, tandis que les espèces qui favorisent la répétition rapide d'éléments simples émettent des trilles longs (plusieurs secondes). Certains canaris peuvent utiliser la diphonie en trilles longs (phrases A) et cette production peut donc traduire la faculté de l'émetteur à 'dépasser' ces conflits moteurs.

## Contraintes centrales

Pour expliquer des coordinations motrices entre différents niveaux du tractus vocal, il faut faire appel: 1) à des centres moteurs droits et gauches qui mobilisent de façon ipsilatérale les divers effecteurs permettant certains mouvements respiratoires et les mouvements des zones labiales latérales et internes de la syrinx; 2) à des voies nerveuses dédiées aux activations sélectives et rythmiques des musculatures abdominale et thoracique pour faire pression sur les sacs aériens; 3) à des voies dédiées aux activations sélectives des musculatures cranio-mandibulaires; 4) à des interconnexions entre ces diverses voies. Je présenterai ici les principaux acquis des neurobiologistes à ce jour, sachant que certaines voies, comme celles de la région de la tête (3) sont encore très mal connues.

1) **Les centres nerveux respiratoires et phonatoires de l'encéphale** des oiseaux chanteurs ainsi que leurs interconnexions ont été très étudiés durant ces vingt dernières années (voir Wild 1997 pour une revue de question).

Récemment, une représentation myotopique des muscles de la syrinx a été mise en évidence au niveau des noyaux des nerfs hypoglosses du tronc cérébral chez le vacher à tête brune (Ruan & Suthers 1996). Cette représentation myotopique pourrait exister plus haut, sur la voie reliant un noyau télencéphalique, le RA (voir figure 5 p.59) et différents noyaux du tronc cérébral impliqués dans la phonation et la respiration (Wild 1997). Les travaux de Goller & Suthers (1996 a, b) chez le Moqueur roux, suggèrent que le RA lui-même présente une organisation myotopique. Il n'est pas indifférent que les régions spécialisées vis-à-vis de tel ou tel muscle de la syrinx conditionnent: 1) les modulations des lumières syringeales impliquées dans le tempo syllabique ('Gating phonation'); 2) celles de la fréquence fondamentale. D'autre part, on sait que, chez les oscines, l'activité de neurones situés dans différentes structures des voies respiratoires et phonatoires est hormono-dépendante (Bleisch et al. 1984, Gahr 1994, Ball & Hulse 1998). Il reste donc à établir l'hormono-dépendance de certains patterns musculaires spécifiques, à partir de ces noyaux, pour la respiration et pour la phonation. Une hormono-dépendance différentielle pourrait expliquer le rôle de caractères sexuels secondaires de patterns spéciaux (par ex. ceux qui génèrent la phrase A).

**Les relations bilatérales** étaient censées revêtir une grande importance pour l'émission des syllabes complexes. Des relations de ce type ont été découvertes récemment au niveau bulbo-pontin, c'est-à-dire dans la région la plus basse (et la plus archaïque) de l'encéphale. Mais, contrairement aux attentes des neurophysiologistes, les substrats neuronaux responsables de coordinations bilatérales n'ont pas été retrouvés dans les régions intégratrices du cerveau, comme le HVC, par ex. (voir Konishi 1994, Nottebohm 1993 et Wild 1997 pour des revues de question complètes).

Certains auteurs postulent que la latéralisation de circuiteries neuronales pour la production du chant traduirait une utilisation rationnelle et 'économique' de l'espace cérébral. D'autres hypothèses ont aussi été proposées (voir Suthers 1997 pour plus de détails). Ces hypothèses sont toutes fondées sur un postulat d'utilisation alternative des deux côtés de la syrinx par mise en silence sélective au niveau central de circuiteries cérébrales latéralisées. Les travaux récents de R. Suthers et F. Goller font douter de la valeur explicative de ces hypothèses. En effet, utilisant différentes techniques d'exploration, notamment l'endoscopie et l'électromyographie, ces auteurs démontrent que les deux régions droite et gauche de l'encéphale sont très souvent simultanément mobilisées lors du chant chez différentes espèces,

chaque côté étant susceptible de générer des patterns singuliers. C'est au niveau périphérique que l'émission vocale est ou n'est pas actualisée, par exemple grâce à l'ouverture ou à la fermeture d'un des deux canaux de la syrinx (Suthers et al. 1994). Selon ces auteurs, des stratégies motrices de ce type, 'coûteuses' d'un point de vue énergétique, présentent cependant un avantage majeur: celui de permettre une actualisation plus rapide et plus efficace de la vocalisation lorsque l'émetteur décide 'd'ouvrir les vannes' au niveau périphérique. Par voie de conséquence, le champ des possibles en termes de complexité syllabique s'étend de manière significative. Encore faut-il que l'émetteur puisse gérer de manière appropriée les coordinations motrices impliquant les centres nerveux respiratoires et phonatoires centraux et les niveaux d'effection périphériques tout le long du tractus vocal. Ce type de fonctionnement 'en parallèle' de deux côtés de la syrinx pourrait donc être facteur efficace de différenciation phonatoire individuelle.

2) Les voies nerveuses dédiées aux activations sélectives et rythmiques des musculatures abdominale et thoracique sont étudiées depuis peu chez les oscines et le recul est insuffisant. D'autant que, comme l'exprime R. Suthers (1997): « le contrôle musculaire de la ventilation respiratoire en association avec la production du chant est un 'challenge' ». Des neurones prémoteurs situés dans le bulbe ont des fonctions spécifiques d'inspiration ou d'expiration, mais les relations entre ces neurones et les structures contrôlant la syrinx sont encore très mal connues (Wild 1997).

3) Les voies dédiées aux activations sélectives des musculatures craniomandibulaires: le contrôle neuro-anatomique de ces musculatures est apparemment bien distinct de celui de la syrinx et des muscles respiratoires. Les voies de coordination de la mâchoire et de ces autres régions sont, elles aussi, très mal connues (Wild 1997).

4) Les interconnexions entre ces diverses voies: Wild (1997) décrit les voies les mieux documentées, celles du noyau RA vers diverses structures du tronc cérébral impliquées dans la respiration ou dans la phonation. Cette description est édifiante. D'une part, elle confirme que les interconnexions sont pour la plupart ipsilatérales. D'autre part, elle montre à quel point les fonctionnalités de ces voies doivent être considérées comme 'respiratoires-vocales' (Suthers 1997) et non seulement phonatoires. Wild suggère que les connections réciproques très riches entre divers noyaux du tronc cérébral seraient à l'origine d'un pattern d'oscillations contrôlant les relations rythmiques entre les périodes d'expiration/phonation et les minibreaths d'inspirations.

- 
- En résumé, ce tour d'horizon sur les contraintes motrices périphériques et centrales chez l'émetteur permet de mettre en exergue le rôle éminent du mode de respiration pour les processus de phonation, en particulier pour la production de vocalisations nécessitant une grande virtuosité. Ceci est particulièrement vérifié pour les vocalisations émises en combinant l'exploitation rapide d'une large bande de fréquence, un tempo syllabique élevé et le phénomène diphonique. Pour ces combinaisons, les contraintes motrices sont maximales.
  - De nombreuses structures neuronales du tronc cérébral concourent à une coordination fine essentiellement ipsilatérale des activations neuronales. Ceci se traduit par des programmes moteurs respiratoires et phonatoires distincts de chaque côté de l'organe vocal. Cette

programmation 'en parallèle' est probablement source de diversité phonétique, facteur de différenciation individuelle.

- Le mécanisme respiratoire 'mini-breath' est certainement un mécanisme 'anti-épuiement' très efficace et, de ce point de vue, peut être considéré comme 'économique'. Cependant, chez le canari, il peut être exploité pour dépasser les tempos limitants chez d'autres espèces.
  - **Ces informations sur l'émetteur, ajoutées à celles qui concernent le receveur (cf supra) nous donnent un faisceau d'arguments en faveur d'une hypothèse forte d'ordre ultime: celle de l'utilisation d'un 'signal honnête' dans une optique de sélection directionnelle.**
- 

### *INTERPRETATIONS ULTIMES*

« En étudiant ce que les organismes veulent savoir au sujet de leur partenaire et comment des signaux imposent des coûts, nous devrions pouvoir expliquer, en principe, la diversité de la sélection sexuelle ». Cette assertion de Grafen (1990) résume bien les préoccupations fondamentales présidant à notre démarche expérimentale et à celle des spécialistes de la phonation chez les oiseaux durant cette décennie. J'ai fait état de ces préoccupations en présentant les interprétations proximales. Les connaissances actuelles sur l'émission et la réception des phrases 'sexy' peuvent nous diriger vers le mode de sélection sexuelle le plus plausible chez notre modèle.

Searcy & Yasukawa (1996) ont présenté récemment une revue de questions très complète sur l'évolution des chants chez les oiseaux et des préférences observées chez les femelles. Cependant, ces auteurs n'abordent pas les préférences des femelles pour des paramètres discrets des chants, certainement parce que les données sont actuellement par trop fragmentaires pour tirer des enseignements généralisables.

Je m'inspirerai ici de leur démarche, elle-même basée sur celle de Kirkpatrick & Ryan (1991) et de leurs conclusions. Je passerai en revue les différentes hypothèses susceptibles d'expliquer la focalisation des femelles canaris sur les phrases 'sexy' ou/et de proposer des valeurs évolutives et adaptatives de cette focalisation. Certaines hypothèses sont basées sur les types de **bénéfices attendus à l'issue du choix de certains signaux**, une autre postule que **les préférences des femelles n'ont pas évolué en fonction de ces signaux**. Je soulignerai ensuite l'intérêt de la notion de **sélection directionnelle** pour proposer un modèle de sélection sexuelle tenant compte de nos interprétations proximales.

#### *Sélection directe, sélection indirecte ou Préférences non sélectionnées?*

Les théories proposées pour l'évolution des préférences acoustiques chez les femelles d'oiseaux peuvent être regroupées en trois grandes catégories. Les théories des deux premières catégories postulent que les préférences subissent une pression évolutive liée aux bénéfices retirés par le récepteur : **bénéfice pour lui-même (Sélection Directe)** et/ou **bénéfices pour la (les) générations suivantes (Sélection Indirecte)**. Un troisième type de théorie postule que la



préférence est attribuable à un biais chez le récepteur qui n'a pas évolué en relation avec les conséquences de l'accouplement (**Préférences non sélectionnées**).

Les travaux portant sur les oiseaux chanteurs montrent que certaines des hypothèses de chaque catégorie recèlent de fortes valeurs explicatives de l'évolution de certaines préférences acoustiques chez les femelles. De plus, certaines hypothèses ne sont pas forcément mutuellement exclusives car les mécanismes sous-tendant les préférences acoustiques ont certainement subi différents types de pressions évolutives.

Dans un premier temps, je me propose de présenter les arguments en faveur ou défaveur de mécanismes de sélection directe chez le canari. Pour ce faire, je me baserai tout d'abord sur les données essentielles recueillies chez différentes espèces d'oscines pour certaines caractéristiques des chants. Je me placerai ensuite plus précisément dans l'optique de la sélection des préférences pour les phrases 'sexy' des canaris sur la base des acquis de différentes expérimentations menées dans notre laboratoire.

Je présenterai dans un deuxième temps les différentes théories de la sélection des signaux les mieux validées à ce jour. A la lumière de ces théories, je proposerai une interprétation personnelle.

### Les valeurs de Sélection directe:

Des mécanismes de reconnaissance acoustique particuliers peuvent avoir différentes valeurs pour la femelle elle-même, les principales étant: 1) faciliter la reconnaissance spécifique; 2) réduire le coût de choix du partenaire; 3) activer et/ou favoriser le déroulement de processus comportementaux et physiologiques pour la construction du nid, l'ovogenèse, la ponte et la couvaison; 4) permettre l'acquisition de ressources supérieures (grâce à des indices de qualité du territoire occupé et/ou des capacités d'approvisionnement du mâle). Dans une revue de question théorique, Maynard Smith (1991) considère que les choix des femelles évoluent plus probablement grâce aux effets immédiats du phénotype du mâle sur la fécondité de la femelle, chez des espèces territoriales et soumises aux soins parentaux. La plupart des espèces d'oiseaux chanteurs appartiennent à cette catégorie d'espèces. Selon cette prédiction, on s'attend donc à ce que la sélection directe soit fréquemment objectivée chez ces oiseaux.

Quels sont donc les bénéfices directs qu'une femelle peut tirer de sa focalisation sur certains paramètres discrets des chants, comme ceux des phrases F et A?

**1) Reconnaissance spécifique.** Plusieurs travaux, menés chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs, tendent à démontrer que les femelles utilisent le chant du mâle comme indice fiable de l'espèce (Searcy 1992a). En fait, dans bien des cas, quelques chants homospécifiques sont comparés à des chants hétérosécifiques dont la structure est très différente de celle de l'espèce réceptrice. Nos comparaisons de chants de diverses souches homospécifiques aux structures très variées et de chants hétérosécifiques (1ère période expérimentale, Kreuzer & Vallet 1991) suggèrent que les préférences sexuelles des femelles canaris ne sont vraisemblablement pas liées au premier chef à des marqueurs spécifiques des chants. Certains résultats de notre seconde période expérimentale mènent à nuancer ce propos. En effet, contrairement à d'autres espèces, le canari peut utiliser pour ses trilles des tempos syllabiques élevés. Cette capacité pourrait être utilisée comme marqueur de l'espèce si celle-ci se trouvait en sympatrie avec des espèces aux chants similaires. Il convient cependant d'obtenir un

corpus de données beaucoup plus conséquent sur les patterns temporels des trilles chez de nombreuses espèces d'oscines et, en particulier, chez des espèces vivant en sympatrie avec les canaris sauvages pour s'avancer sur ce sujet. Je maintiendrai donc la position adoptée à l'issue de nos premiers travaux: **la valeur des phrases 'sexy' n'est certainement pas déterminante pour la reconnaissance spécifique chez cette espèce.**

**2) Réduction du coût de choix du partenaire.** C'est certainement la valeur de sélection directe la plus importante revêtue par la focalisation sur des paramètres discrets du chant. En effet, grâce à cette stratégie, il suffit d'un balayage rapide de quelques dizaines de chants (donc de quelques dizaines de minutes) pour que la femelle puisse acquérir des informations substantielles sur les capacités phonatoires de chaque émetteur. Ces balayages rapides peuvent surtout permettre aux femelles de s'orienter très rapidement vers certains mâles et de négliger les autres (quitte à y revenir plus tard). Bien entendu, il convient encore d'en apporter la preuve expérimentale. Ceci est envisageable à brève échéance en laboratoire chez la souche domestique commune (voir 'Bilan et perspectives').

**3) Construction du nid, ponte, couvaion.** Kroodsma (1976) avait suggéré que des chants de canaris à riche répertoire syllabique stimulaient beaucoup plus la construction du nid et la ponte chez les femelles de cette espèce que des chants à répertoire syllabique restreint. Cet auteur soulignait donc la valeur de la diversité syllabique pour ces activités reproductrices, quelle que soit cette diversité. Des travaux similaires, menés récemment chez la même espèce par plusieurs chercheurs de notre équipe (Leboucher et al. 1998) sur l'axe 'facteurs liés à la reproduction et à son succès', ont pris en compte nos données sur la valeur sexuelle différentielle des phrases. Ces travaux confirment la forte valeur sexuelle des phrases A mais démontrent clairement que l'émission de ces phrases n'a pas d'influence significative sur l'expression des comportements de construction, de ponte et de couvaion, dans les conditions 'standard' de laboratoire. **Il semble donc que les bénéfices directs de la focalisation sur des phrases 'sexy' soient négligeables pour ces activités chez cette espèce.** Cependant, ces données sont valables dans les conditions d'approvisionnement 'ad libitum' du laboratoire. Qu'en serait-il, chez cette espèce, dans des conditions de pénurie alimentaire ou d'accès difficile à des ressources pouvant influencer sur l'ovogenèse? Ceci reste à tester.

#### **4) Acquisition de ressources supérieures.**

Plusieurs auteurs ont démontré ou suggéré que la production du chant chez différentes espèces d'oiseaux était un indice fiable des ressources alimentaires du milieu (voir Searcy & Yasukawa 1996 pour plus de détails). Les débits de chants et la taille des répertoires ont été les marqueurs les plus utilisés pour tester des corrélations avec les ressources alimentaires territoriales et/ou les comportements parentaux observés chez le mâle ainsi qu'avec les préférences des femelles pour tel ou tel mâle, manifestées en début de saison reproductrice. Si des corrélations ont été démontrées chez plusieurs espèces, les interprétations tirées de ces corrélations sont parfois hâtives. Searcy & Yasukawa le soulignent eux-mêmes: la faiblesse majeure de certaines argumentations tient au fait que les préférences des femelles sont évaluées à partir de corrélations entre la production acoustique des mâles et le succès de l'appariement. Mais, avant cet appariement, les femelles ont eu tous loisirs d'évaluer sur le terrain la valeur du territoire sans pour cela s'intéresser particulièrement à la qualité des chants de l'émetteur.

Des expérimentations ont été récemment menées dans notre laboratoire pour évaluer les effets de différents régimes alimentaires (appauvris, enrichis) sur les répertoires vocaux des mâles canaris et, en particulier, sur l'émission de phrases 'sexy' (stéphanie Bernard, Lulu Lusianti-Fitri). Les premiers résultats tendent à démontrer, comme d'autres auteurs l'ont vu chez des espèces sauvages, que la production vocale globale est influencée par le régime. D'autres données sont plus originales: elles suggèrent que la production de syllabes à des tempos élevés est significativement plus rare en régime appauvri qu'en régime riche, alors que la production de syllabes à des tempos lents n'est pas affectée. Si ces tendances se confirment dans un avenir très proche, nous pourrions donc postuler que les ressources alimentaires du mâle affectent sélectivement les productions vocales 'coûteuses' et, par voie de conséquence, la valeur sexuelle des chants de l'individu émetteur. Ce champ d'expérimentations est particulièrement prometteur à court terme, mais il n'est défriché que depuis peu de temps et le recul manque encore pour tirer des conclusions nettes chez la souche de canari domestique commune. En outre, la généralisation de nos acquis à la souche sauvage est par trop prématurée. **Les bénéfices directs de ce type sont donc encore hypothétiques chez cette espèce.**

En conclusion, des zones d'ombre nous empêchent encore de proposer pour cette espèce une évaluation globale de la valeur sélective directe d'une focalisation sur certains paramètres acoustiques du chant. Cependant, compte tenu de nos acquis concernant les trois premières catégories de bénéfices, **il semble douteux que les préférences des femelles aient évolué sous une très forte pression de nombreuses valeurs de sélection directe.** Les deux pistes dont l'exploration paraît très probante à court terme chez la souche domestique sont celles de la **réduction du coût de choix du partenaire** et celle de l'**acquisition de ressources supérieures.**

Il est hautement probable que la focalisation sur de courtes séquences du chant accélère notablement le processus de sélection du partenaire sexuel (à vocation 'conjugale' ou/et 'extra-conjugale'), par rapport à une étude détaillée des répertoires. La rapidité d'un choix judicieux peut être décisive pour l'avenir de la femelle en situation de forte compétition intra-sexuelle, puisque la majorité des femelles est capable de discriminations acoustiques subtiles, alors que seule une minorité de mâles émet les phrases les plus 'sexy' (cf supra). En outre, de bonnes capacités de discrimination des phrases les plus 'coûteuses' pour l'émetteur peuvent permettre à la femelle d'évaluer les capacités du mâle à exploiter au mieux les ressources du milieu. Ceci présente surtout un avantage lorsque le milieu est très restrictif.

Je présenterai plus loin les perspectives de tests de ces hypothèses qui nous sont offertes à court et moyen terme.

### Les théories de la sélection du signal

A ce stade de notre réflexion, trois hypothèses peuvent donc être proposées pour les valeurs fonctionnelles des phrases 'sexy', à partir de trois grands courants théoriques de la sélection du signal. Ces hypothèses conditionnent à leur tour des éventualités de bénéfices directs et, surtout, de bénéfices indirects. Chaque grand courant théorique se fonde sur la nature du signal (arbitraire ou porteur d'informations sur l'émetteur) et sur le séquençage du signal et de la préférence au cours de la phylogénèse.

1) **Ces signaux ont une nature essentiellement arbitraire.** Ils ne véhiculent pas une information particulière sur l'émetteur. Ils ont été favorisés par l'évolution parce qu'une préférence des femelles se manifestait vis à vis d'eux. Il existe une corrélation génétique entre le trait phénotypique du mâle (capacité d'émettre ces signaux particuliers) et la préférence de la femelle pour ces signaux. Dans ce cas de figure, la préférence ne précède pas le signal. Il y a co-évolution. L'évolution du trait est sous dépendance univoque de la préférence et non soumise à des bénéfices directs ou indirects pour la femelle, ces bénéfices pouvant être simplement corrélés à l'existence de ce trait.

Ces postulats sont ceux du **modèle proposé par Fisher (1930; 1954)**. La corrélation génétique préférence-trait, élément fondamental du modèle, peut être elle-même favorisée au fil des générations par les appariements préférentiels 'mâle ayant le trait-femelle ayant la préférence'. Ceci peut donc conduire au fil des générations à une accentuation des signaux (voire une manifestation caricaturale, source de handicap pour l'émetteur). C'est le 'processus d'emballement' proposé par Fisher ('Runaway Process'- 1930) pour expliquer les traits phénotypiques sources de 'handicap'.

Dans ce cas de figure, les bénéfices directs pour la femelle restent limités (par ex. réduction du coût de choix) mais la femelle et le mâle choisi transmettent à leur descendance les signaux et les préférences associées. Si ces traits présentent un avantage lors de l'appariement, cet avantage a de bonnes chances d'être maintenu aux générations suivantes. **La femelle recueille donc des bénéfices indirects** (dont la plupart ne sont pas escomptés).

Les validations et invalidations de la théorie de Fisher se sont succédées durant les années 1980 et 1990 (voir Kirkpatrick & Ryan 1991, Searcy & Yasukawa 1996 pour des revues de question) et il est actuellement admis que **les hypothèses de Fisher ne sont généralement pas validées par les travaux portant sur l'évolution des préférences pour les chants d'oiseaux**. Les interprétations proximales de nos travaux suggèrent que certains des signaux préférés par les femelles sont parmi les plus révélateurs de certaines capacités de l'émetteur et, par là même, non arbitraires. Je pense donc que ce modèle n'a pas de valeur explicative de la focalisation sur des paramètres discrets du chant. Seuls des travaux de génétique du comportement permettraient de trancher définitivement.

2) **Ces signaux peuvent avoir une nature arbitraire ou informative.** Cependant les informations véhiculées ne sont pas nécessairement des informations fiables sur certaines 'qualités' de l'émetteur. Leur valeur fonctionnelle est exclusivement liée à un '**biais pré-existant**' (sensoriel, perceptif ou cognitif) chez le récepteur pour ce type de signal, biais qui est nécessairement apparu au cours de l'évolution bien avant les signaux émis par les mâles de cette espèce. Le mâle exploite cette propension des femelles à réagir pour les attirer. Dans notre cas de figure, le biais du récepteur peut être lié à une sensibilité particulière du système acoustique vis à vis de certaines formes des éléments sonores (par ex.: modulation de fréquence forte et rapide) et/ou de certains patterns temporels de ces éléments. La femelle peut utiliser préférentiellement ces signaux, car des signaux similaires ont eu, au cours de l'évolution, ou ont toujours actuellement une valeur adaptative dans d'autres contextes (alerte vis à vis d'un prédateur, soins aux jeunes.....). L'évolution de ce biais a donc été affectée par des pressions diverses, menant à un compromis, lui-même susceptible d'évoluer ultérieurement si des pressions évolutives du milieu venaient à changer notablement.

Selon les modèles postulant un biais pré-existant (Endler 1992, Shaw 1995, Basolo 1995), la préférence des femelles n'est pas le fruit d'une sélection sexuelle au sens strict. Il est

donc probable que les **bénéfices directs restent limités** (par ex.: simple réduction du temps d'accès aux mâles émetteurs du signal, quelqu'ils soient). **Il n'y a pas obligatoirement de bénéfices indirects.**

Une discussion plus approfondie sur ces modèles et en particulier sur celui de l' 'exploitation sensorielle' (Ryan 1990 & 1991, Ryan & Rand 1995) est développée dans deux de nos articles du dossier (Kreutzer et al. 1994, Vallet & Kreutzer 1995). Des controverses ont été récemment exprimées (voir Hill 1994, Basolo & Endler 1995). Un postulat fondamental de ces modèles est basé sur le **découplage des patterns d'évolution respectifs du signal et de la préférence**. Ceci implique une bonne connaissance des phylogenèses du signal et de la préférence ainsi que des tendances évolutives actuelles chez les espèces concernées. Les tentatives de validation du modèle de Ryan chez les oiseaux chanteurs par Searcy (1992b) ont été critiquées (Gray & Hagelin 1996), principalement sur la base de ces arguments phylogénétiques. En effet, la force essentielle du modèle est liée à la manifestation de préférences indubitables des femelles pour des signaux qui ne sont pas exploités par les mâles de leur espèce, mais par des mâles d'espèces apparentées chez lesquelles la préférence est aussi observée. Une étude détaillée et convaincante chez plusieurs espèces apparentées doit démontrer que les mâles d'une espèce d'ancêtre commun aux espèces étudiées ne présentait pas le trait alors que les femelles de cette espèce présentaient déjà la préférence pour ce trait.

Une tentative de validation de cette hypothèse chez le canari requiert donc, d'une part, l'acquisition d'un corpus conséquent de données phylogénétiques sur les signaux de type F et A chez les fringillidés et, d'autre part, des données sur les préférences des femelles chez des espèces apparentées. La tâche n'est pas insurmontable, mais son exécution présuppose que le 'Display assay' puisse être validé chez divers fringillidés sauvages. Ceci n'est donc envisageable qu'à moyen/long terme, sur la base de coopérations étroites. **Cette tentative de validation pourrait s'appuyer sur les hypothèses 'd'adaptation acoustique' des trilles.** En effet, de nombreuses études ont permis de démontrer que les trilles, contrairement à d'autres signaux des chants (comme les sifflements stabilisés en fréquence, par ex.) souffrent moins de dégradations dues à l'environnement en milieu ouvert qu'en milieu fermé (voir Brown & Handford 1996 et Podos 1997 pour plus de détails). **La notion d'efficacité du signal** développée par Guilford & Dawkins (1991) permet, en outre, d'expliquer la sensibilité différentielle des femelles à des signaux de ce type. Les préférences sexuelles des femelles de canaris domestique pour des trilles pourraient donc être des relictés comportementales fondées sur des signaux ayant eu une forte valeur adaptative dans les milieux ouverts où la souche sauvage tend à nicher. Une étude des cris d'alarme chez les adultes de canaris sauvages et des vocalisations des jeunes pourrait apporter des informations substantielles sur ce sujet.

Nos données actuelles, par trop fragmentaires, ne nous permettent ni de retenir, ni de réfuter la validité d'une hypothèse telle que celle de 'l'exploitation sensorielle' pour expliquer les préférences chez les femelles canaris. Les interprétations proximales que j'ai proposées, étayées par les découvertes les plus récentes sur les productions vocales me font sérieusement douter de la valeur explicative de cette hypothèse pour les fonctions de la phrase A. L'émission de cette phrase requiert la combinaison de trois paramètres acoustiques saillants et une préférence pour cette triade a bien peu de chances d'être arbitraire et/ou d'avoir évolué indépendamment du contenu informatif du signal. Par contre, **la valeur des trilles, en général, opposée à la valeur d'autres phrases du chant, pourrait être liée chez cette espèce à une sensibilité très fine du récepteur aux modulations de fréquence et aux patterns temporels** (cf supra). Cette sensibilité particulière et un

phénomène d'adaptation acoustique des trilles en milieu ouvert pourraient avoir constitué un socle robuste pour le maintien de la focalisation des préférences sexuelles sur ce type de phrases, qu'il y ait ou non des bénéfices directs ou indirects supplémentaires associés. Le biais pré-existant aux trilles pourrait avoir favorisé la focalisation sur des trilles d'un type particulier (surtout de type A) ayant valeur d'indice de capacités de l'émetteur. Une des composantes sélectives, la composante sexuelle, pourrait avoir été source de déplacement du compromis. Je proposerai une hypothèse qui tient compte de ces arguments (cf infra).

3) **Ces signaux n'ont pas une valeur arbitraire.** Ils sont des indices fiables de certaines capacités spécifiques et surtout individuelles. Cette fiabilité est donc garante de divers bénéfices potentiels pour la femelle par voies de sélections directe et indirecte. C'est **Amotz Zahavi** qui, le premier, a proposé une théorie de sélection sexuelle du signal susceptible de rendre compte de cette fiabilité, théorie initialement formulée comme '**théorie du handicap**' (1975). Cette théorie visait à expliquer les préférences des femelles de diverses espèces pour des caractères phénotypiques « démesurés » (au sens de Darwin, 1871) des mâles. Contrairement à l'hypothèse de Darwin (bien que très attractifs, les mâles porteurs de ces traits ont une faible viabilité), l'hypothèse de Zahavi était que ces signaux 'caricaturaux' très stimulants sont fortement corrélés à d'autres aptitudes du mâle, le tout témoignant d'une excellente constitution génétique transmissible (partiellement, au moins) à la progéniture. Cette théorie s'oppose aussi, dès l'origine, à celle de Fisher (1930-cf supra) qui postule que le trait phénotypique du mâle apprécié par les femelles a une nature arbitraire.

Différents auteurs (voir Lotem 1993, Andersson 1994, Hasselquist 1994, Guilford 1995 pour plus de détails) se sont récemment penchés sur la valeur explicative de cette théorie du handicap. Des apports théoriques et empiriques (par ex. Moller 1990, Guilford & Dawkins 1991, Hill 1991) ont permis d'étendre la portée de cette théorie à d'autres caractères phénotypiques (non handicapants, ceux-là) et Zahavi lui-même (1977, 1987) propose la notion plus générale de sélection de « **signaux honnêtes** ». **Ces signaux honnêtes sont des traits phénotypiques peu communs donnant au récepteur une information fiable sur certaines caractéristiques phénotypiques ou génotypiques associées de l'émetteur.** Le signal n'est 'honnête' que s'il ne peut être correctement imité par des 'bluffeurs' et ceci implique que le signal ait un coût important pour l'émetteur, coût que seuls certains émetteurs peuvent assumer. Pour Zahavi et ses émules, la préférence est avant tout corrélée avec la viabilité du mâle d'ordre génétique. Différentes pressions évolutives favorisent certaines constitutions génétiques des mâles et par voie de conséquence, c'est-à-dire indirectement, la préférence.

*Cependant des acceptions restrictives de la théorie de Zahavi ont été proposées:*

- La notion de 'marqueurs de bonne constitution génétique globale' proposée par Zahavi a été relativisée par **Hamilton & Zuk** (1982). Selon ces auteurs, la sélection sexuelle s'est plus particulièrement focalisée sur des marqueurs phénotypiques de résistance à des parasites susceptibles d'altérer la vitalité des individus-hôtes. Cette hypothèse a été vérifiée depuis chez différentes espèces mais pas, à notre connaissance, pour des phénotypes acoustiques. Cette acception de la théorie de Zahavi est très restrictive car elle se fonde sur la notion de co-évolution hôte-parasite, sous le contrôle d'un **nombre limité de gènes**. Cette co-

évolution peut être très rapide (de l'ordre de quelques dizaines d'années - voir Combes 1995) car de nouvelles formes parasitaires apparaissent très fréquemment. Donc, selon Hamilton et Zuk, la sélection sexuelle ne pourrait être basée que sur des marqueurs de résistance à des parasites 'contemporains', garantie importante de l'adaptabilité d'une partie du génome de l'hôte à des 'défis' parasitaires renouvelés. Une telle acception, par trop restrictive selon moi (cf infra) est cependant intéressante dans la perspective qui est la nôtre car elle présuppose qu'il ne peut y avoir un 'marqueur honnête global' pour chaque organisme, basé sur la résultante des expressions conjuguées d'un très grand nombre de gènes. Ce serait faire fi des 'égoïsmes génétiques' postulés par Dawkins et vérifiés depuis chez divers organismes (Dawkins 1996).

- Un courant plus récent suggère l'influence de **contraintes à la mise en forme, au développement** et, par voie de conséquence aux fonctionnalités de certains systèmes de chaque organisme, sous dépendance d'un ensemble restreint de gènes et du contexte susceptible d'affecter leur expression. Ce courant s'appuie sur les découvertes les plus récentes des généticiens et des biologistes du développement (voir par ex. Duboule 1994, Hérault & Duboule 1998). Selon certains tenants de ce courant, des corrélats de l'expression de chaque groupe discret de gènes pourraient être des indicateurs fiables des fonctionnalités du système mis en place. C'est dans ce courant que se situent les hypothèses de contraintes motrices particulières sur l'évolution des signaux acoustiques du chant (Nowicki et al. 1992, Westneat et al. 1993, Podos 1996 & 1997; Goller & Suthers 1997). Nous avons présenté ces hypothèses (cf supra) qui sont fondamentalement basées sur des interprétations proximales, tout comme les modèles de biais pré-existants. Pour tester ces hypothèses il est nécessaire de confronter les capacités motrices requises chez l'émetteur pour la production de certains signaux ainsi que le coût probable de ces signaux à la valeur de ces signaux pour le récepteur. Le grand intérêt est qu'il n'y a pas de passage obligé par le milieu et par des considérations phylogénétiques, ce qui est particulièrement adapté aux souches domestiques. Nos interprétations proximales nous permettent de suggérer que **seuls certains paramètres des chants de canaris peuvent être révélateurs de limitations motrices chez les émetteurs. Ce sont précisément des signaux basés sur des paramètres similaires qui sont limitants chez d'autres espèces.** Il n'est certainement pas anodin que les préférences les plus nettes se manifestent pour ces signaux et par conséquent très vraisemblable que ces signaux sont des indices fiables de capacités de l'émetteur.

En l'état actuel de nos connaissances, **la théorie du signal honnête me paraît donc la plus appropriée pour expliquer les préférences pour les phrases A.** Les femelles canaris, comme les femelles d'autres espèces d'oscines, se fondent certainement sur des 'marqueurs de limites motrices respiro-phonatoires' pour évaluer avec fiabilité certaines qualités génétiques de l'émetteur. Ces signaux n'ont donc pas une nature essentiellement arbitraire, contrairement à ce que propose Fisher. De ce fait, les femelles sont certainement susceptibles de recueillir certains bénéfices directs autres que liés à la simple sélection du partenaire sexuel et des bénéfices indirects pour leur progéniture. Mais, pour autant, ces signaux sont-ils des indices de 'bonne constitution génétique globale' et par conséquent de forte viabilité du mâle ou ont-ils une valeur plus restrictive? D'autre part, comme nous l'avons dit plus haut, cette notion d'honnêteté du signal n'exclut nullement le passage par une étape

évolutive des préférences à partir de biais pré-existants pour des signaux plus simples à produire (par ex. certains types de trilles F à tempos et bandes de fréquences moyens).

**Afin de proposer des arguments allant dans le sens d'une acception stricte de la théorie de Zahavi ou dans le sens d'une acception plus restrictive, je désire présenter les bénéfices indirects escomptés par les femelles et la notion de sélection directionnelle qui me sera fort utile pour étayer mon interprétation personnelle.**

### Les valeurs de sélection indirecte:

Il a été suggéré ou démontré chez différentes espèces animales que les préférences judicieuses d'une femelle peuvent avoir des influences bénéfiques plus fondamentales pour sa progéniture que pour elle-même (voir Andersson 1994 pour une revue de question). **Les études probantes chez les oiseaux chanteurs sont très rares.** Elles appartiennent à deux catégories: celles visant à établir que le trait préféré est héritable et celles visant à trouver des corrélations entre le trait préféré et certains bénéfices directs et indirects (pour plus de détails, voir Searcy & Yasukawa 1996). Malheureusement, comme le précisent ces auteurs, les données manquent pour apprécier les bases génétiques des préférences chez les femelles ainsi que les corrélations entre le signal et la préférence.

Les deux études les plus convaincantes sont celles de Houtman (1992) chez le Diamant mandarin domestique (*Taeniopygia guttata*) et celle de Hoi-Leitner et al. (1993) chez la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*). Dans les deux cas, les débits de chants ont des valeurs de sélection indirecte importantes. Chez le diamant mandarin, les débits de chant ont une très forte héritabilité. Chez la fauvette, les préférences des femelles sont plus fortement corrélées au débit de chant du mâle qu'à la qualité du territoire. En outre, toujours chez cette espèce, le succès reproducteur et le débit de chant du mâle sont fortement corrélés, alors que la participation de ce mâle au nourrissage des jeunes est inversement corrélée au débit de chant.

Cependant, chez plusieurs autres espèces, les débits de chants comme la taille du répertoire sont très influencés par la quantité de ressources disponibles (Hasselquist 1994; Brenowitz & Kroodsma 1996). Par conséquent, il est très difficile de faire la part de l'héritabilité et des influences de l'environnement. De plus, les phénomènes d'apprentissages influencent beaucoup les productions vocales chez les oiseaux chanteurs et peuvent obérer les facteurs génétiques. Ces apprentissages sont eux-mêmes susceptibles d'avoir une influence importante sur l'évolution des signaux acoustiques (par ex. Marler & Peters 1977, Clark et al. 1987, Nelson & Marler 1993, Beecher et al. 1994, Baptista 1996, Brenowitz & Kroodsma 1996).

Un corpus de données beaucoup plus conséquent sur diverses espèces d'oscines est donc requis pour cerner les valeurs de sélection indirecte des préférences. Comme Searcy & Yasukawa (1996) le soulignent eux-mêmes, **le canari domestique peut être un des meilleurs modèles pour tester les bases génétiques de ces préférences chez les femelles.** Nos travaux permettent, par ailleurs, de suggérer une base génétique de la production de certaines phrases 'sexy' par les mâles qui pourrait, elle aussi, être testée. De plus cette espèce présente un avantage particulier: le canari est dit 'Open-ended learner', c'est-à-dire susceptible de réorganiser son répertoire syllabique chaque année. Ceci a été récemment très clairement démontré par Mündinger (1995). Nottebohm et al (1979) ont postulé que cette



ouverture sur le milieu social pouvait être sous-tendue par la plasticité du système nerveux de cette espèce pour la latéralisation de la production vocale. Si, comme ces auteurs le supposent, cette plasticité sous-tend la production de syllabes complexes en général, il est raisonnable de postuler une variabilité inter-individuelle importante des 'qualités d'ouverture' corrélée à la variabilité des capacités d'émission de phrases A. **Il conviendrait donc de tester chez les mâles canaris l'héritabilité de certains modes de production vocale conditionnant l'émission de phrases 'sexy' ou/et une plasticité phonatoire plus générale. Les résultats de ces tests pourraient être utilement comparés aux résultats de tests des bases génétiques de préférences chez les femelles.**

En l'état actuel de nos connaissances, il me paraît raisonnable de postuler que les femelles canaris, comme les femelles de certaines espèces d'oscines, recueillent des bénéfices indirects de leurs préférences acoustiques. Certains bénéfices indirects peuvent être d'ordre purement génétique, par exemple transmission de gènes sous-tendant différents traits morphologiques et fonctionnels des appareils respiratoire et phonatoire et/ou de gènes de résistance à des parasites de ces appareils. D'autres bénéfices indirects non négligeables, basés sur l'exploitation de 'qualités d'ouverture' phonatoire lors des apprentissages, pourraient être escomptés pour la progéniture. Dès la 1ère année, des 'prédispositions à apprendre' pourraient favoriser l'émission préférentielle de certaines phrases requérant une virtuosité particulière chez les jeunes mâles. Des prédispositions similaires pourraient orienter la mise en place de modèles pertinents chez les jeunes femelles, les rendant plus sélectives (plus 'choosy') à l'âge adulte. Un des bénéfices ultérieurs de cette sélectivité pourrait être la diminution du risque d'endogamie. Chez cette espèce 'ouverte', les bénéfices indirects pourraient aussi se traduire les années suivantes par une adaptabilité accrue, elle-même favorable à un succès reproducteur à long terme ('lifetime reproductive success' des anglos-saxons). C'est ce critère qui est actuellement communément retenu par les auteurs pour juger de l'efficacité d'un signal 'honnête'.

Pour autant, **il n'est pas forcément nécessaire de faire appel à une acception stricte de la théorie de Zahavi. Des corrélations entre l'émission de phrases 'sexy' et les bénéfices indirects énumérés ci-dessus ne conditionnent pas inéluctablement l'existence de corrélations entre ces signaux et une viabilité globale plus importante de l'émetteur dans des conditions environnementales peu contraignantes, voire même une fécondité élevée et/ou un investissement parental soutenu.**

Darwin ne voyait pas de difficulté à supposer qu'un caractère phénotypique finisse par se trouver en corrélation avec un autre, même s'il s'agissait de la stérilité de certains membres de communautés d'insectes. Cependant, ses conceptions fondamentalement gradualistes l'amenaient à s'interroger sur le foisonnement de corrélations dans le monde vivant. Selon lui, (1859) « La vraie difficulté est d'expliquer comment la sélection naturelle a pu accumuler de semblables modifications corrélatives ». Nous savons depuis peu, grâce aux travaux de généticiens et d'embryologistes du développement, que la multifonctionnalité de certains gènes, comme les gènes architectes ou 'homéogènes' restreint sévèrement la capacité d'une structure isolée à évoluer en dehors du contexte global auquel elle appartient (Hérault & Duboule 1998). L'interdépendance génétique sous-tendant l'organisation de systèmes entiers ne permet à l'organisme de produire qu'un nombre restreint d'innovations morphologiques et fonctionnelles. Des 'modifications corrélatives' peuvent donc être liées aux conséquences de certaines interdépendances génétiques lors des phases précoces du développement. Les indices phénotypiques de ces corrélations peuvent être très robustes et très fiables. Cependant, s'ils

peuvent témoigner valablement de certaines caractéristiques morphologiques et fonctionnelles au niveau de systèmes entiers (par ex. respiratoire et phonatoire), ils sont certainement de piètres indicateurs d'autres processus de développement s'étant déroulés chez le même organisme sous dépendance d'autres gènes multifonctionnels.

**Une interprétation restrictive de la théorie du signal honnête me paraît donc tout à fait adaptée au cas du canari, à condition de faire appel à un mode de sélection sexuelle (Darwinienne par excellence): la sélection directionnelle.**

### **Postulat d'une sélection sexuelle de type directionnel**

Darwin s'est très tôt interrogé sur l'importance des apparences et l'a reliée à l'adaptabilité des individus. Il écrit dans 'l'origine des espèces': « l'homme ne peut agir que sur des caractères extérieurs et visibles. **La nature ne s'occupe aucunement des apparences, à moins que l'apparence n'ait quelque utilité pour les êtres vivants.....Quoi d'étonnant à ce que les productions naturelles soient infiniment mieux adaptées aux conditions les plus complexes de l'existence** ». Cette idée directrice de l'adaptabilité à des 'conditions complexes' a amené Darwin à proposer un mode de sélection phénotypique similaire à la 'sélection de seuil' habituellement utilisée dans les élevages d'animaux. Ce type de sélection a été appelé 'sélection directionnelle' par Mather (1953- Figure 6 p. 60). Seuls les individus ayant une valeur phénotypique supérieure à un point seuil sont sélectionnés. Il est actuellement admis que ce type de sélection est assez rare, le meilleur exemple authentifié étant celui du mélanisme industriel chez les lépidoptères. Or, il est très probable que les préférences des femelles canaris, en particulier pour les seuls tempos syllabiques les plus élevés des trilles, s'appuient sur ce modèle.

Comme l'exprime Kimura (1983): « **La sélection directionnelle doit principalement se limiter au cas où une espèce est placée en face d'un nouveau défi de l'environnement** ». Or, des défis environnementaux importants peuvent s'exercer localement sur de courtes périodes et influencer significativement sur des phénotypes: un auteur a récemment recensé plus de 100 études décrivant les mécanismes de la sélection naturelle à l'échelle de générations (Endler 1986 in Grant 1997). Un exemple très illustratif est celui de l'évolution phénotypique importante de l'épaisseur du bec observable sur 10 ans chez différentes espèces de pinsons dits 'de Darwin', du genre *Geospiza* aux îles Galapagos, sous l'effet de modifications climatiques saisonnières (Grant 1986 & 1997). Selon Nowicki et al. (1992) des changements évolutifs de ce type, favorables à la survie des individus en périodes de sécheresses, pourraient devenir limitants pour certaines vocalisations. C'est une des interprétations possibles des limitations singulières des performances vocales chez le genre *Geospiza*. par rapport à d'autres genres d'embérizidés (Podos 1997).

Si des événements environnementaux, même peu probables, sont susceptibles d'exercer une pression sélective drastique sur des caractères phénotypiques particuliers en très peu de temps, il est concevable que des mécanismes de discrimination subtile visant l'optimisation du choix des femelles se soient développés et maintenus au fil des générations. Ces mécanismes de discrimination, peu utiles en périodes fastes pour la reproduction et la vitalité de la progéniture peuvent s'avérer cruciaux l'année suivante ou plusieurs générations plus tard.

Les préférences marquées des femelles canaris pour des combinaisons de phénotypes vocaux rares et sous-tendues par de fortes limitations motrices (cf supra) pourraient donc

participer d'une sélection sexuelle du mode directionnel, dans l'acception Darwinienne et 'Kimurienne' du terme. Les femelles se focaliseraient sur les indices acoustiques traduisant **diverses potentialités adaptatives de l'individu émetteur, peu communes et pleinement exploitables en cas de défi environnemental**. L'adaptabilité de l'individu à certains défis parasitaires majeurs (cf supra) affectant la phonation et la respiration peut être concernée. Au-delà, ces indices permettent certainement de cerner les individus qui seraient, dans des conditions particulièrement éprouvantes, plus aptes que d'autres à soutenir des efforts répétitifs les poussant fréquemment aux limites de leurs capacités respiratoires sans épuisement ainsi qu'à donner une assurance maximale de survie des jeunes. Cela ne veut pas dire pour cela que ces individus seraient forcément plus féconds, plus longévifs et susceptibles d'investissements parentaux soutenus à long terme durant des périodes plus fastes. D'autres indicateurs fiables de ces dernières capacités existent peut-être et peuvent avoir valeur de signaux honnêtes pour les femelles. Ces signaux n'ont pas encore été identifiés.

Cette hypothèse peut certes difficilement être pleinement validée en laboratoire chez la souche de canari domestique, en particulier pour des raisons d'éthique expérimentale. Des validations peuvent être envisagées à moyen/long terme chez le canari sauvage et chez d'autres espèces sauvages dont les préférences sexuelles pourraient être maîtrisées et suggérer une sélection sexuelle de mode directionnel.

- 
- En résumé, la focalisation des préférences sexuelles sur certains paramètres discrets des chants de canaris peut être valablement interprétée en se fondant sur **deux des grands courants théoriques de la sélection du signal**.
  - Le premier me conduit à postuler que ces préférences ont pu évoluer dans un premier temps sous la pression de diverses forces sélectives à **partir de 'biais préexistants' pour les trilles chez le récepteur**, ces biais pouvant être liés, notamment, à des phénomènes d'adaptation acoustique de ces signaux en milieu ouvert.
  - Le second me conduit à postuler que **certaines catégories de trilles** (les phrases A en particulier) véhiculent des informations fiables sur des 'qualités' particulières du mâle émetteur et **peuvent être considérées comme des 'signaux honnêtes'**. Je propose cependant une acception restrictive de la théorie du signal honnête. Chez le canari, **les phrases les plus 'sexy' ne seraient pas des indices de 'bonne constitution génétique globale'**, mais plus spécifiquement de limitations 'respiro-phonatoires'. Ces limitations pourraient être essentiellement sous-tendues par des contraintes motrices intrinsèques d'origine génétique aux niveaux périphérique et /ou central des appareils respiratoire et phonatoire. Elles conditionneraient l'exploitation de 'qualités d'ouverture phonatoire' par l'émetteur durant sa vie entière.
  - En se focalisant sur les signaux les plus honnêtes, les femelles pourraient attendre des bénéfices directs et indirects. Les **bénéfices directs** essentiels seraient obtenus lors de la phase de **sélection du partenaire**, en particulier pour des relations durables ('conjugales') conditionnant la transmission orale des signaux et plus généralement lors de **l'exploitation des ressources alimentaires**. Plusieurs types de **bénéfices indirects** pourraient être escomptés: 1) **La transmission à la progéniture de certaines qualités génétiques liées aux signaux honnêtes** ; 2) **La transmission de ces indices par voie d'apprentissage acoustique, d'où affinement des modèles sexuels chez les**

jeunes pour la production du chant ou l'établissement de préférences à l'âge adulte; 3) une diminution des risques d'endogamie.

- L'intérêt des femelles pour ces signaux particuliers témoignerait d'un **mode de sélection sexuelle directionnel**. Le 'désir' du récepteur reflèterait une 'anticipation Darwinienne' basée sur des mécanismes précâblés. Ce désir ne trouverait sa validation que dans des conditions environnementales éprouvantes pour l'émetteur.

---

## **5) BILAN ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

---

Le bilan que l'on peut dresser de ces 8 années de recherche est le suivant:

1) Grâce à un modèle animal approprié ainsi qu'à de nouveaux apports techniques et méthodologiques, l'étude des préférences acoustiques chez les femelles canaris a pu progresser rapidement. Le bilan des connaissances sur les capacités de discrimination des femelles d'oiseaux chanteurs, dressé par William Searcy en 1992 faisait état de notre première publication (1991) et le canari apparaissait comme l'une des espèces les moins bien connues. **Aujourd'hui**, si cet auteur devait réactualiser ses données, il présenterait plus d'une quinzaine de références sur ce modèle animal, toutes signées par des membres de notre laboratoire et le canari apparaîtrait comme **un des deux modèles d'oscines les mieux connus au niveau mondial**, avec le vacher à tête brune, étudié depuis 20 ans.

2) La plupart des travaux traitant de la communication acoustique intersexuelle chez les oscines s'appuyaient encore très récemment quasi-exclusivement sur la taille des répertoires syllabiques et la fréquence des vocalisations, quelque-elles soient. Une acception très 'holiste' du traitement du signal par le récepteur sous-tend certainement chez beaucoup d'auteurs ce type d'approche. Cette acception est pourtant de plus en plus remise en cause par certains apports empiriques des 30 dernières années et les réflexions théoriques sur les modes de traitement cérébraux du signal chez les vertébrés supérieurs. C'est timidement que quelques auteurs ont avancé depuis 15 ans environ que **les chants ne devaient pas être appréhendés dans leur globalité pour étudier leurs fonctionnalités**. C'est plus récemment encore que des modèles de contraintes motrices sur certaines vocalisations des chants et non sur d'autres ont été proposés. La portée évolutive de la prise en compte de ces contraintes différentielles chez l'émetteur apparaît aujourd'hui de plus en plus clairement. Nos travaux apportent des éléments tangibles susceptibles d'alimenter une réflexion en cours sur la **diversité des messages véhiculés par les chants à partir de leurs composantes discrètes** et non sur la seule valeur de message véhiculée par un degré de diversité arbitraire, jugé par l'oreille ou l'oeil humain.

3) Notre découverte de l'importance fondamentale de certains paramètres acoustiques pour les communications inter-sexuelles, tels que le tempo, la complexité syllabique et les modulations de fréquence fortes et rapides est intimement liée à la **prise en compte systématique du point de vue du récepteur animal**. En effet, jamais nos oreilles et nos yeux ne nous auraient guidé préférentiellement vers ces signaux particuliers qui ont, par ailleurs, bien moins de valeur hédonique pour l'humain que les signaux 'sifflés' des chants de canaris. La faible valeur sexuelle des chants de canaris de la souche Harz sélectionnés par les

éleveurs pour leur chant en porte témoignage. Il est donc **fondamental de mieux connaître les processus perceptifs et cognitifs qui sous-tendent les discriminations et les préférences des récepteurs**, pour mieux comprendre le point de vue de ce récepteur présidant à ses réponses comportementales. Les données recueillies sur ces processus chez les oiseaux chanteurs, en général, sont trop rares et l'opportunité nous est donnée d'étendre le corpus de données à partir du modèle canari, en particulier grâce à une bonne articulation entre les travaux d'électrophysiologie et les observations comportementales.

4) Si l'émetteur est bien mieux connu que le récepteur, **il reste à mieux cerner chez le canari la relation entre le signal émis et les modes de respiration et de phonation sous-tendant la vocalisation**. Ceci est surtout indispensable dans une perspective d'évaluation des 'coûts' de divers types de vocalisation. Des travaux allant dans ce sens ne doivent pas négliger l'interprétation du receveur. En effet, un signal peut ne pas être apprécié par les femelles alors que des modes de phonation indubitablement 'coûteux' sous-tendent ce type de signal chez certains émetteurs. Inversement, les femelles sont peut-être susceptibles d'être 'bluffées' par des signaux dont le mode d'expression peut être peu 'coûteux' chez certains mâles. Prise sous cet angle, une étude basée sur des facteurs proximaux peut avoir une portée ultime très intéressante, fondée sur la notion d'honnêteté du signal et sur les avantages de divergences d'interprétations (ou manipulations?) de cette honnêteté par l'émetteur et le récepteur. Des observations de ce type pourraient alimenter une réflexion déjà aboutie, sur la base de la théorie des jeux et ne devraient pas négliger les autres fonctions des phrases 'sexy' (par ex. des fonctions de communication intra-sexuelle, déjà suggérées par certains de nos travaux non rapportés ici).

5) **La dimension adaptative des comportements qui est prise en compte depuis le début de nos travaux doit guider les tests de l'hypothèse de sélection directionnelle** que j'ai proposée ici. Cette hypothèse peut être testée en laboratoire chez le canari domestique, dans un premier temps, à condition de placer certains groupes d'oiseaux dans des conditions de 'défis environnementaux' compatibles avec les règles d'éthique applicables à l'expérimentation animale. **La dimension évolutive doit être intégrée dans une approche d'éthologie comparée, grâce à des collaborations avec des spécialistes utilisant d'autres modèles d'oiseaux chanteurs**. Un des prérequis est la généralisation de l'utilisation du 'Display assay' quand cela est possible ou l'utilisation d'autres méthodes fiables d'appréciation des préférences chez les femelles. Des approches phylogénétiques, peu envisageables actuellement, seront seules garantes d'informations sur la validité de l'hypothèse de biais pré-existants pour les trilles.

Ce bilan permet d'insister sur la portée générale des expérimentations menées sur ce modèle domestique, portée exploitable par des chercheurs travaillant dans divers domaines des neurosciences, de l'éthologie expérimentale et comparée et de l'éco-éthologie. Les contacts avec des spécialistes de la cognition ou des communications animales et humaines devraient bénéficier de nos acquis les plus récents. Ceux-ci nous permettent, par ailleurs, de conforter les choix de certains thèmes abordés actuellement dans notre laboratoire et de dégager plusieurs axes de recherche prometteurs dans les années à venir. Certaines des recherches sur ces différents axes peuvent porter leurs fruits à court et moyen terme. Je me propose d'insister ici sur deux axes thématiques. Ce sont les axes sur lesquels je ferai porter mes efforts durant les deux prochaines années.

### 1) Axe 'Modes de phonation chez l'émetteur et préférences des femelles':

Ce 1er axe est basé sur notre découverte des trois paramètres acoustiques discrets des chants de canaris dont certaines combinaisons ont une forte valeur sexuelle (cf supra). Cet axe visera la validation de l'hypothèse de **détection de contraintes motrices chez l'émetteur**. Sur cet axe, des collaborations internationales sont déjà prévues, dès 1998. La première de ces collaborations aura lieu avec Roderick SUTHERS, professeur à l'Université de l'Indiana (Bloomington). Nous projetons des interventions sélectives sur les mécanismes de phonation des mâles canaris au niveau périphérique permettant la mise en évidence des modes de mobilisation du tractus vocal associés à tel ou tel type de vocalisation, en particulier au vocalisations ayant une forte valeur sexuelle. D'une part, les effets de ces interventions pourront être utilement comparés aux effets d'interventions similaires chez d'autres espèces d'oiseaux oscines ou non-oscines étudiées aux Etats-Unis et nous renseigner sur la diversité des stratégies phonatoires employées. D'autre part, la variabilité inter-individuelle de ces stratégies pourra être appréhendée chez le canari pour les vocalisations les plus sujettes à limitations motrices. Enfin, les effets des interventions sur le contenu sexuel du message pourront être évalués en soumettant les productions vocales pré-opératoires et post-opératoires à des femelles.

2) Axe '**Répertoires syllabiques, corrélats morphologiques et comportementaux chez l'émetteur**'. Sur cet axe, des travaux ont déjà été menés en 1996 et 1997 par Lazoura Kiosseva et Irina Beme. Une étude longitudinale est en cours sur 12 mâles nés et élevés dans notre laboratoire. Cette étude vise à cerner, dans un premier temps, les statuts sociaux que ces mâles acquièrent à partir de communications exclusivement intra-sexuelles en volière et de dégager des corrélations entre des indices comportementaux de ces statuts sociaux, certains traits morphologiques des individus et la structure de leur répertoire syllabique. Le répertoire est évalué d'une manière originale, tenant compte des hypothèses sur les limitations motrices et sur l'existence de 'sous-répertoires', hypothèses que j'ai développées plus haut. Le présupposé est que des indices de faibles limitations motrices aux vocalisations sont associés à d'autres indices comportementaux de 'vitalité' du mâle exprimés en conditions de forte compétition pour l'accès à des ressources alimentaires. Les degrés de corrélations de ces indices avec divers traits morphologiques devraient nous permettre, notamment, de tester l'acception restrictive de la théorie du signal honnête. Cette étude longitudinale sera poursuivie en 1998 et 1999. La deuxième phase de cette étude consistera à tester les préférences de femelles canaris pour les mâles sujets de l'étude et pour leurs seules productions acoustiques. Les paradigmes expérimentaux employés lors de cette deuxième phase ne sont pas encore définitivement arrêtés. Je me propose d'assurer l'encadrement de la thèse de Lazoura Kiosseva (désormais Lazoura Cortial) sur ce thème.

Je me propose, par ailleurs, de travailler ponctuellement ou à moyen terme en relation étroite avec des chercheurs du laboratoire ou extérieurs sur des axes thématiques actuellement développés ou susceptibles de l'être bientôt, en particulier: '**Mécanismes nerveux des discriminations acoustiques**', '**Valeurs adaptatives des préférences acoustiques**', '**paramètres acoustiques des chants et communications intra-sexuelles**', '**Héritabilité de processus vocaux et bases génétiques des préférences**'.

Je suis prêt à encadrer un étudiant de 3ème cycle sur un thème permettant d'exploiter pleinement les acquis de mes travaux et de tester les hypothèses que j'ai proposées ici.

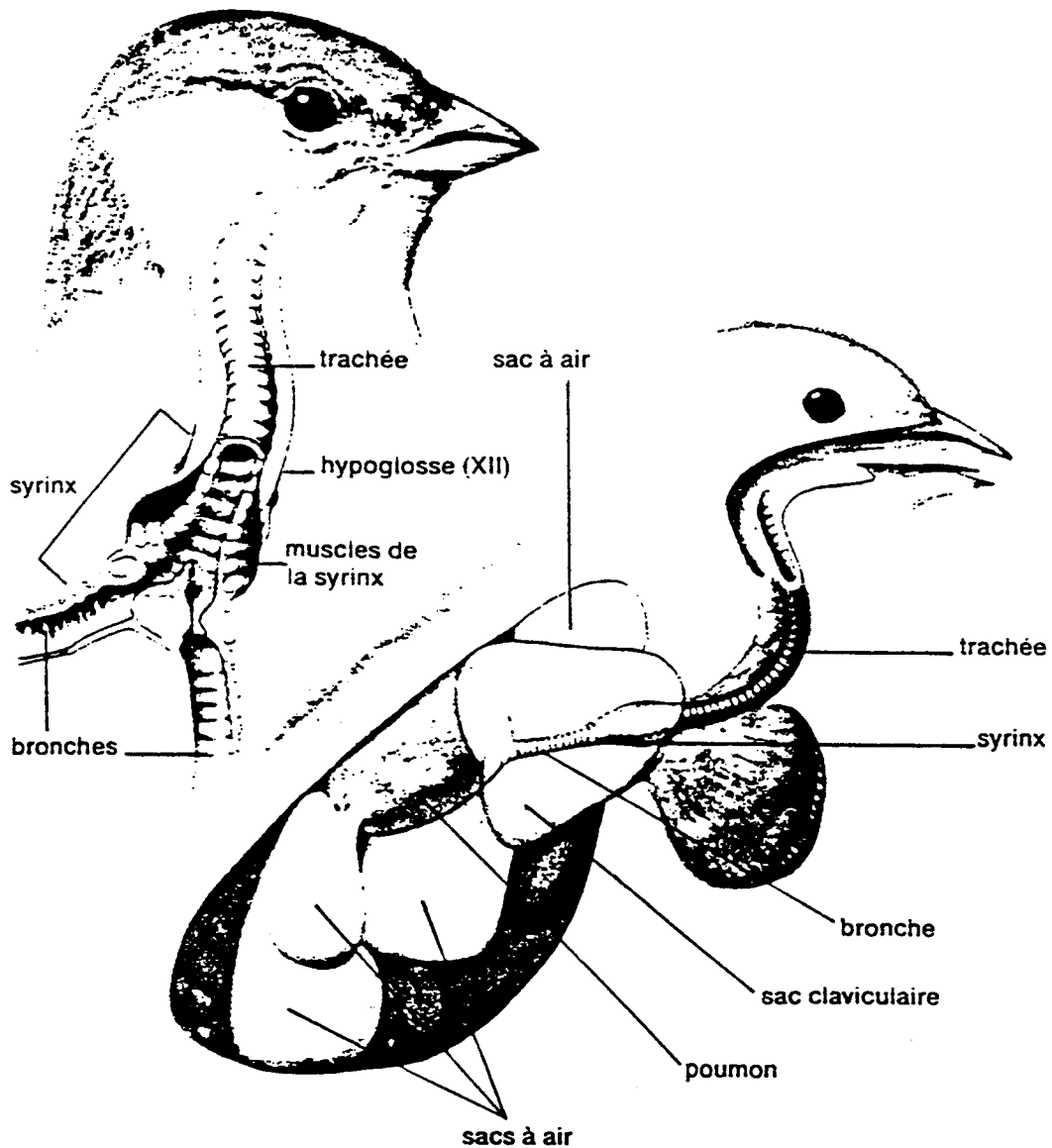
---

## 6) FIGURES

---



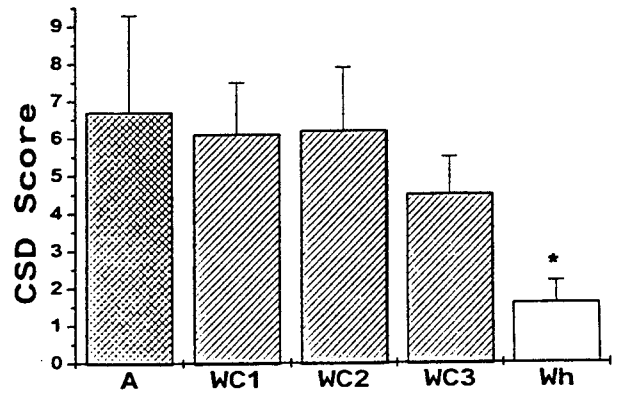
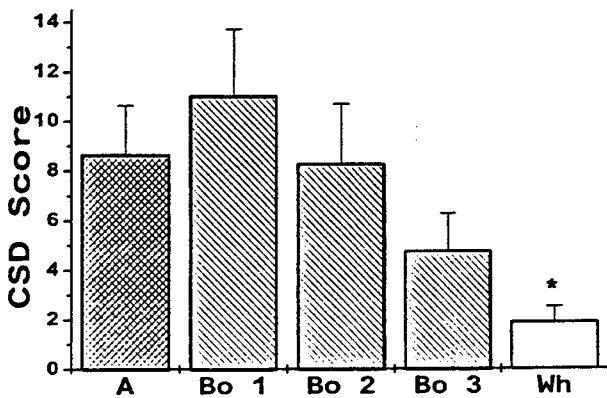
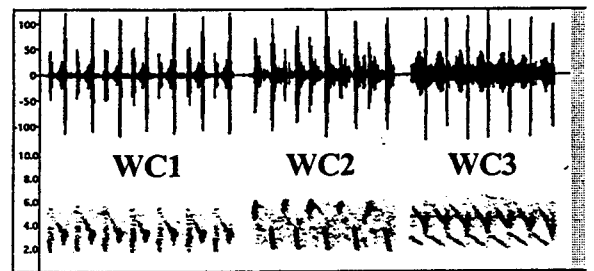
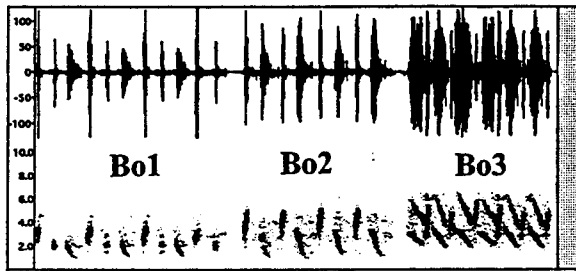
(Tiré de: M. BESNIER,  
Boiry  
Ed. NŌTUS, 1995)



**Figure 1: Tractus vocal d'un oiseau chanteur (oscine).** En haut, présentation de l'organe vocal, la syrinx, de son innervation et de sa musculature intrinsèque. En bas, présentation du système de sacs aériens.

Contrairement à l'organe vocal des mammifères, **la syrinx est bipartite**. Elle est située à proximité du point de jonction des deux bronches, très bas dans la cage thoracique. Dans chaque bronche, une membrane tympaniforme interne et surtout deux zones labiales (interne et latérale) peuvent être soumises à des tensions diverses par la musculature intrinsèque et par des modulations de pressions d'air contenu dans un des sacs aériens reliés aux poumons de l'oiseau, le sac (inter)claviculaire. Cette région de la syrinx entre alors en vibration et génère le son. L'air utilisé pour respirer et pour chanter n'est pas pulsé par les poumons, mais par le système de sacs aériens. L'oiseau utilise ses muscles thoraciques et abdominaux pour comprimer ces sacs. Ceux-ci ont donc des rôles de soufflets. De plus, ils assurent une réserve d'oxygène lors du 'blocage' de la cage thoracique pendant le chant.



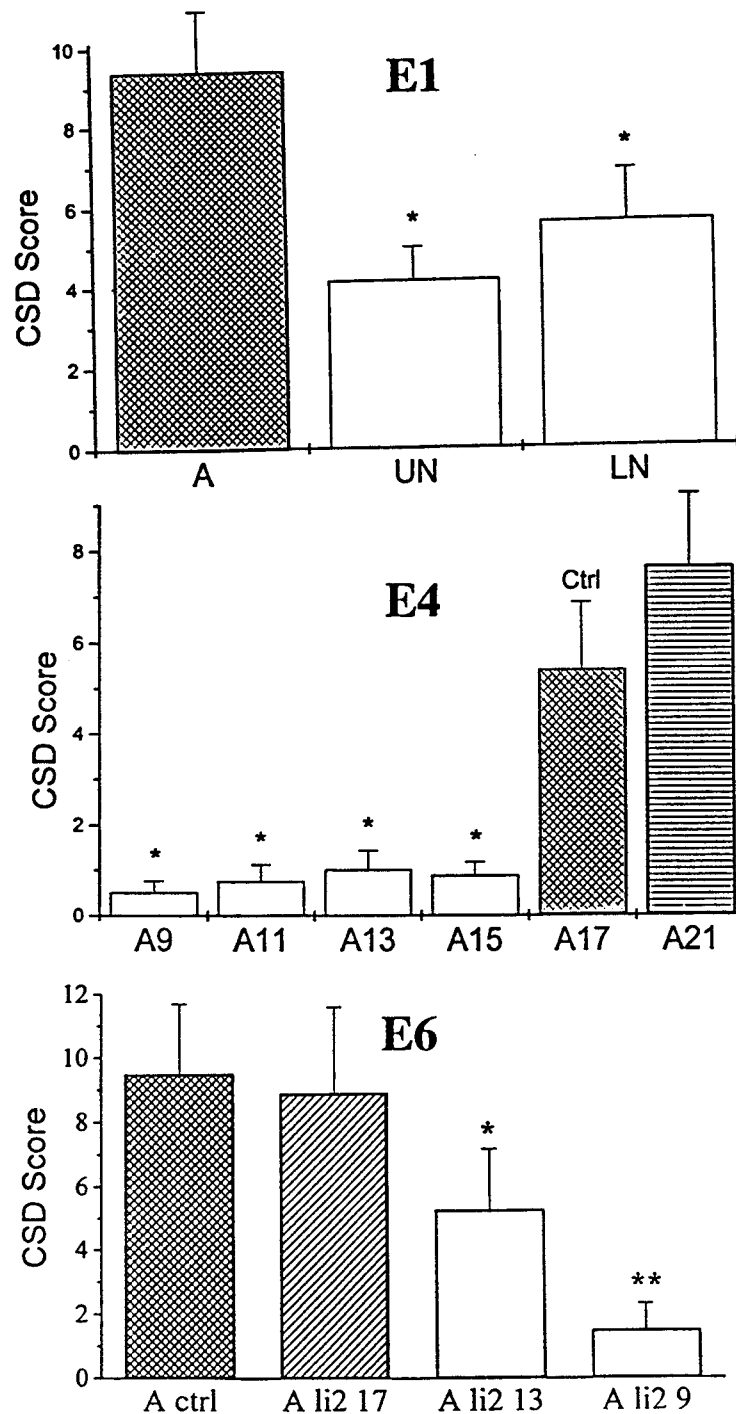


2a

2b

**Figure 2:** - 2a (du haut vers le bas) Oscillogrammes & Sonogrammes de trois phrases de Canari Border (Bo 1-3) testées dans un premier cadre expérimental et résultats des tests; 2b (du haut vers le bas) Oscillogrammes & Sonogrammes de trois phrases de Canari Sauvage ('Wild canary' -WC 1-3) testées dans un second cadre expérimental et résultats des tests.

Résultats obtenus dans les deux cadres expérimentaux: niveaux de réponses sexuelles moyens (+ SE) des femelles ('CSD Score' - ordonnées) pour chaque chant (abscisses). Les niveaux de réponse aux phrases de Border et de Sauvage sont significativement différents (test non paramétrique de Friedman- comparaison avec un contrôle) des niveaux de réponse à une phrase 'non sexy' contrôlée utilisée dans les deux exp. (notes stabilisées en fréquence, 'whistles'-Wh-) et ne diffèrent pas significativement des niveaux enregistrés pour une phrase A de domestique commun (A).

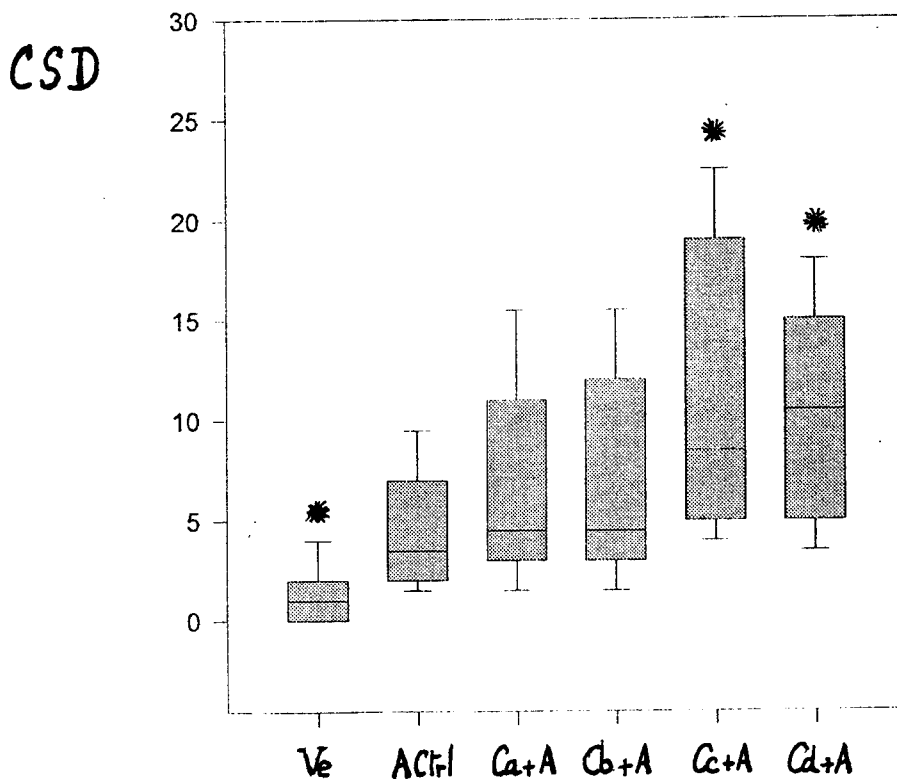
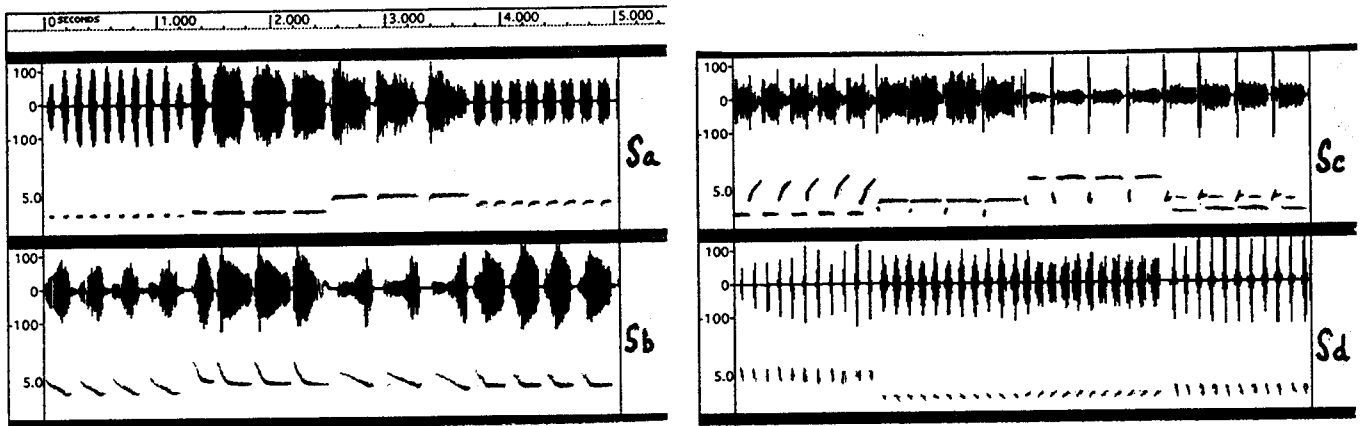


**Figure 3: Résultats de trois expérimentations visant à tester les valeurs de la complexité syllabique (E1) et du tempo syllabique (E4 & E6).** Niveaux de réponses sexuelles moyens (+ SE) des femelles ('CSD Score'- ordonnées) pour chaque chant (abscisses).

Pour l'exp. E1, trois types de phrases sont testés: La phrase A originale, à son tempo d'origine (17 syllabes/s) formée de syllabes bipartites (alternance d'une note haute-'Upper note', UN- et d'une note plus basse -'Lower Note, LN-) et deux phrases simplifiées sur ordinateur par élimination de la note basse (UN) ou haute (LN) Les niveaux de réponses à A sont significativement différents des niveaux de réponses aux deux phrases simplifiées (Friedman, comparaisons multiples).

Pour l'exp. E4, La phrase A originale n'est pas altérée, mais son tempo syllabique est ralenti (9/s -15/s: A9-A15) ou accéléré (21/s: A21). Le tempo d'origine est conservé dans la phrase A17 (Contrôle). \* signifie : différence significative,  $p < .05$  (test de Friedman, comparaisons avec un Contrôle).

Pour l'exp. E6, une autre phrase de type A (formée d'un autre type de syllabes bipartites) est comparée à la phrase A utilisée pour E1 & E4. Le tempo d'origine de cette phrase est 13/s (Ali2 13). Ali2 9 est une variante au tempo ralenti (9/s). Ali2 17 est une variante au tempo accéléré (17/s). \* & \*\* signifient: différences significatives, respectivement à  $p < .05$  et  $p < .02$ , avec Actrl (Friedman, comparaisons avec un Contrôle).

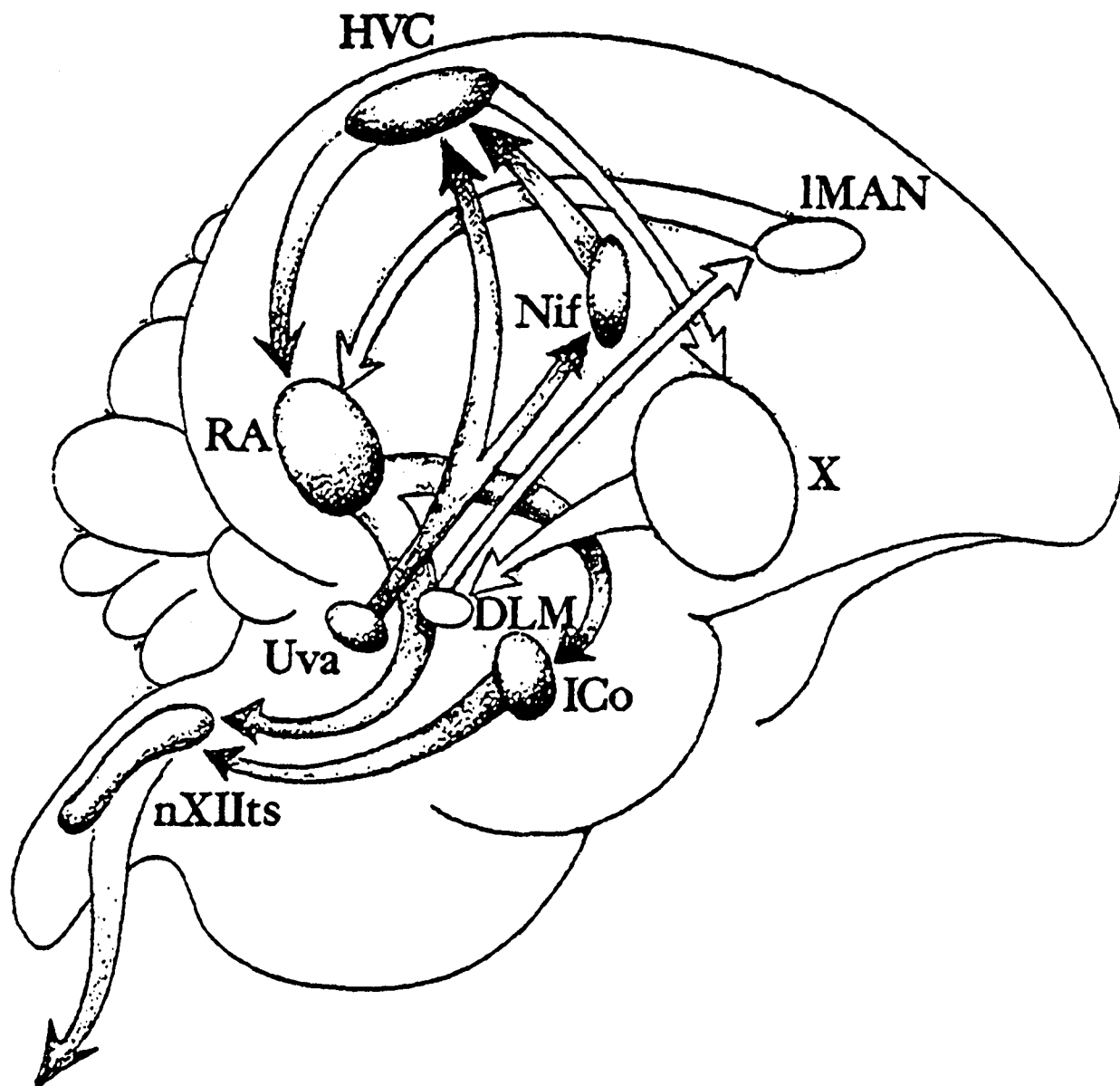


**Figure 4: Influence de 4 catégories distinctes de contextes homospécifiques non réactogènes sur les réponses sexuelles à la phrase A.**

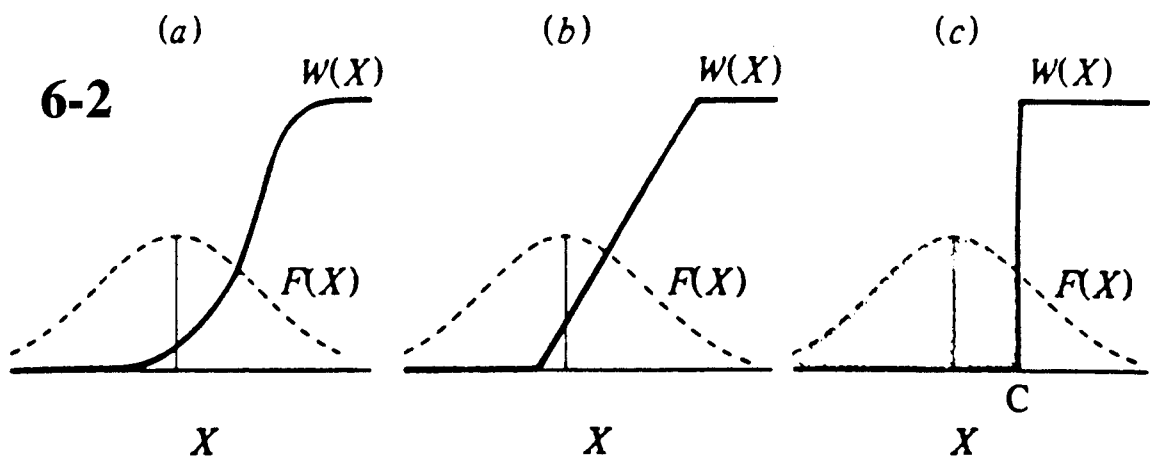
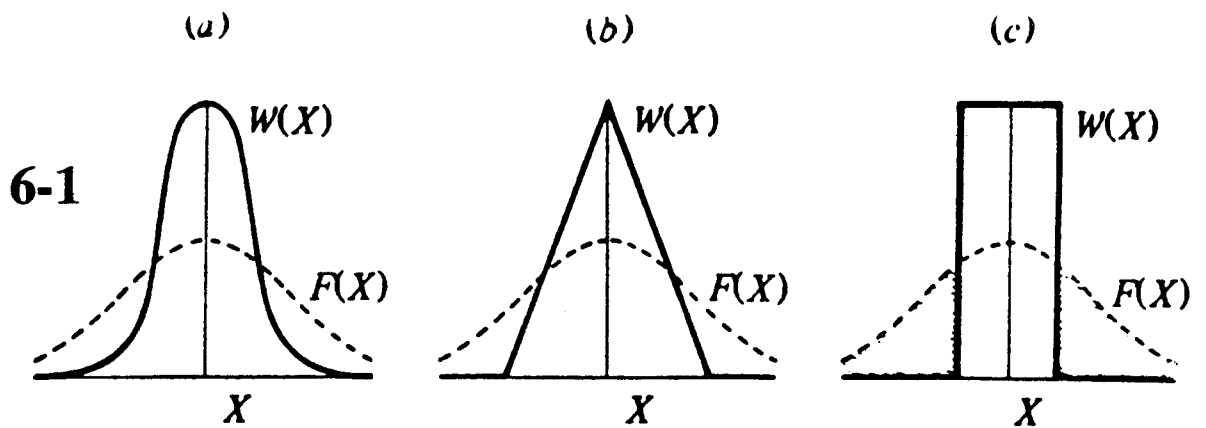
Chacune des séries de 4 phrases (Sa, Sb, Sc et Sd) présentée ici n'a pas de valeur sexuelle intrinsèque. Chaque série est basée sur une catégorie particulière de syllabes: Sa) Les 'Whistles' exploitant une bande de fréquence étroite (au plus 1000 Hz) et dont le tempo syllabique peut varier de 1/s à plus de 30/s; Sb) Les 'Whistle-like' présentant des glissements de fréquence lents dans une bande large (plus de 2000 Hz) et toujours de faibles tempos (<6/s); Sc) Les syllabes complexes à de faibles tempos (<6/s); Sd) Les éléments de type 'F', à modulation de fréquence forte et rapide, mais à des tempos inférieurs à 9/s.

Pour évaluer l'influence d'un contexte basé sur ces séries de phrases 'autour de A', les chants suivants ont été créés sur ordinateur: Ca+A formé de la séquence Sa-A-Sa; Cb+A formé de la séquence Sb-A-Sb, Cc+A formé de la séquence Sc-A-Sc et Cd+A formé de la séquence Sd-A-Sd. Tous ces chants sont constitués de phrases ayant la même durée (la segmentation du chant est donc la même). Lors des tests, ils sont comparés à deux autres chants, de même durée qu'eux: 1) un chant hybride formé de la séquence: Ve-A-Ve (A Ctrl), Ve étant un motif monotone hétérosécifique (Verdier) non réactogène 'autour de A'; 2) Le motif Ve seul.

Les résultats montrent que, parmi les 4 contextes, Cc+A et Cd+A ont seuls une influence significative (\* signifie : différence significative,  $p < .05$ , test de Friedman, comparaisons avec un Contrôle).



**Figure 5: Le Système cérébral de contrôle vocal des oiseaux chanteurs présenté en vue sagittale.** Les structures ombrées et leurs relations (flèches) désignent les circuits neuronaux impliqués dans la production des chants. Les noyaux HVC ('high vocal center') et RA ('Robust nucleus of the Archistriatum') sont des structures d'intégration fondamentales du cerveau antérieur. Le nXIIIts est une région du noyau du nerf XII, ou hypoglosse, d'où partent les fibres à destination de la trachée et de la syrinx. *D'après Ball & Hulse 1998.*



**Figure 6:**

6-1) Trois exemples de fonctions de la valeur sélective conduisant à une SELECTION STABILISATRICE. Dans ce type de sélection, les individus dont la valeur phénotypique ( $X$ ) est proche de la moyenne sont favorisés et les individus possédant les valeurs extrêmes sont contre-sélectionnés. C'est le type de sélection naturelle le plus répandu.

6-2) Trois exemples de fonctions de la valeur sélective conduisant à une SELECTION DIRECTIONNELLE. Dans ce type de sélection, les individus dont la valeur phénotypique ( $X$ ) est inférieure à une valeur-seuil sont contre-sélectionnés. Certaines valeurs extrêmes (au-delà du seuil) sont favorisées. Ce type de sélection est beaucoup plus rare que la sélection stabilisatrice. *D'après Kimura, 1983.*

---

## 7) REFERENCES

---

- Adret-Hausberger, M. & Jenkins, P.F. 1988. Complex organization of the warbling song in the european starling *Sturnus vulgaris*. *Behaviour* 107, 138-156.
- Allan, S.E. & Suthers, R.A. 1994: Lateralization and motor stereotypy of song production in the Brown-headed Cowbird. *J. Neurobiol.* 25, 1154-1166.
- Andersson, M. 1994 : Sexual selection. *Princeton University Press, Princeton, N.J.*
- Baker, M. C. 1983. The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 12, 309-315.
- Baker, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U. & Espmark, Y. O. 1987. Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. *Animal Behaviour* 35, 395-401.
- Balaban, E. 1994. Sex differences in sounds and their causes. In: *The differences between sexes* (Eds: R.V. Short et E. Balaban), pp. 243-272. *Cambridge University Press.*
- Ball, G.F. & Hulse, S.H. 1998. Birdsong. *American Psychologist* 53, 37-58.
- Baptista, L.F. 1996: Nature and its nurturing in avian vocal development. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 39-60. *Cornell University Press, Ithaca & London.* .
- Basolo, A.L. 1995. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* 249, 307-311.
- Basolo, A.L. & Endler, J.A. 1995. Sensory biases and the evolution of sensory systems. *TREE* 10, 12, 489.
- Becker, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic Communication in Birds. Vol. 1* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 213-252. *New York Academic Press.*
- Beecher, M. D., Campbell, S.E. & Stoddard, P.K. 1994. Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 91, 1450-1454.
- Bleisch, W., Luine, V.N. & Nottebohm, F. 1984. Modification of synapses in androgen-sensitive muscle. I. Hormonal regulation of acetylcholine receptor number in the songbird syrinx. *J. Neurosci.* 4, 786--792.
- Brémond, J.C. 1976. Specific recognition in the song of Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*). *Behaviour* 58, 99-116.
- Brenowitz, E.A. 1990. Altered perception of species-specific song by female birds after lesions of a forebrain nucleus. *Science.* 251, 303-305.
- Brenowitz, E.A. & Kroodsma, D.E. 1996. The neuroethology of birdsong. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller). pp.285-304. *Cornell University Press, Ithaca & London.*
- Brown, T.J. & Handford, P. 1996. Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *The Condor* 98, 608-623.&

- **Catchpole, C. K. 1980.** Sexual Selection and the evolution of complex songs among european warblers of the genus Acrocephalus. *Behaviour* **74**, 149-166.
- **Catchpole, C. K. 1982.** The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: *Acoustic Communication in Birds. Vol. 1* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 297-319. *New York Academic Press*.
- **Catchpole, C. K., Dittami, J. & Leisler, B. 1984.** Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with estradiol. *Nature, London* **312**, 563-564.
- **Catchpole, C.K., Leisler, B. & Dittami, J. 1986.** Sexual differences in the response of captive great reed warblers (Acrocephalus arundinaceus) to variation in song structure and repertoire size. *Ethology* **73**, 69-77.
- **Catchpole, C. K. & Leisler, B. 1989.** Variation in the song of the aquatic warbler Acrocephalus paludicola in response to playbacks of different song structures. *Behaviour*, **108**, 125-138.
- **Catchpole, C.K. 1996.** Song and female choice: good genes and big brains? *TREE* **9**, 358-360.
- **Clark, C.W., Marler, P & Beeman K. 1987.** Quantitative analysis of animal vocal phonology: an application to swamp sparrow song. *Ethology* **76**, 101-115.
- **Clower, R.P., Nixdorf, B.E. & De Voogd, T.J. 1989.** Synaptic plasticity in the hypoglossal nucleus of female canaries: structural correlates of season, hemisphere and testosterone treatment. *Behav. Neural Biol.* **52**, 69-77.
- **Combes, C. 1995.** Interactions durables : Ecologie et Evolution du Parasitisme. *Masson Paris*.
- **Dabelsteen, T. & Pedersen, S.B. 1988.** Do female blackbirds, Turdus merula, decode song in the same way as males? *Anim. Beh.* **36**, 1858-1860.
- **Dabelsteen, T. & Pedersen, S.B. 1992.** Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by blackbirds (Turdus merula ). *Behaviour* **121**, 259-287.
- **Dabelsteen, T. & Pedersen, S.B. 1993.** Song- based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, Turdus merula . *Anim. Behav.* **45**, 759-771.
- **Darwin, C. 1859.** L'origine des espèces. *Réédition Flammarion, Paris, 1992*.
- **Darwin, C. 1871.** The descent of man and selection in relation to sex. *John Murray, London*.
- **Dawkins, R. 1996.** Le gène égoïste, 2ème édition. *Traduction française. Odile Jacob*.
- **De Voogd, T.J. 1986.** Steroid interactions with structure and function of avian song control regions. *J. Neurobiol.* **17**, 177-201.
- **Del Negro, C. Gahr, M. Leboucher, G. & Kreutzer M. 1998:** The selectivity of sexual response to song displays: Effects of partial chemical lesion of the HVC in female canaries. *Beh. Brain Res.*
- **Duboule, D. 1994.** Guidebook to the homeobox genes. *Oxford University Press*.
- **Eberhardt, L. 1994:** Oxygen consumption during singing by male Carolina Wrens (Thryothorus ludovicianus). *Auk* **111**, 124-130.
- **Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R. F. 1991.** Male song as a cue for mate choice in the European Starling. *Behav.* **116**, 210-238.

- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R.F. 1993. Function of the song and song repertoire in the european starling (*Sturnus vulgaris*): an aviary experiment. *Behaviour* 125, 51-66.
- Endler, J. 1986. Natural selection in the wild. *Princeton University Press*.
- Endler, J.A. 1992. Sensory drive: does sensory biology bias or constrain the direction of evolution? *Am. Nat.* 139, 1-3.
- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. *Clarendon, Oxford*.
- Fisher, R.A. 1954. Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a process* (Eds: J. Huxley, A.C. Hardy & E.B. Ford), pp. 71-83. *Allen and Unwin, London*.
- Francis, R.C. 1995. Evolutionary neurobiology. *TREE* 10, 7, 276-281.
- Gahr, M. 1994. Brain structure: causes and consequences of brain sex. In: *The differences between sexes* (Eds: R.V. Short et E. Balaban), pp. 273-302. *Cambridge University Press*.
- Gahr, M., Güttinger, H.R. & Kroodsma, D.E. 1993. Estrogen receptors in the avian brain : survey reveals general distribution and forebrain areas unique to songbirds. *J. Comp. Neurol.* 327, 112-122.
- Goller, F. & Suthers, R.A. 1996a. The role of syringeal muscles in gating airflow and sound production in singing brown thrashers. *J. Neurophysiol.* 70, 867-876.
- Goller, F. & Suthers, R.A. 1996b. The role of syringeal muscles in controlling phonology of bird song. *J. Neurophysiol.* 76, 287-300.
- Grafen, A. 1990. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J. Theor. Biol.* 144, 473-516.
- Grant, P. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. *Princeton University Press*.
- Grant, P. 1997. La sélection naturelle et les pinsons de Darwin.. In: *L'évolution. Dossier Pour la Science Hors série.*, pp. 140-145.
- Gray, D.A. & Hagelin, J.C. 1996. Song repertoires and sensory exploitation: reconsidering the case of the common grackle. *Anim. Behav.* 52, 795-800.
- Greenewalt, C.H. 1968. Bird song: acoustics and physiology. *Smithsonian Inst. Press, Washington*.
- Greenewalt, C.H. 1969. How birds sing. *Scientific American* Nov. 1969, 126-139.
- Guilford, T. & Dawkins, M.S. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42, 1-15.
- Guilford, T. 1995: Animal signals: all honesty and light? *TREE* 10, 100-101.
- Güttinger, H.R., Wolffgramm, J. & Thimm, F. 1978: The relationships between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches and hybrids between the two species. *Behaviour* 65, 241-262.
- Güttinger, H.R. 1979. The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organization in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. *Z. Tierpsychol.* 49, 285-303.
- Güttinger, H.R. 1981. Self-differentiation of song organization by deaf canaries. *Z. Tierpsychol.* 56, 323-340.
- Güttinger, H.R. 1985. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour* 94, 254-278.



- **Hamilton, W.D. & Zuk, M. 1982.** Heritable true fitness and bright birds : a role for parasites ? *Science* **218**, 384-387.
- **Hartley, R.S. and Suthers, R.A. 1989.** Airflow and pressure during canary song : direct evidence for mini-breaths. *J. Comp. Physiol.* **165**, 15-26.
- **Hartley, R.S. 1990:** Expiratory muscle activity during song production in the Canary. *Respiration Physiology* **81**, 177-188.
- **Hartley, R.S. & Suthers, R.A. 1990.** Lateralization of syringeal function during song production in the canary. *J. Neurobiol.* **21**, 1236-1248.
- **Hartley, R.S., Chinn, M.S. & Ullrich, N.F.E. 1997.** Left syringeal dominance in testosterone-treated female canaries. *Neurobiol. Learn. Mem.* **67**, 248-253.
- **Hasselquist, D. 1994.** Male attractiveness, mating tactics and realized fitness in the polygynous Great Reed Warbler. *Ph.D. dissertation, Lund University, Lund, Sweden.*
- **Hausberger, M., Black, J.M. & Richard, J.P. 1991.** Bill opening and sound spectrum in barnacle goose loud calls : individuals with wide mouths have higher pitched voices. *Anim. Behav.* **42**, 319-322.
- **Hérault, Y. & Duboule, D. 1998.** Comment se construisent les doigts? In: *L'origine des formes. La Recherche, N° spécial* **305**, pp. 40-44.
- **Hill, G. E. 1991;** Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature (London)* **350**, pp.337-339.
- **Hill, G. E. 1994.** Evolutionary inference from patterns of female preference and male display. *Beh. Ecol.* **6**, 3, 350-351.
- **Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H. & Hoi, H. 1995:** Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**, 399-405.
- **Horning, C.L., Beecher, M.D., Stoddard, P.K. & Campbell, S.E. 1993.** Song perception in the Song Sparrow: Importance of different parts of the song in song type classification. *Ethology* **94**, 46-58.
- **Houtman, A. E. 1992.** Female Zebra Finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proc. R. Soc. Lond. B* **249**, 3-6.
- **Hultsch, H. & Todt, D. 1989.** Song acquisition and acquisition constraints in the nightingale, *Luscinia megarhynchos*. *Naturwissenschaften* **76**, 83-85.
- **Kimura, M. 1983.** The neutral theory of molecular evolution. *Cambridge Univ. Press, Cambridge.*
- **King, A. P. & West, M. J. 1977.** Species identification in the north american cowbird: appropriate response to abnormal song. *Science, N. Y.* **195**, 1002-1004.
- **King, A.P., West, M.J. & Eastzer, D.H. 1980.** Song structure and song development as potential contributors to reproductive isolation in cowbirds (*Molothrus ater*). *J. Comp. Physiol. Psychol.* **94**, 1028-1036.
- **King, A.P. & West, M.J. 1983.** Dissecting cowbird song potency: assessing a song's geographic identity and relative appeal. *Z. Tierpsychol.* **63**, 37-50.
- **Kiosseva, L. 1996.** Séquences de chants de mâles et réponse sexuelle chez la femelle de canari domestique (*Serinus canaria*). *Mémoire de DEA, LEEC, Univ. Paris XIII.*
- **Kirkpatrick, M. & Ryan, M.J. 1991.** The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**, 33-38.
- **Klump, G.M. & Maier, E.H. 1989.** Gap detection in the Starling (*Sturnus vulgaris*). I. Psychophysical thresholds. *J. Comp. Physiol. A* **164**, 531-538.

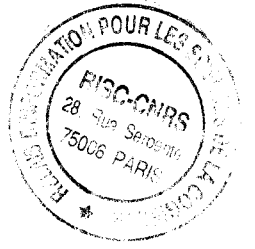
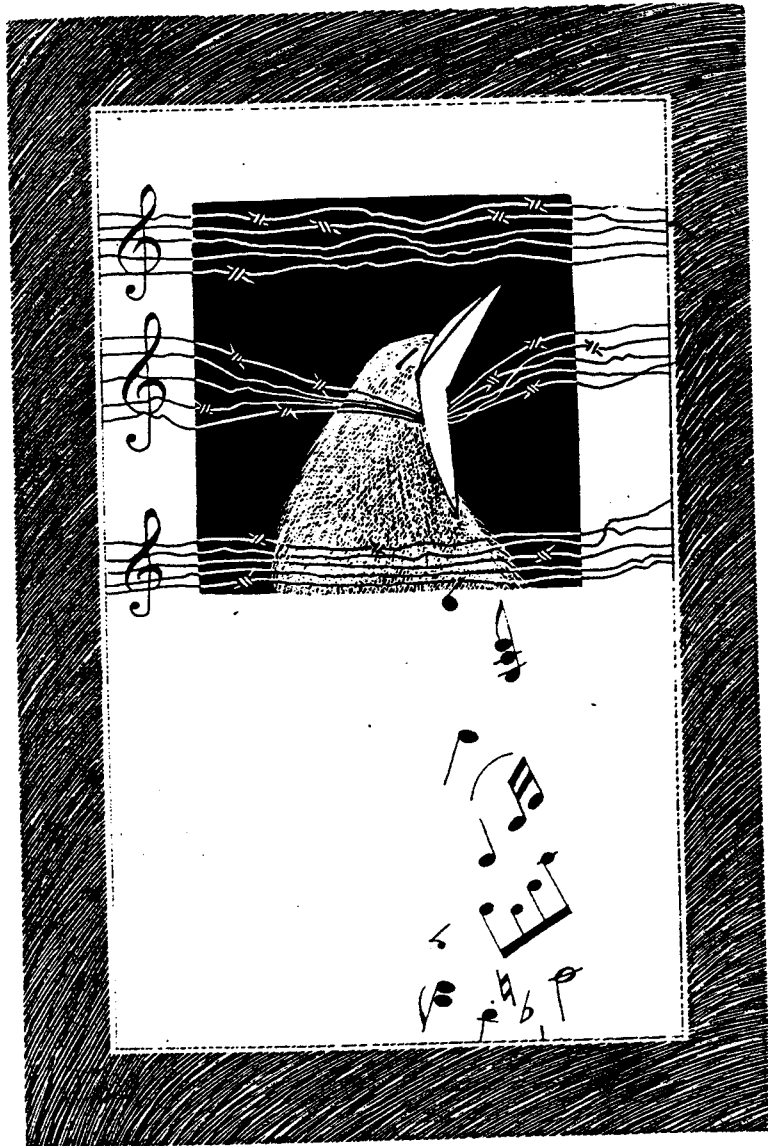
- Klump, G.M. & Gleich, O. 1991. Gap detection in the Starling (*Sturnus vulgaris*). III. Processing in the peripheral auditory system.. *J. Comp. Physiol. A* **168**, 469-476.
- Konishi, M. 1994. Pattern generation in birdsong. *Current opinion in Neurobiology* **4**, 827-831.
- Kreutzer, M.L & Vallet, E.M. 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour* **117**, 106-116.
- Kreutzer, M., Vallet, E. & Doucet, S. 1992. Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia* **48**, 679-682.
- Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1994. Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour* **129**, 293-305.
- Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1996. Female canaries display to songs of early isolated males. *Experientia* **52**, 277-280.
- Kroodsma, D.E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science, New York*. **192**, 574-575.
- Lambrechts, M. 1996: Organization and constraints on performance of bird song. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 305-320. *Cornell University Press, Ithaca & London*.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. L. & Dittami, J. 1994. Copulation Solicitation Displays in female canaries (*Serinus canaria*): Are estradiol implants necessary? *Ethology* **97**, 190--197.
- Leboucher, G. , Depraz, V., Kreutzer, M. L.& Nagle, L. 1998. Male song stimulation of female reproduction in canaries: Features relevant to sexual displays are not relevant to nest-buiding or egg-laying. *Ethology* **104**, .
- Lotem, A. 1993. Secondary sexual ornaments as signals: the handicap approach and three potential problems. *Etologia* **3**, 209-218.
- Margoliash, D., Fortune, E.S., Sutter, M.L., Yu, A.C., Wren Hardin, B.D. & Dave, A. 1994: Distributed representations in the song system of oscines: evolutionary implications and functional consequences. *Brain Behav. Evol.* **44**, 247-264.
- Marler, P. & Peters, S. 1977. Selective vocal learning in a sparrow. *Science* **198**, 519-521.
- Marler, P. 1985. Song learning: innate species differences in the learning process. In: *The biology of learning*. (Eds: Marler, P., Terrace, H.S.) *Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo*.
- Marler, P. & Sherman, V. 1985. Innate differences in singing behavior of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Anim. Behav* **33**, 57-71.
- Mather, K. 1953. The genetical structure of populations. *Sym. Soc. Exp. Biol.* **7**, 66-95.
- Maynard Smith, J. 1991. Theories of sexual selection. *TREE* **6**, 146-151.
- Miller, D.B. 1977. Two-voice phenomenon in birds: further evidence. *The Auk* **94**, 567-572.
- Moller, A.P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* **40**, 1185-1187.

- Mountjoy, D.J. & Lemon, R.E. 1991. Song as an attractant for male and female european starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **28**, 97-100.
- Mündinger, P.C. 1995. Behaviour-genetic analysis of canary song: inter-strain differences in sensory learning, and epigenetic rules. *Anim. Behav.* **50**, 1491-1511.
- Nagle, L., Kreutzer, M.L. & Vallet, E.M. 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia* **49**, 1022-1023.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997a: Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries. *Behaviour* **134**, 89-104.
- Nagle, L. & Kreutzer, M. 1997b. Adult female domesticated canaries can modify their song preferences. *Can. J. Zool.* **75**, 1346-1350.
- Nagle, L., Kreutzer, M.L & Vallet, E. M. 1997. A chorus song style influences sexual responses in female canaries. *Can. J. Zool.* **75**, 638-640.
- Nelson, D.A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour* **106**, 158-182.
- Nelson, D.A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor* **91**, 120-130.
- Nelson, D.A. & Marler, P. 1993. Innate recognition of song in white-crowned sparrows: a role in selective vocal learning? *Anim. Behav.* **46**, 806-808.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M.E. 1976: Left hypoglossal dominance in the control of Canary and White-crowned Sparrow song. *J. Comp. Physiol.* **108**, 171-192.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M.E. 1978. Relationship between song repertoire and age in the canary, *Serinus canarius*. *Z. Tierpsychol.* **46**, 298-305.
- Nottebohm, F., Manning, E. & Nottebohm, M.E. 1979: Reversal of hypoglossal dominance in canaries following unilateral syringeal denervation. *J. Comp. Physiol.* **134**, 227-240.
- Nottebohm, F. 1980. Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain Res.* **189**, 429-436.
- Nottebohm, F. 1993. The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. Conference proceedings "song learning and imprinting", 22-24 july 1992. *Netherlands journal of Zoology* **43**, 193-234.
- Nowicki, S., Westneat, M.W. & Hoese, W. 1992. Birdsong: motor function and the evolution of communication. *Semin. Neurosci.* **4**, 385-390.
- Pesch, A. & Güttinger, H.R. 1985. Der Gesang des Weiblichen Kanarienvogels. *Journal für Ornithologie* **126**, 108-110.
- Podos, J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Anim. Behav.* **51**, 1061-1070.
- Podos, J. 1997: A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* **51**, 537-551.
- Potter, R.K., Kopp, G.A. & Green, H.C. 1947. Visible speech. *New York, D. Van Nostrand Co.*
- Ratcliffe, L. & Otter, K. 1996: Sex differences in song recognition. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller). pp. 339-355. *Cornell University Press, Ithaca & London.*

- **Reynolds, J.D. & Harvey, P.H. 1994.** Sexual selection and the evolution of sex differences. In: *The differences between sexes* (Eds: R.V. Short et E. Balaban), pp. 53-70. *Cambridge University Press.*
- **Richard, J. P. 1991.** Song analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics* **3**, 45-60.
- **Ricquier, M. 1982.** *Traité méthodique de pédagogie instrumentale. 3ème édition. Gérard Billaudot éditeur.*
- **Ruan, J. & Suthers, R.A. 1996.** Myotopic representation of syringeal muscles in the hypoglossal nucleus of the cowbird. *Soc. Neurosci. Abst.* **22**, 1402.
- **Ryan, M. J. 1990.** Signals, species and sexual selection. *American Scientist* **78**, 46-52.
- **Ryan, M. J. 1991.** Sexual selection and communication in frogs. *TREE* **6**, 351-335.
- **Ryan, M.J. & Rand, A.S. 1995.** Female responses to ancestral advertisement calls in Tungura frogs. *Science* **269**, 390-392.
- **Saunders, J.C. & Henry, W.J., 1989:** The peripheral auditory system in birds: structural and functional contributions to auditory perception. In: *The comparative psychology of audition* (Eds : Dooling, R.J. & Hulse, S.H.), pp. 35-64. *Lawrence Erlbaum Associates. Hove and London.*
- **Searcy, W. A. & Marler, P. R. 1981.** A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science, N. Y.* **213**, 926-928.
- **Searcy, W. A., Marler, P. R. & Peters, S. S. 1981.** Species song discrimination in adult female song and swamp sparrows. *Animal Behav.* **29**, 997-1003.
- **Searcy, W. A. & Andersson, M. 1986.** Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**, 507-533.
- **Searcy, W.A. & Brenowitz, E.A. 1988.** Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature* **332**, 152-154.
- **Searcy, W.A. 1990.** Species recognition of song by female red-winged blackbirds. *Anim. Behav.* **40**, 1119-1127.
- **Searcy, W.A. & Yasukawa, K. 1990.** Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**, 123-128.
- **Searcy, W.A. 1992a.** Measuring responses of female birds to male song. In: *Playback and studies of animal communication* (Ed.: P.K. McGregor), pp. 175-189. *New York: Plenum Press.*
- **Searcy, W.A. 1992b.** Song repertoire and mate choice in birds. *Amer. Zool.* **32**, 71-80.
- **Searcy, W. & Yasukawa, K. 1996.** Song and female choice. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds: D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 339-355. *Cornell University Press, Ithaca & London.*
- **Shaw, K. 1995.** Phylogenetic tests of the sensory exploitation model of sexual selection. *TREE* **10**, 117-120.
- **Spitler-Nabors, K.J. & Baker, M.C. 1987.** Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. *Anim. Behav.* **35**, 380-386.
- **Suthers, R.A. 1990:** Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature* **347**, 473--477.

- Suthers, R. A., Goller, F. & Hartley, R. 1994. Motor dynamics of song production by mimic thrushes. *J. Neurobiol.* **25**, 917-936.
- Suthers, R. A., Goller, F. & Hartley, R. 1996. Motor stereotypy and diversity in the songs of mimic thrushes. *J. Neurobiol.* **30**, 231-245.
- Suthers, R.A. 1997. Peripheral control and lateralization of birdsong. *J. Neurobiology* **33**, 632-652.
- Suthers, R.A. & Goller, F. 1997: Motor correlates of vocal diversity in songbirds. In: *Current Ornithology*. (Eds: V. Nolan Jr., E. Ketterson & C. Thompson). *Plenum Press, NY*. Vol 14.
- Trân Quang Hai & Zemp, H. 1991. Recherches expérimentales sur le chant diphonique. In: *Cahiers de Musiques Traditionnelles, VOIX*, vol. **4**. pp 27-68. *Ateliers d'ethnomusicologie/AIMP, Genève*.
- Trân Quang Hai 1995. Survey of overtone singing style. *EVTA, Dokumentation 1994* (actes du congrès), pp 49-62. *Detmold*.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. - In: *Sexual selection and the descent of man. 1871-1971* (Ed: B.G. Campbell) *Aldins-Atherton, Chicago*, pp.136-171.
- Vallet, E.M., Kreutzer, M.L. & Richard, J.P. 1992. Syllable phonology and song segmentation: testing their salience in female canaries. *Behaviour* **121**, 155-167.
- Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* **49**, 1603-1610.
- Vallet, E., Kreutzer, M. & Gahr, M. 1996. Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. *Ethology* **102**, 617-628.
- Vallet, E.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.M., Beme, I. & Kreutzer, M.L. 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* **55**, 291-297.
- Voigt C. 1997. Der Gesangsaufbau und die Gefiederfärbung des männlichen Kanariengirlitzes (*Serinus canaria*) und deren Bedeutung für den Fortpflanzungserfolg: eine Feldstudie. *Diplomarbeit bei der Universität Bayreuth*.
- West, M.J., King, A.P., Eastzer, D.H. & Staddon, J.E.R. 1979. A bioassay of isolate cowbird song. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **93**, 124-133.
- West, M. J., King, A. P. & Easter, D. H. 1981. Validating the female bioassay of cowbird song: relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour*, **29**, p.490-501.
- West, M.J. & King, A.P. 1988. Vocalizations of juvenile cowbirds (*Molothrus ater*) evoke copulatory responses from females. *Develop. Psychobiol.* **21**, 543-552.
- Westneat, M.W., Long J.H., Hoese, W. & Nowicki, S. 1993. Kinematics of birdsong: Functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. Exp. Biol.* **182**, 147-171.
- Wild, J.M. 1997. Neural pathways for the control of birdsong production. *J. Neurobiology* **33**, 653-670.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205-214.

- **Zahavi, A. 1977.** The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* **67**, 603-605.
- **Zahavi, A. 1987:** The theory of signal selection and some of its implications. In : *International Symposium of Biological Evolution* (Ed: V.P. Delfino), pp. 305-327. *Bari: Adriatica Editrice.*
- **Zuk, M. 1991.** Sexual ornaments as animal signals. *TREE* **7**, 228-230.



- Boirey, πφτος 1995 -



H 0257-2

---

*Communication Inter-sexuelle  
chez un modèle  
d'Oiseau Chanteur: le Canari.  
Du Chant à la  
Syllabe.*

---



**Synthèse des activités de recherche  
et dossier de publications présentés pour obtenir  
*l'Habilitation à Diriger des Recherches***

**par Eric VALLET**

**à l'Université Paris X- Nanterre  
1998**

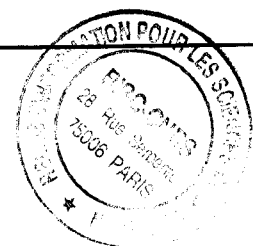




**SOMMAIRE**  
**du 2ème DOCUMENT:**  
**DOSSIER de PUBLICATIONS**

(pages)

- 1) 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. (1-11)
- 2) Vallet, E.M., Kreutzer, M.L. & Richard, J.P. 1992. Syllable phonology and song segmentation: testing their salience in female canaries. *Behaviour* 121, 155-167. (12-24)
- 3) Kreutzer, M., Vallet, E. & Doucet, S. 1992. Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia* 48, 679-682. (25-28)
- 4) Nagle, L., Kreutzer, M.L. & Vallet, E.M. 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia* 49, 1022-1023. (29-30)
- 5) Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1994. Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour* 129, 293-305. (31-43)
- 6) Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* 49, 1603-1610. (44-51)
- 7) Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1996. Female canaries display to songs of early isolated males. *Experientia* 52, 277-280. (52-55)
- 8) Vallet, E., Kreutzer, M. & Gahr, M. 1996. Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. *Ethology* 102, 617-628. (56-67)
- 9) Nagle, L., Kreutzer, M.L & Vallet, E. M. 1997. A chorus song style influences sexual responses in female canaries. *Can. J. Zool.* 75, 638-640. (68-70)
- 10) 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. (71)
- 11) Vallet, E.M., Beme, I. & Kreutzer, M.L. 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* 55, 291-297. (72-78)



**DIFFERENCES IN THE RESPONSES  
OF CAPTIVE FEMALE CANARIES TO VARIATION IN  
CONSPECIFIC AND HETEROSPECIFIC SONGS**

by

**MICHEL L. KREUTZER and ERIC M. VALLET<sup>1</sup>**

(Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, C.N.R.S. U.R.A. 667, Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France)

(With 1 Figure)  
(Acc. 10-XII-1990)

---

**1. Introduction**

An understanding of how females recognize potential mates is a fundamental point of evolutionary biology (SEARCY, 1982). DARWIN (1871) first assumed that females are more discriminating than males with regard to choice of mates. Developments in sexual selection theory have provided a framework for understanding how this evolved (FISHER, 1930; BATEMAN, 1948). TRIVERS (1972) stated that whichever sex provides the greater share of parental investment should be more discriminating in mate choice. As, in most species, females provide a parental investment greater than males, they are more likely to be selective. TRIVERS also proposed that females use male sexual displays as cues for choosing a mate. These displays often characterize males that are attracting and courting females.

---

<sup>1</sup> The study was supported by grants from C.N.R.S. (URA 667, Laboratoire d'Ethologie & Sociobiologie, Université Paris Nord) and the University Paris X (Laboratoire de Biologie du Comportement). We thank C. K. CATCHPOLE, W. A. SEARCY and anonymous reviewers for their useful comments on earlier versions of this article. Preliminary investigation on female canaries were partly performed while first author, granted by the C.N.R.S., was at the laboratory of H. R. GÜTTINGER at the University of Kaiserslautern, R.F.A., thanks are especially due to H. FUCHS and P. HEID for introducing M. KREUTZER to estradiol implant and laparotomy technics. H. R. GÜTTINGER kindly provided greenfinch and some canary tapes (border, harzer roller and wild) used in this study. We are grateful to C. MALLASSINAY & J. L. HEBERT who built the sound attenuation chambers and to V. BOULOUARD who gave good care to the birds. Special thanks are due to J. P. RICHARD (University of Rennes, Laboratoire d'Ethologie), who created the computer-analyser used in this study. P. ROBISSON and B. LEQUETTE helped with song stimuli analyses. Many thanks to C. PAYEN-KREUTZER who set up the figure.

## SONG DISCRIMINATION IN FEMALE CANARIES

Because of species isolation, it is important for females to recognize males of their own species. However, courtship signals vary among males in the same population and among populations of the same species (RYAN, 1990) and these variations are biologically meaningful (BALABAN, 1988a, b) being the target of sexual selection by female choice.

In male passerines, song is often used as a display in courting females. So, attracting females has certainly been an important factor shaping the songs which male birds have evolved (CATCHPOLE, 1982). Therefore, the song can be considered as a display partly resulting from sexual selection pressure.

Mating system in relation with song diversity and complexity, has been tested in different groups of passerine birds (KROODSMA, 1977; CATCHPOLE, 1980; CATCHPOLE & MCGREGOR, 1985).

A higher repertoire and song diversity has been shown to be important for females: in eliciting higher copulation solicitation display (SEARCY, 1984; CATCHPOLE *et al.*, 1984, 1986; BAKER *et al.*, 1986, 1987), in reproductive development (KROODSMA, 1976) and reproductive success (HOWARD, 1974; YASUKAWA *et al.*, 1980; MCGREGOR *et al.*, 1981). Song variety of individuals and populations (dialects) are salient for females (BAKER *et al.*, 1981, 1987; BALABAN, 1988a, b) and females are able to discriminate between conspecific and heterospecific songs (SEARCY *et al.*, 1981; CLAYTON & PRÖVE, 1989). Song can thus be studied as a potential mechanism of selective mating and for reproductive isolation in wild species (MARLER, 1960), domesticated species (CLAYTON & PRÖVE, 1989) and subspecies (KING *et al.*, 1980; SALOMON, 1989).

The aim of this study is to test song potential in reproductive isolation and sexual selection in canary (*Serinus canaria*). The songs of wild canaries and of different domesticated strains were tested. A comparison of songs of wild canaries and of different domesticated breeds reveals how selective breeding modified the song structure and diversity (MULLIGAN & OLSEN, 1969; GÜTTINGER, 1985). Different breeds have been selected for songs or appearance by the breeders. In the different strains the final characteristics of the song patterns are shaped by individual learning but certain features of utterances remain species specific.

Female responses to song were measured by playing different song stimuli to captive subjects and observing their courtship displays (KING & WEST, 1977; SEARCY & MARLER, 1981; BAKER *et al.*, 1981). In our experiments female canaries were implanted with estradiol and we investigated whether they would solicit more in response to conspecific than they would to heterospecific songs and whether they would discriminate between the songs of different canary breeds.

## 2. Material and methods

The basic procedure was to treat captive female canaries with estradiol and to present them with different song types. As demonstrated in other species of song birds, females usually respond to conspecific song with "copulation solicitation displays".

The number of these displays serve as a measure of the female response.

### a. *Subjects*

Ten different adult female canaries were tested. Birds were sexed by size of cloacal protuberance. Doubtful cases were checked by laparotomy. All females were one year to two years old. The strain of canary used for this study, locally called a "common canary", is an outbred form of heterogenous genetic background by comparison with the roller, border and other carefully bred "type" canaries. Each bird was implanted with crystalline  $17\beta$  estradiol contained in a silastic tube (7 mm long and contained 5-6 mm of hormone, 1.45 mm inner diameter, 1.925 mm outer diameter) with both ends plugged by silastic adhesive (Dow Corning). Implants were placed under the skin on the lateral surface of the body just anterior to the thigh, where they could easily be seen and removed later.

### b. *Housing*

Prior to treatment, all females were housed together in a  $2 \times 2 \times 2.5$  m aviary for one month at least, on a 15:9 (L/D) photoperiod. As soon as they were implanted, they were placed in cages ( $38 \times 33 \times 26$  cm) within sound attenuation chambers ( $52 \times 50 \times 40$  cm inside,  $80 \times 72 \times 70$  outside) within which they were kept during the entire testing period. Each sound attenuation chamber consisted of two concentric boxes. The interior box was equipped with a mirrored one-way glass front window, and the exterior box with a thick plexi-glass one (4 mm) to allow easy viewing without disturbing birds.

The birds were daily provided with seeds, fresh food, water and vitamins.

### c. *Measure of song potential*

In order to evaluate the degree of a female's sexual response we measured the number of copulation solicitation displays (C.S.D.) elicited. This highly selective display occurs normally in the breeding season, in the context of pair formation and copulation, only in response to courtship display of males. This response is of a clearly reproductive nature. Subsequently, C.S.D. are here used as index of female responses to male songs.

In a complete C.S.D., the responding female crouches, arches her back, and brings simultaneously her tail forward and her head back.

The wings are moved away from the body and vibrated. The feathers surrounding the cloacal region are separated. From preliminary tests, we noticed that incomplete C.S.D. could often occur. In this case the display is shorter (around 1 s.) and there is a lack of wing vibrations and/or of the complete tail movement.

The C.S.D. only appears during song playback. We measured the occurrence of displays: we scored the responses awarding a 0 for no display, a 0.5 for an incomplete display, a 1 for a complete display. Displays were recorded as separate events if they were separated by more than 1 s. of normal posture.

Scores for the responses of each female were summed separately over each entire "song bout" for statistical analysis.

### d. *Experimental songs*

Wild and domesticated canary songs have been extensively studied by GÜTTINGER (1985). From that comparison, it appeared that the song of wild canary and of different

## SONG DISCRIMINATION IN FEMALE CANARIES

domesticated strains differ (especially Harzer roller) mainly because breeders strongly select "song strains" for longer repetition of identical utterances (duration of tours).

In contrast, Border canaries, which are not selected for their song, but bred for appearance, sing short tours, more similar to the wild conspecific. But the Border syllable repertoire size (from 30 to 50 syllable types) differs greatly from the wild canaries (at least 120 different vocal patterns) as described by GÜTTINGER (1985) but does not differ from domesticated "song canaries" (from 36 to 42 syllable types, WASER & MARLER, 1977).

For the purpose of the experiments, in order to compare responses of canary females to conspecific and heterospecific male songs, we played back "song phrase stimuli" (Fig. 1). A song phrase stimulus consisted of 10 s. of song picked at random (except for one of the heterospecific songs, the song of the winter wren) in a song sequence. The selected songs were as follows:

Four conspecific songs, a Border song (DC1), a Common canary song (DC2), a Harzer roller—prize winner—(DC3), a Wild canary song (WC). Two heterospecific songs, a winter wren (WW) and a greenfinch (GF). These heterospecific songs were chosen, because, as most of the canary songs, their syntax is set up on the basis of repetitive trills wherein there are short notes. Tours, rhythmical repetitions of identical song units, form the frame of the songs in the three species (KREUTZER, 1974; GÜTTINGER, 1979). Canary (except the Common canary song, Laboratory breed) and greenfinch song phrase stimuli were randomly chosen from GÜTTINGER's sound library. The winter wren song recorded by KREUTZER (Rambouillet, France) was chosen especially for its long duration (10 s.).

### e. *Playback tapes.*

Each of the six song phrase stimuli was set up in a "song bout" of three minutes in order to compose a playback tape. Each song bout consisted of an alternation of a single song phrase stimulus (10 s. long) and of pauses (10 s. silence). So, the same song phrase stimulus was repeated 9 times. These values of the song phrase and pause durations were chosen according to the rules of canary song organisation (GÜTTINGER, 1981, 1985).

### f. *Playback design.*

A test session began two days after implantation. For several days, test tapes were played to the isolated females. The six different song bouts were presented in random order on each day. From one day to another, the "random order" changed. A test session lasted 33 minutes. Three minutes of silence separated the three minutes of each song bout. Testing was carried out between 11 h and 17 h, from April to July 1990. Females 1 to 3 were tested from 17 April to 15 May, females 4 to 6 were tested from 18 May to 15 June, females 7 to 10 were tested from 18 June to 16 July.

### g. *Apparatus.*

Playback stimuli from first generation copies of field tapes were played from a Panasonic tape recorder (RQ-P155, 50-14000 Hz) over an Aiwa full range speaker, power booster (SC-A8, 100-18000 Hz) placed in the sound-attenuation chamber.

### h. *Statistical analysis.*

For each song bout the scores in C.S.D. for the different presentations have been summed. Then the six stimuli have been compared and tested for significance using the Friedman two-way analysis of variance by ranks for comparisons between conditions, having first confirmed overall heterogeneity (SIEGEL & CASTELLAN, 1988).

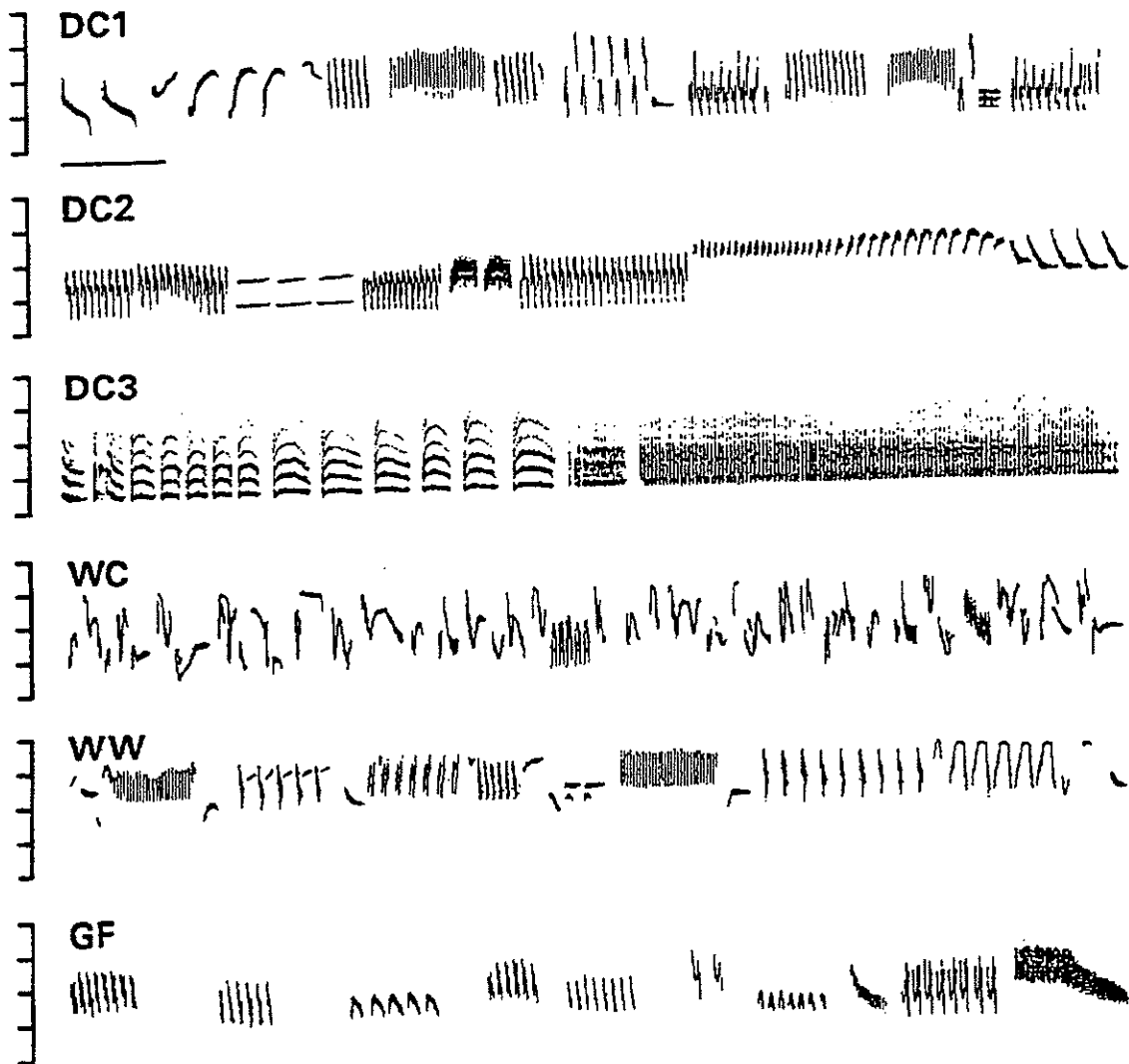


Fig. 1. Song phrase stimuli used in playback experiments. From top to bottom; four conspecific stimuli: Border strain (DC1), common domesticated canary strain (DC2), Harzer roller, a prize winner (DC3), wild canary (WC); two heterospecific stimuli: winter wren (WW) and greenfinch (GF). The time interval represents 1 sec. Frequency markers show, in ascending order, 0, 2, 4, 6 and 8 kHz.

### 3. Results

The ten adult females were tested with four different conspecific songs (DC1, DC2, DC3, WC) and two heterospecific songs (WW, GF) (Fig. 1). No female failed to respond. For all the females, a conspecific song (DC1 or DC2) elicited most copulation solicitation displays (C.S.D. - Table 1). Three females responded only to the conspecific songs (DC1, DC2, DC3, WC). Three females responded to conspecific songs and to one heterospecific song (WW), and four females responded to all six playback stimuli.

TABLE 1. Responses of captive female canaries in six stimuli playback experiment

Female responses	Type of playback						$\chi^2$	Friedman analysis P	Multiple comparisons ( $\alpha = .05$ )
	DC1	DC2	DC3	WC	WW	GF			
Number of copulation solicitation displays (C.S.D.)	125.5	131	36	65.5	66.5	63			
Sums of ranks (R <sub>i</sub> )	54.5 <sup>a*</sup>	52 <sup>a</sup>	23 <sup>b</sup>	30 <sup>c</sup>	27.5 <sup>b</sup>	23 <sup>b</sup>	29.7	< .001	23.8

Response heterogeneity and multiple comparisons for the different playback song phrase stimuli was tested by Friedman two-way analysis of variance by ranks (ANOVA). All statistics are non parametric, so sum values are only for illustration. n = number of different captive females tested. Song responses with similar label (a or b) indicate no significant differences ( $p > .05$ ), if labelled differently (<sup>a</sup> of <sup>b</sup>) then there is a significant difference ( $p < .05$ ). Song responses labelled c are only significantly different from a\*. High ranking indicates the most preferred song phrase stimuli. Conspecific and heterospecific song phrase stimuli are presented in the material and methods section of the text (experimental songs). Song stimuli are shown in Fig. 1.

There is significant heterogeneity in the response to the six different song phrase stimuli (Table 1) for the number of copulation solicitation displays (C.S.D.-Friedman,  $df = 5$ ,  $\chi^2 = 29.7$ ,  $p < .001$ ).

Since high ranking indicates the most behaviourally salient song, phrase song stimuli DC1 and DC2 are by far the most preferred. The numbers of C.S.D. to DC1 and DC2 are not significantly different from each other. Comparisons of DC1, or DC2, with the other song phrase stimuli, show significant different responses, except between DC2 and WC. Responses to song phrases DC3, WC, WW and GF are not significantly different.

So, two of the conspecific songs (Border strain - DC1, and Common domesticated - DC2) elicited strong responses. The heterospecific songs elicited weak responses as the Harzer roller (DC3). Responses to the Wild canary song (WC) are weaker than responses to the Border song (DC1) and the Common canary song (DC2), but significant difference appears only with the Border (DC1) and not with the own breed song (DC2).

#### 4. Discussion

##### a. Species discrimination and reproductive isolation.

Commonly in wild species females demonstrate a high degree of species discrimination. Here, if one compares the female responses to the two heterospecific songs with the responses to Border or Own breed songs, the results show that the two heterospecific songs elicit significantly weaker responses. So, these data are consistent with previous conclusions of many authors dealing with wild avian species, exposed to conspecific *versus* heterospecific songs (KING & WEST, 1977; SEARCY & MARLER, 1981; SEARCY *et al.*, 1981; SPITLER & BAKER, 1987). Nevertheless, most of female canaries (seven) did display in response to one or two heterospecific songs. These reactions to heterospecific songs are stronger than commonly observed in wild species (*e.g.* SEARCY *et al.*, 1981; SEARCY & BRENOWITZ, 1988).

Moreover, the comparison between responses to heterospecific songs *versus* two of the conspecific ones (WC and DC3) show that no significant difference appears. One explanation could be that the song structure (acoustic features as phonology and/or syntax) drives the females to give a somewhat "ambiguous" status to particular own species and heterospecific songs. An other explanation is related to the fact that we are dealing with species recognition in a domesticated bird which has



## SONG DISCRIMINATION IN FEMALE CANARIES

been subject mainly to artificial selection for many generations. During the period of domestication, there can have been little if any selection for reinforcement or reproductive isolation. Therefore, if reinforcement is important, one would expect species discrimination should be weaker (SEARCY & ANDERSSON, 1986) and our results support this assumption. So, the song discrimination and, therefore, the reproductive isolation would be weaker in canary than in wild species.

### b. Breed discrimination and sexual selection.

Our results indicate that female canaries exhibited high levels of sexual behaviour when hearing their own breed song. These strong responses to the own breed are consistent with reactions to songs of various subspecies (CLAYTON & PRÖVE, 1989) or to the own dialect (BAKER *et al.*, 1981, 1982, 1987; BALABAN, 1988b). Nevertheless, in our results, if the potential of the own breed song is high, there is a song of an alien breed to which responses are strong too. Song preference tests indicate that females exhibited a high level of response to a Border song, as six females did choose this song (DC1) as the most attractive *versus* four females the Common domestic song (DC2). However, this difference is not significant. The Border song classified as near the Wild song on the basis of tours duration, but as near the Common canary song for syllable diversity by GÜTTINGER (1985) is clearly classified by females common canary as near their familiar standard (Common canary) from a perceptive or cognitive view point. An other lack of sharp discrimination between the own breed song and an alien one is revealed by the no significant difference between the song potentials of the Wild and Common canary.

The Harzer roller song elicited weak responses. One explanation for this fact may be found in its song structure. This song is very monotonous (Fig. 1) and the weak interest of female canaries for this monotonous song can be linked up to KROODSMA's observations (1976): female canaries involved in reproductive activities laid less eggs and were less active in nest building when hearing monotonous songs than large syllable repertoires.

As a whole, the responses to the different breed songs show a lack of sharp discrimination; the sexual selection seems to be weak in this domesticated species. Compared to the natural processes of reproductive isolation and sexual selection that one could observe in wild species, these processes in canary may certainly have been relaxed by breeders who selected different strains in artificial conditions.

## Summary

The song of male canaries (*Serinus canaria*) differs greatly from one strain to another (wild and different domesticated breeds) depending on breeders' attempt during selective breedings. Female canaries (common canary strain) previously treated with estradiol were tested for their sexual copulation solicitation display in response to heterospecific and conspecific song stimuli. Heterospecific songs, winter wren (*Troglodytes troglodytes*) and greenfinch (*Chloris chloris*), elicited significantly weak reactions from females, but most of the females did react to these heterospecific songs. Two conspecific songs, the females' own strain song and a Border song, elicited significantly strong reactions compared to Harzer roller. A wild canary song has an intermediate song potential between Border and Harzer roller. As a whole these results support the ideas that artificial selection may have relaxed the strength of reproductive isolation and sexual selection.

## References

- BALABAN, E. (1988a). Bird song syntax: learned intraspecific variation is meaningful. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85, p. 3657-3660.
- (1988b). Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants. — Behaviour 105, p. 292-322.
- BAKER, M. C., BJERKE, T. K., LAMPE, H. U. & ESPMARK, Y. O. (1986). Sexual response of female great tits to variation in size of male's song repertoires. — Am. Nat. 128, p. 491-498.
- , ——, —— & —— (1987). Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. — Anim. Behav. 35, p. 395-401.
- , SPITLER-NABORS, K. J. & BRADLEY, D. C. (1981). Early experiences determines song dialect responsiveness of female sparrows. — Science, N.Y. 214, p. 819-821.
- , —— & —— (1982). The response of female mountain white-crowned sparrows to songs from their natal dialect and a alien dialect. — Behav. Ecol. Sociobiol. 10, p. 175-179.
- BATEMAN, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. — Heredity 2, p. 349-368.
- CATCHPOLE, C. K. (1980). Sexual Selection and the evolution of complex songs among european warblers of the genus *Acrocephalus*. — Behaviour 74, p. 149-166.
- (1982). The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. — In: Acoustic communication in birds, Vol. 1 (D. E. KROODSMA & E. H. MILLER, eds). Academic Press, New York, p. 297-319.
- , DITTAMI, J. & LEISLER, B. (1984). Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with estradiol. — Nature, London 312, p. 563-564.
- & MCGREGOR, P. K. (1985). Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in european buntings of the genus *Emberiza*. — Anim. Behav. 33, p. 1378-1380.
- CLAYTON, N. & PRÖVE, E. (1989). Song discrimination in female zebra finches and bengalese finches. — Anim. Behav. 38, p. 352-353.
- DARWIN, C. (1871). The descent of man and selection in relation to sex. — John Murray, London, 475 p.
- FISHER, R. A. (1930). The genetical theory of natural selection. — Oxford, Clarendon, 272 p.
- GÜTTINGER, H. R. (1979). The integration of learnt and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organization in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. — Z. Tierpsychol. 49, p. 285-303.
- (1981). Self-differentiation of song organization rules by deaf canaries. — Z. Tierpsychol. 56, p. 323-340.
- (1985). Consequences of domestication on the song structures in the canary. — Behaviour 94, p. 254-278.

## SONG DISCRIMINATION IN FEMALE CANARIES

- HOWARD, R. D. (1974). The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottus*). — *Evolution* 28, p. 428-438.
- KING, A. P. & WEST, M. J. (1977). Species identification in the north american cowbird: appropriate response to abnormal song. — *Science*, N.Y. 195, p. 1002-1004.
- , — & EASTZER, D. H. (1980). Song structure and song development as potential contributors to reproductive isolation in cowbirds (*Molothrus ater*). — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 94, p. 1028-1036.
- KREUTZER, M. (1974). Stéréotypie et variations dans les chants de proclamation territoriale du Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). — *Rev. Comp. Anim.* 8, p. 270-286.
- KROODSMA, D. E. (1976). Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. — *Science*, N.Y. 192, p. 574-575.
- (1977). Correlates of song organisation among north american wrens. — *Am. Nat.* 111, p. 995-1008.
- MCGREGOR, P. K., KREBS, J. R. & PERRINS, C. M. (1981). Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). — *Am. Nat.* 118, p. 149-159.
- MARLER, P. R. (1960). Bird song and mate selection. — In: *Animal sounds and communication* (W. E. LANYON & W. A. TAVOLGA, eds). Washington D.C. American Inst. Biol., p. 348-367.
- MULLIGAN, J. A. & OLSEN, K. C. (1969). Communication in canary courtship calls. — In: *Bird vocalizations* (R. A. HINDE, ed.). Cambridge University Press, p. 165-184.
- RYAN, M. J. (1990). Signals, species and sexual selection. — *American Scientist* 78, p. 46-52.
- SALOMON, M. (1989). Song as a possible reproductive isolating mechanism between two parapatric forms. The case of the chiffchaffs (*Phylloscopus c. collybita* and *P. c. brehmii*) in the western pyrenees. — *Behaviour* 111, p. 270-290.
- SEARCY, W. A. (1982). The evolutionary effects of mate selection. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, p. 57-85.
- (1984). Song repertoire size and female preferences in song sparrows. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, p. 281-286.
- & ANDERSSON, M. (1986). Sexual selection and the evolution of song. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, p. 507-533.
- & BRENOWITZ, E. A. (1988). Sexual differences in species recognition of avian song. — *Nature* 332, p. 152-154.
- & MARLER, P. R. (1981). A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. — *Science* N.Y. 213, p. 926-928.
- , — & PETERS, S. S. (1981). Species song discrimination in adult female song and swamp sparrows. — *Anim. Behav.* 29, p. 997-1003.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N. J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. — McGraw-Hill Book co., New York.
- SPITLER-NABORS, K. J. & BAKER, M. C. (1987). Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. — *Anim. Behav.* 35, p. 380-386.
- TRIVERS, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. — In: *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (B. G. CAMPBELL ed.). Aldine-Atherton, Chicago, p. 136-171.
- WASER, M. S. & MARLER, P. R. (1977). Song learning in canaries. — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77, p. 1-7.
- YASUKAWA, K., BLANK, J. L. & PATTERSON, C. B. (1980). Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, p. 233-238.

### Résumé

Chez les canaris le chant des mâles est très différent entre canaris sauvages et domestiques ainsi qu'entre les différentes souches domestiques. Ceci dépend beaucoup des sélections

MICHEL L. KREUTZER & ERIC M. VALLET

et apprentissages exercés par les éleveurs. Nous avons mesuré le nombre de postures de copulation prises par des femelles canaris (souche commune) implantées sous oestradiol lors de l'audition de chants aspécifiques et spécifiques. Les chants aspécifiques, troglodyte (*Troglodytes troglodytes*) et verdier (*Chloris chloris*) s'ils ne déclenchent que de faibles réactions de la part des femelles, déterminent cependant des réponses. Deux chants de congénères, le chant Border et celui de la propre souche des femelles (canari commun) déterminent des réactions importantes comparées à celles induites par un chant de canari Harzer roller. Le chant de canari sauvage détermine des réponses intermédiaires. Ces résultats montrent que durant la domestication, l'isolement reproducteur et la sélection sexuelle se sont affaiblis comparés à ce que l'on observe chez les espèces sauvages.

## **SYLLABLE PHONOLOGY AND SONG SEGMENTATION: TESTING THEIR SALIENCE IN FEMALE CANARIES**

by

**ERIC M. VALLET<sup>1)</sup>, MICHEL L. KREUTZER<sup>1,3)</sup> and JEAN-PIERRE  
RICHARD<sup>2,4)</sup>**

(<sup>1</sup> Laboratoire d'Ethologie et Sociobiologie, C.N.R.S. U.R.A. 667 Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France and <sup>2</sup> Laboratoire d'Ethologie, C.N.R.S. U.R.A. 373 Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex, France)

(With 4 Figures)

(Acc. 2-III-1992)

### **Summary**

By stimulating female common domesticated canaries with computer edited song stimuli, we investigated the salience of own breed phonology or song segmentation. These own breed acoustic parameters versus alien breed's and heterospecific ones were tested using copulation solicitation displays as an index of female responses. We found that females gain information about their own breed identity from both phonology and song segmentation. Border strain syllables or segmentation ensure high levels of responses, similar to those elicited by own breed ones. By contrast, harzer strain, wild canary and greenfinch phonology or segmentation elicited low levels of displays. The weaker reactions were recorded to harzer phonology. Processes involved in female recognition of multipartite songs are discussed and compared to those used by male oscines.

### **1. Introduction**

In various passerine species the conspecific songs elicit significantly higher levels of sexual behaviour in females than do heterospecific songs (KING & WEST, 1977; SEARCY & MARLER, 1981; SEARCY *et al.*, 1981;

---

<sup>3)</sup> To whom all correspondence should be addressed.

<sup>4)</sup> The study was supported by grants from C.N.R.S. (URA 667, Laboratoire d'Ethologie & Sociobiologie, Université Paris Nord) and the University Paris X (Laboratoire de biologie du Comportement). We thank P. ADRET, E. A. BRENOWITZ, H. R. GÜTTINGER, G. LÉBOUCHER and two anonymous reviewers, for their useful comments on earlier versions of this article. H. R. GÜTTINGER kindly provided greenfinch and some canary tapes (border, harzer roller and wild) used in this study. Special thanks are due to A. LENEGRATE (University of Paris Nord, Laboratoire d'Ethologie) for software realisation and assistance with song stimuli analyses. Many thanks to E. BALABAN for advice about playback design, D. KROODSMA kindly provided useful information to create the sound attenuation chambers. We are grateful to C. MALASSINAY & J. L. HEBERT who built them and to V. BOULOUARD & F. VOYER who cared for the birds. Special thanks to P. ADRET and D. NEWMAN for improving the English. We wish to acknowledge the assistance of S. DOUCET & L. NAGLE.

CATCHPOLE *et al.*, 1984; SPITLER & BAKER, 1987). Moreover, females were found to discriminate between their own and alien dialects (BAKER *et al.*, 1981, 1982, 1987; BALABAN, 1988) or between songs of various subspecies (wild species: WEST & KING, 1985; domesticated species: CLAYTON & PRÖVE, 1989). In female canaries, discrimination occurs between conspecific and heterospecific songs with a very different syntactical structure, even when song stimuli share some acoustic properties (BRENOWITZ, 1991). However, neither species nor breed recognition appears to be as acute as in other species (KREUTZER & VALLET, 1991). This song potential is likely to be due to different acoustic cues of the song.

By using digital microcomputer techniques in order to manipulate song parameters, different authors (PETERS *et al.*, 1980; SHIOVITZ & LEMON, 1980; DABELSTEEN & PEDERSEN, 1985; BREMOND, 1986; KREUTZER, 1990) demonstrated how convenient these manipulations were to appreciate the contribution of each parameter type for species recognition and to test information-conveyance hypothesis (DATE *et al.*, 1991). We have used a similar approach to investigate the internal structure of song, namely syllable phonology and song segmentation.

So far, most studies on song recognition have concentrated on intrasexual communication, especially in territorial context (BECKER, 1982; for a review) and vocal learning (*e.g.* MARLER & PETERS, 1988). Phonology appears to be a very important cue in both song learning and species recognition, while temporal pattern do not, when natural song consists of identical repetitions of the same syllable and is "one-segmented" (Swamp sparrow: MARLER & PETERS, 1989; Cirl bunting: KREUTZER, 1990). By contrast in a multipartite song (*i.e.* consisting of several song segments) temporal patterning or sequence of syllables (initial part of song) affect male responses (Nightingale: HULTSCH & TODT, 1982; Blackbird: WOLFFGRAMM & TODT, 1982). Moreover in such a multipartite song, both phonology and syntax may influence the male response (Song sparrow: PETERS *et al.*, 1980). Studies in Nightingale (HULTSCH & TODT, 1989) and Zebra finch (TEN CATE & SLATER, 1991) demonstrated that sequencing processes are involved in male song learning. Furthermore studies in Song sparrow learning stressed the interplay between phonology and song segmentation (MARLER & PETERS, 1988; MARLER, 1991).

Songs of the domesticated canaries are multipartite. If what is true for male song recognition and vocal learning is also true for female song discrimination, one would expect that phonology and song segmentation may have important influences on song recognition in female canaries. We report here on experiments aiming at testing these influences. Phonol-

ogy was tested using alien species' or alien breed's syllables versus own breed-control, the own segmentation rules and temporal patterning being held constant. Song segmentation was tested using alien species' or alien breed's song segmentation pattern versus own breed-control, the own breed syllables being employed to build all the song phrase stimuli. Given the tendency of canary song being multipartite we hypothesized that song segmentation and syllable phonology are relevant cues and that additive processes (SHIOVITZ & LEMON, 1980; KREUTZER & BREMOND, 1986; DATE *et al.*, 1991) may take place in song recognition by females.

## 2. General methods

The basic procedure was to treat captive female canaries with estradiol and to present them with different computed and manipulated male "song phrase stimuli". The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of copulation solicitation displays (CSD) to these stimuli. This highly selective display was described previously in different species. The CSD only appears during song playback. We measured the occurrence of displays: we scored the responses awarding a 0 for no display, a 0.5 for an incomplete display, a 1 for a complete display. These displays were scored as separate events if they were separated by more than 1 s of normal posture. Scores for the responses of each female were summed separately over each entire "song bout" for statistical analysis.

The strain of canary used in this study, locally called "common canary", is an outbred form of heterogenous genetic background by comparison with the roller, border and other carefully bred "type" canaries. Ten one year old female canaries were housed together in an aviary for one month at least prior to treatment, on a 15:9 (L/D) photoperiod. Birds were sexed by size of cloacal protuberance. Each female was then implanted with crystalline 17 $\beta$ -estradiol contained in a silastic tube (7 mm long, containing 5-6 mm of hormone, 1.45 mm inner diameter, 1.925 mm outer diameter) with both ends plugged by silastic adhesive (Dow Corning). Implants were placed under the skin on the lateral surface of the body just anterior to the thigh. As soon as they were implanted, they were caged in sound attenuation chambers for the entire testing period. Birds were observed through one-way glass windows to avoid disturbance. More details of the housing conditions can be found in KREUTZER & VALLET (1991).

For the purpose of our prior experiments (KREUTZER & VALLET, 1991) song phrase stimuli were set up in a song bout of three minutes. Values of the song phrase and pause durations (10 s each) were chosen according to the rules of canary song organisation (GÜTTINGER, 1981, 1985). The same song phrase stimulus was repeated nine times in order to allow full female displays. Observations of bird's behaviour during our prior experiments (1991) led us to shorten both pause and song phrase durations and to reduce the number of stimuli in the context of following investigations. In fact the onset of the displays occurred in 90% of the cases during the first part of a song phrase stimulus playback (1.5-5 s) and all the tested females displayed before the sixth stimulus occurrence. Consequently, the song phrase stimuli played back here consisted of 6 s and were separated by a 6 s pause. Eight song phrase stimuli were repeated thus making a 90 s bout of song.

All song phrase stimuli were built with computed song samples. Most of them were chosen from GÜTTINGER's sound library. In each experiment the control stimulus (CD control) was a 6 s sequence selected from the 10 s song phrase stimulus employed earlier (KREUTZER & VALLET, 1991, Fig. 1, DC2). This own strain common canary song elicited strong reactions in female canaries and was, therefore, selected as control. To allow comparison, alien breed song features were chosen according to previous tested songs. The

heterospecific song (greenfinch) was chosen because of previous comparisons with canary song (GÜTTINGER *et al.*, 1978; GÜTTINGER, 1979).

Artificial songs were created by assembling natural syllable types or song phrases into patterns in order to test the saliences of the common canary syllable phonology and song segmentation. These song phrases and syllables were taken in the middle part of natural songs. The songs were constructed using an analysis and synthesis software developed by J.-P. RICHARD (1991). The program provides editing commands that allow manipulations of a digitized signal along time, frequency and amplitude dimensions.

A test session began two days after implantation. The test tapes were played back for several days to the isolated females. The six different song bouts were presented in random order on each day. From one day to another, the "random order" changed. A test session lasted 16.5 minutes. Ninety seconds of silence separated the ninety seconds of each song bout. Testing was carried out between 10 and 18 h, from March to July 1991. Each test session (experiment 1 or 2) took place alternatively, from one day to another, once in the morning once in the afternoon to avoid birds' activity bias. Females 1 to 5 were tested from 20 March to 15 May, females 6 to 10 were tested from 18 May to 13 July.

Two observers scored the results, one in the morning and one in the afternoon. The number of tests was similar, so each observer carried out 50% of each experiment. Prior tests based on video tapes demonstrated agreement between observers. For logistic reasons this methodology was not generalized (in routine) over the whole testing period. Moreover, mobility of the observers greatly enhance observations, especially when females present their front or their back during incomplete CSD. Prior experiments were also carried out in order to verify that no temporal trend of CSD existed within a test session. We observed that the position of a particular song in a session does not influence the female responses. In details, complete CSD and incomplete CSD were scattered over the whole playback period of a test session.

Playback stimuli were played from a Panasonic tape recorder (RQ-P155, 50-14000 Hz) over an Aiwa full range speaker, power booster (SC-A8, 100-18000 Hz) placed in the sound-attenuation chamber. For each song bout the scores in CSD for the different presentations have been summed. Then, within each experiment, the six stimuli have been compared and tested for significance using the Friedman two-way analysis of variance by ranks for comparison of conditions with the control, having first confirmed overall heterogeneity (SIEGEL & CASTELLAN, 1988).

### 3. Experiments

#### Experiment 1:

#### Testing the salience of syllable phonology.

##### *Methods*

The objective of this experiment was to determine whether own strain phonology versus aliens' was an important cue in eliciting CSD by female canaries. The term phonology will refer to syllable structure, in the present case mostly the tonal quality and the frequency modulation of the syllables. We have tested these reactions to different song phrase stimuli (Fig. 1). By using digitally edited songs with the song segmentation and pattern held constant, we set up six song stimuli. A typical common domesticated canary song phrase (CD control—same strain as the subjects) was used as a model. The five other stimuli were obtained by "filling" song segments and the temporal model pattern with alien syllables (S): Border (BS), Wild canary (WS), Harzer roller (HS), Greenfinch (GS) and a mixed syllable song (MS). In all cases syllables were chosen according to: a) their duration to match as closely as possible the temporal "window" of CD control syllable durations, and b) their frequency range (FR) in order to match the usual FR of common domesticated canary.



## SYLLABLE PHONOLOGY AND SONG SEGMENTATION

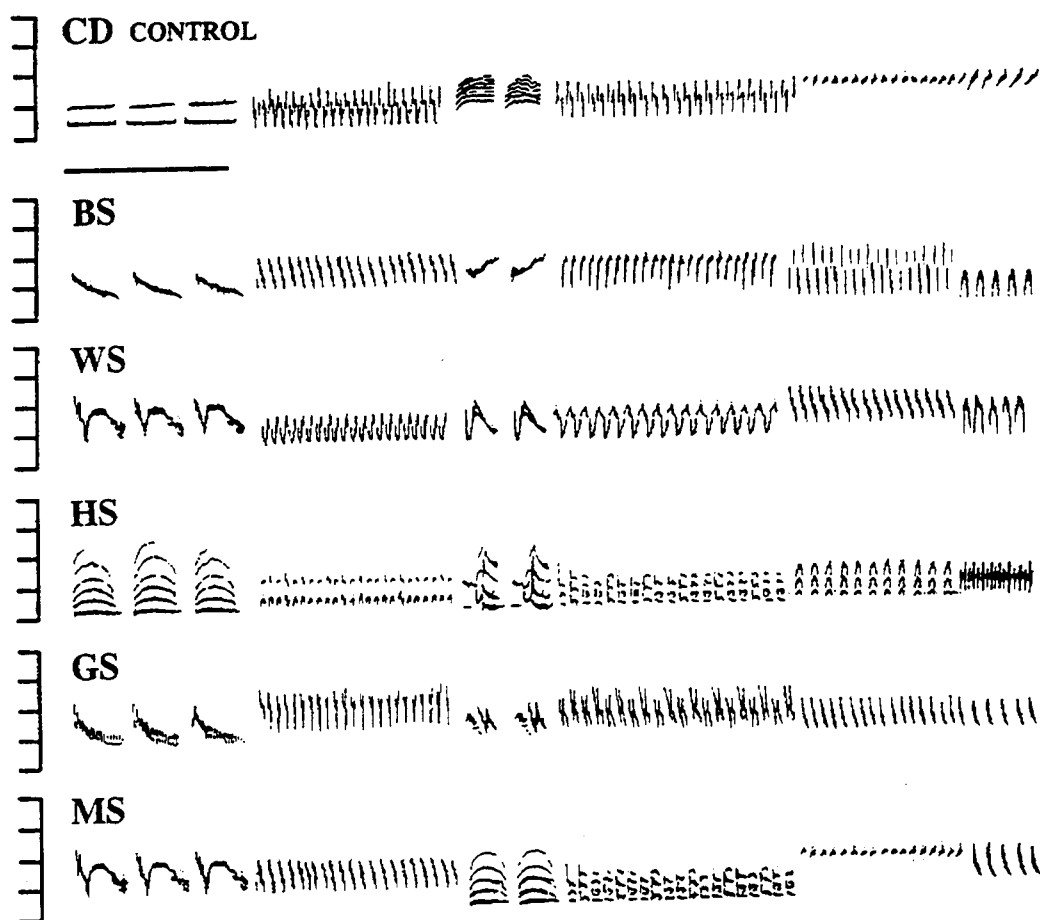


Fig. 1. Computer edited song phrase stimuli used in playback experiment 1: Saliency of *syllable phonology*. From top to bottom: Common Domesticated canary (CD control), conspecific *syllable phonology* (Border strain: BS, Wild canary: WS, Harzer roller strain: HS), heterospecific *syllable phonology* (Greenfinch: GS), mixed *syllable phonology* (MS). In all the cases, the pattern of song segmentation is from the common domesticated canary. The time interval represents 1 s. Frequency markers show, in ascending order, 0, 2, 4, 6 and 8 kHz.

Thus the FR of Border and Greenfinch syllables overlaps with that of the common canary songs. Nevertheless some Harzer syllables are lower pitched than control and some Wild canary syllables are higher pitched, because of the usual FR of their songs (see GÜTTINGER *et al.*, 1978). Consequently the own breed syllables differ in most of the cases from all the other syllables by the frequency modulation and the tonal quality. In the latter song (MS) song segments were generated at random from wild canary, border, harzer, harzer, common domesticated canary and greenfinch syllables respectively. We built this song expecting that heterogeneous phonologies were more ambiguous than homogeneous ones and if so, should elicit weak responses.

### *Results*

There was a significant heterogeneity in the number of CSD to each of the six song phrase stimuli (Friedman,  $df = 5$ ,  $\chi^2 = 36,2$ ,  $p < .001$ ). The

border syllable song (BS) phrase stimulus elicited a similar level of response as compared to the CD control (Fig. 2). In contrast WS, HS, GS and MS stimuli showed levels of responses that were significantly smaller than to the CD control (Friedman comparison of conditions with control,  $p < .05$  for HS, GS and MS,  $p = .05$  for WS - sums of ranks: CD control = 53, BS = 53, WS = 32, HS = 11.5, GS = 29, MS = 31.5; limit value = 21). HS elicited very weak reactions: no CSD was recorded in two females, while two other females did only display one CSD in response to it. As a whole these results demonstrate that song phonology is a salient feature in eliciting CSD.

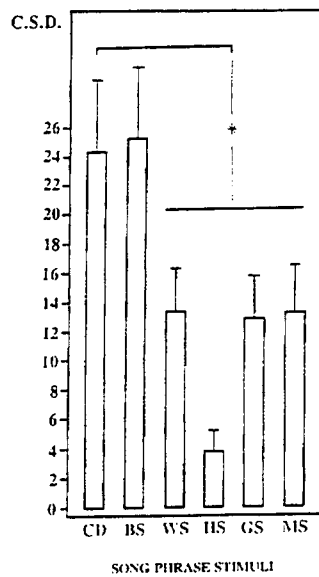


Fig. 2. Experiment 1: Salience of *syllable phonology*. The mean number (+ SE) of CSD elicited in female canaries by each song phrase stimulus (CD = Common Domesticated control, abbreviations are the same as in Fig. 1). Significant heterogeneity was tested using Friedman two-way analysis of variance by ranks. Label \* indicates significant differences ( $p < .05$ ) between CD control and WS, HS, GS and MS (Friedman comparison of conditions with control).

## Experiment 2:

### Testing the salience of song segmentation.

#### *Methods*

The objective of this experiment was to determine whether the breed song segmentation versus aliens' was an important cue in eliciting CSD in female canaries. The term song segmentation will refer to the organization of song in several phrases. The acoustic components in a phrase may be a trill (all the cases in canary breeds, greenfich and some cases in the wild canary), a note complex or even a simple note (most of the cases in wild

SYLLABLE PHONOLOGY AND SONG SEGMENTATION

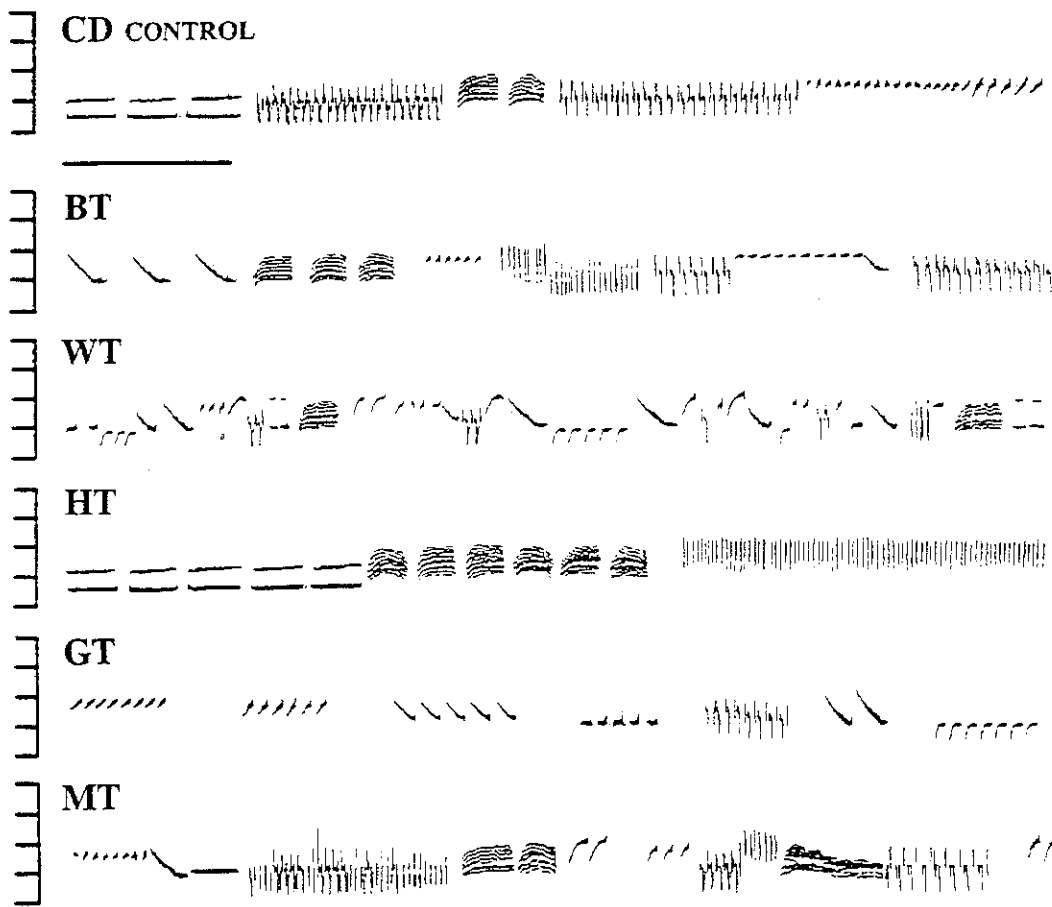


Fig. 3. Computer edited song phrase stimuli used in playback experiment 2: Saliency of *song segmentation*. From top to bottom: Common Domesticated canary (CD control), conspecific *song segmentation* (Border strain: BT, Wild canary: WT, Harzer roller strain: HT), hetero-specific *song segmentation* (Greenfinch: GT), mixed *song segmentation* (MT). All the syllables used to build these songs are from the common domesticated canary. The time interval represents 1 s. Frequency markers show, in ascending order, 0, 2, 4, 6 and 8 kHz.

canary). We “filled” aliens’ song segments (T for “trill”, observed in most of the cases) with digitally edited common canary syllables. Thus all syllables were from the common domesticated canary whereas the song segmentations were of different origins. Five song phrase stimuli were generated and compared to CD control, as previously (Fig. 3). The aliens’ patterning used were as follows: Border (BT), Wild canary (WT), Harzer (HT), Greenfinch (GT) and a “mixed patterning” (MT). In this latter song the segmentation was obtained by assembling durations of song segments and of inter segment silences taken at random from common canary, Border, Harzer, Wild canary and Greenfinch song phrase stimuli used in previous experiments. This randomized temporal pattern was “filled” with song segments of common canary syllables. We have built this song to find out whether any natural segmentation (own’s or alien’s) would elicit or not more responses than a random one.

*Results*

There was significant heterogeneity in the number of CSD to each of the six song phrase stimuli (Friedman,  $df = 5$ ,  $\chi^2 = 34.5$ ,  $p < .001$ ). The border (BT) song phrase stimulus is not significantly different from CD control in eliciting CSD (Fig. 4). WT, HT, GT and MT showed levels of responses that were significantly smaller than the CD control (Friedman comparison of conditions with control,  $p < .05$  in each case - sums of ranks: CD control = 56, BT = 53, WT = 31, HT = 23.5, GT = 17.5, MT = 28; limit value = 21). Of all the song phrase stimuli that were used GT was the only one that failed to elicit CSD in two females.

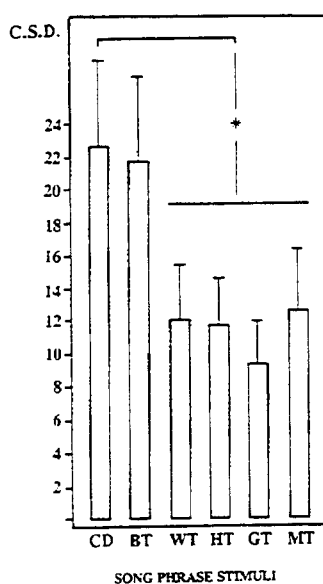


Fig. 4. Experiment 2: Saliency of *song segmentation*. The mean number (+ SE) of CSD elicited in female canaries by each song phrase stimulus (CD = Common Domesticated control, abbreviations are the same as in Fig. 3). Significant heterogeneity was tested using Friedman two-way analysis of variance by ranks. Label \* indicates significant differences ( $p < .05$ ) between CD control and WT, HT, GT and MT (Friedman comparison of conditions with control).

As a whole these results demonstrate the ability of female canaries to respond differentially to manipulated song segmentation.

## Experiments 1 &amp; 2.

There was no significant difference in the levels of CSD elicited by the song stimulus CD control in the experiments 1 & 2 ( $N = 10$ ,  $T = 15$ ,  $p > .05$ , Willcoxon two-tailed).

#### 4. Discussion

##### a. Phonology, segmentation and song potency.

Border strain syllables or segmentation ensure high levels of response, fully comparable to those recorded in response to the control stimulation. This strongly suggests that females do accept the phonology of this alien breed as their own's and that a weak shortening of phrases does not affect song potential. For the other alien breed and heterospecific phonologies (WS, HS, GS and MS; Fig. 2) or segmentations (WT, HT, GT and MT; Fig. 4), low levels of displays are recorded. However, the fact that females react to these songs, even if weakly, suggests that own breed song segmentation per se (experiment 1) or own breed phonology per se (experiment 2) convey information.

For GÜTTINGER *et al.* (1978) and GÜTTINGER (1985) the most striking differences between domesticated canary or border syllables and wild canary or greenfinch syllables reside mainly on two points: the tonal quality (harsh sounding occurs only in greenfinch and wild canary) and the frequency range (high pitched syllables occur frequently in wild canary). This may explain why females discriminated between common domesticated or border and other song stimuli.

In harzer roller, phonology is not an adequate cue in eliciting CSD. Its syllable morphology with numerous harmonics and some low pitched frequencies differs substantially from that of the common domesticated canary and may have given rise to the very weak song potential of HS (Fig. 2). An alternative explanation arises from comparison between the two types of syllables incorporated into the first phrases of this song and two types of canary courtship calls presented by MULLIGAN & OLSEN (1969; respectively no 16 p. 171 and no 23 p. 172). For example, strong structural similarities between the first syllables of HS song and call no 16 ("strongly aggressive" attack call, regarded by these authors as an indication of subsequent incompatibility between male and female) may lead to partial CSD inhibition.

Considering segmentation, the long intersegment silences in GT have a more negative effect on song recognition than song versatility (WT, MT) and perhaps, even monotony (HT). These long intersegment silences provided the most striking difference found by GÜTTINGER *et al.* (1978) in the temporal organization of the canary and greenfinch songs. Recent experiments on song discrimination in female canaries (BRENOWITZ, 1991) may help underlining the role of silence parameter: lack of response to the

white-crowned sparrow song may be partly due to the long intersegment silence value.

By testing phonology and segmentation we have emphasized that several parameters may act as cues to give song its optimal potency. Studies of song recognition in male redstarts (DATE *et al.*, 1991) may be relevant: in this type of multipartite song recognizably different parts are used simultaneously and summation of different criteria allows responses. Such a need for additive information may explain how female canaries process the song stimuli.

If so, such recognition processes are based on parameters with different developmental origins. For MARLER & WASER (1977) and GÜTTINGER (1981) the song of early deafened canaries are delivered in syllable-type segments in much the same way as in normal canary song. GÜTTINGER stated that the "song architecture" of the domesticated canary emerges mainly by "self-differentiation" without any auditory feedback stimulus. By contrast the fine structure of syllables is shaped by individual learning. Thus, the process of song recognition may be a mechanism incorporating both learned cue (phonology) and "self-differentiated" pattern (song segmentation).

Nevertheless, an alternative explanation to the additive processes may be found in the rejection marker hypothesis (BREMOND, 1976). Thus the weak reactions of female canaries to some song segmentations or phonologies may indicate that their recognition processes detect "wrong" acoustic parameters being able to block their reactions. For instance, the long intersegment silences of GT, may act in this way.

#### b. Do female and male oscines differ in species recognition?

The above results are consistent with our hypothesis that female canaries recognize multipartite songs using both phonology and song segmentation as male oscines in other species (PETERS *et al.*, 1980; BECKER, 1982). Nevertheless, we lack data to support the idea that, in canaries, males and females use phonology and song segmentation in the same way. Many authors hypothesized that female and male oscines should differ in song recognition. For SEARCY & BRENOWITZ (1988) females would be more discriminative than males, because hybrid matings would be more costly than males' displaying at an incorrect target. From another viewpoint, WILLIAMS & NOTTEBOHM (1985) suggest that the perceptual organization reflects the differential responsiveness of motor neurons to the sounds produced by songbirds. Because of sexual brain dimorphism, females and

males might differ in their perception of song (BRENOWITZ, 1991; NOTTEBOHM, 1991). According to DABELSTEEN & PEDERSEN (1988), differences in habitat use between males and females may yield sex differences in experiencing and decoding song. Should the evidence for a sex difference in song recognition in canary and other species be found, more experiments would be needed to evaluate whether it results from of perceptual strategy which weights differently the acoustic parameters or from cognitive processes which evaluate differently the meaning of these acoustic parameters (EHRET, 1989). The behavioural context perception and the motivational adjustment could be crucial factors for the accomplishment of an appropriate behavioural response.

### References

- BALABAN, E. (1988). Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants. — *Behaviour* 105, p. 292-322.
- BAKER, M. C., BJERKE, T. K., LAMPE, H. U. & ESPMARK, Y. O. (1987). Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. — *Anim. Behav.* 35, p. 395-401.
- , SPITLER-NABORS, K. J. & BRADLEY, D. C. (1981). Early experiences determines song dialect responsiveness of female sparrows. — *Science*, N.Y. 214, p. 819-821.
- , —— & —— (1982). The response of female mountain white-crowned sparrows to songs from their natal dialect and an alien dialect. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10, p. 175-179.
- BECKER, P. H. (1982). The coding of species-specific characteristics in bird sound. — In: *Acoustic communication in birds*. Vol. 1 (D. E. KROODSMA & E. H. MILLER, eds). Academic Press, New York, p. 213-252.
- BREMOND, J. C. (1976). Specific recognition in the song of Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*). — *Behaviour* 58, p. 99-116.
- (1986). Role of carrier frequency in the territorial songs of oscines. — *Ethology* 73, p. 128-135.
- BRENOWITZ, E. A. (1991). Altered perception of a species-specific song by female birds after lesions of a forebrain nucleus. — *Science*, N.Y. 251, p. 303-305.
- CATCHPOLE, C. K., DITTAMI, J. & LEISLER, B. (1984). Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. — *Nature* 312, p. 563-564.
- CLAYTON, N. & PRÖVE, E. (1989). Song discrimination in female zebra finches and Bengalese finches. — *Anim. Behav.* 38, p. 352-353.
- DABELSTEEN, T. & PEDERSEN, S. B. (1985). Correspondence between messages in the full song of the blackbird (*Turdus merula*) and meanings to territorial males, as inferred from responses to computerized modifications of natural song. — *Z. Tierpsychol.* 69, p. 149-165.
- & —— (1988). Do female blackbirds, *Turdus merula*, decode song in the same way as males? — *Anim. Behav.* 36, p. 1858-1860.
- DATE, E. M., LEMON, R. E., WEARY, D. M. & RICHTER, A. K. (1991). Species identity by bird song: discrete or additive information? — *Anim. Behav.* 41, p. 111-120.
- EHRET, G. (1989). Hearing in the mouse — In: *The comparative psychology of audition* (R. J. DOOLING & S. H. HULSE, eds). Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey, p. 3-32.

- GÜTTINGER, H. R. (1979). The integration of learned and genetically programmed behaviour: a study of hierarchical organization in songs of canaries, greenfinches and their hybrids. — *Z. Tierpsychol.* 49, p. 285-303.
- (1981). Self-differentiation of song organization rules by deaf canaries. — *Z. Tierpsychol.* 56, p. 323-340.
- (1985). Consequences of domestication of the strong structures in the canary. — *Behaviour* 94, p. 254-278.
- , WOLFFGRAMM, J. & THIMM, F. (1978). The relationship between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches, and hybrids between the two species. — *Behaviour* 65, p. 241-262.
- HULTSCH, H. & TODT, D. (1982). Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos B.*). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11, p. 253-260.
- & — (1989). Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos B.*): evidence of package formation. — *J. Comp. Physiol.* 169, p. 197-203.
- KING, A. P. & WEST, M. J. (1977). Species identification in the North American cowbird: appropriate response to abnormal song. — *Science, N.Y.* 195, p. 1002-1004.
- KONISHI, M. (1985). Birdsong: from behaviour to neuron. — *Ann. Rev. Neurosci.* 8, p. 125-170.
- KREUTZER, M. (1990). Bird phonology and species recognition: minimal song units are cues inducing strong reactions in male ciril buntings (*Emberiza cirilus*). — *Ethology Ecology Evolution* 2, p. 243-252.
- & BREMOND, J. C. (1986). Les effets additifs de la syntaxe et de la forme des syllabes lors de la reconnaissance spécifique chez le troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). — *Can. J. Zool.* 64, p. 1241-1244.
- & VALLET, E. M. (1991). Differences in the response of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. — *Behaviour* 117, p. 106-116.
- MARLER, P. (1991). Song-learning behavior: the interface with neuroethology. — *TINS* 14, p. 199-206.
- & PETERS, S. (1988). The role of song phonology and syntax in vocal learning preferences in the song sparrow, *Melospiza melodia*. — *Ethology* 77, p. 125-149.
- & — (1989). Species differences in auditory responsiveness in early vocal learning. — In: *The comparative psychology of audition* (R. J. DOOLING & S. H. HULSE, eds). Lawrence Erlbaum, Hillsdale, New Jersey, p. 243-273.
- & WASER, M. S. (1977). Role of auditory feedback in canary song development. — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91, p. 8-16.
- MULLIGAN, J. A. & OLSEN, K. C. (1969). Communication in canary courtship calls. — In: *Bird vocalizations* (R. A. HINDE, ed). Cambridge University Press, Cambridge, p. 165-184.
- NOTTEBOHM, F. (1991). Reassessing, the mechanisms and origins of vocal learning in birds. — *TINS* 14, p. 206-211.
- PETERS, S. S., SEARCY, W. A. & MARLER, P. (1980). Species song discrimination in choice experiments with territorial male swamp and song sparrows. — *Anim. Behav.* 28, p. 393-404.
- RICHARD, J. P. (1991). Song analysis and synthesis using an amiga micro-computer. — *Bioacoustics* 3, p. 45-60.
- SEARCY, W. A. & BRENOWITZ, E. A. (1988). Sexual differences in species recognition of avian song. — *Nature* 332, p. 152-154.
- & MARLER, P. R. (1981). A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. — *Science N.Y.*, 213, p. 926-928.
- , — & PETERS. Species song discrimination in adult female song and swamp sparrows. — *Anim. Behav.* 29, p. 997-1003.
- SHIOVITZ, K. A. & LEMON, R. E. (1980). Species identification of song by indigo buntings as



## SYLLABLE PHONOLOGY AND SONG SEGMENTATION

- determined by responses to computer generated sounds. — *Behaviour* 74, p. 167-199.
- SIEGEL & CASTELLAN, N. J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. — McGraw-Hill, New York.
- SPITLER-NABORS, K. J. & BAKER, M. C. (1987). Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. — *Anim. Behav.* 35, p. 380-386.
- TEN CATE, C. & SLATER, P. J. B. (1991). Song learning in zebra finches: how are elements from tutors integrated? — *Anim. Behav.* 42, p. 150-152.
- WEST, M. J. & KING, A. P. (1985). Social guidance of vocal learning by female cowbirds: validating its functional significance. — *Z. Tierpsychol.* 70, p. 225-235.
- WILLIAMS, H. & NOTTEBOHM, F. (1985). Auditory responses in avian vocal motor neurons: a motor theory for song perception in birds. — *Science, N.Y.* 229, p. 279-282.
- WOLFFGRAMM, J. & TODT, D. (1982). Pattern and time specificity in vocal responses of blackbirds *Turdus merula* L. — *Behaviour* 81, p. 264-286.

### Résumé

Nous avons stimulé des femelles canaris domestiques avec des signaux synthétiques afin d'établir la valeur qu'elles attribuent à la phonologie et à la segmentation des chants. Les postures de copulation prises à l'audition de différents types de chants permettent de mesurer leurs capacités de discrimination. Les résultats montrent qu'à la fois la phonologie et la segmentation sont utilisées pour reconnaître les chants. S'ils sont extraits de la souche Border ces paramètres déterminent des réponses aussi intenses que ceux de la propre souche des femelles. En revanche, ceux de la souche Harz, du canari sauvage et du verdier déterminent de faibles réponses. Les réactions les plus faibles sont enregistrées pour une phonologie de Harz. Des processus additifs ou utilisant des marqueurs de rejet peuvent expliquer les mécanismes de reconnaissance.

## Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli

M. Kreutzer, E. Vallet and S. Doucet

Laboratoire d'Ethologie, URA CNRS 667, Université Paris Nord, Av. J. B. Clément, F-93 430 Villetaneuse (France)  
Received 23 December 1991; accepted 5 March 1992

**Abstract.** The salience of a short conspecific song phrase versus a long one or a short heterospecific song phrase was tested in females of the common domesticated canary (*Serinus canaria*). All phrases were computer-edited. The copulation solicitation displays (CSD) served as an index of female responses. The results support the hypothesis that female canaries are able at the onset of a song phrase stimulus: 1) to respond to a conspecific one by displaying high levels of CSD and 2) to discriminate a conspecific from a heterospecific one. Proximal explanations examine the link between perceptual processes and phonology in the canary. Functional explanations investigate the relations between female responsiveness and the process of pair formation.

**Key words.** Song stimuli; syllable phonology; sexual responses; female canaries; pair formation.

Female songbirds respond preferentially to particular attributes of song when song is presented in the absence of males. Their choices have played a role in song evolution<sup>1</sup>. Male songs can thus be studied as a display partly resulting from reproductive isolation and selective mating. Evidence of reproductive isolation is gained when females are able to discriminate between conspecific and heterospecific songs<sup>2,3</sup>. Evidence of selective mating has been demonstrated by the fact that a larger repertoire and greater song diversity have been shown to be important for females in eliciting higher levels of copulation solicitation displays (CSD)<sup>4-8</sup>.

In captive female canaries (*Serinus canaria*) both song conspecificity and song diversity have been shown to enhance sexual behavior. Females build nests faster and lay more eggs when they are exposed to a large rather than to a small repertoire<sup>9</sup>. The information made available by song can influence the overall responsiveness of recipients by engendering gradual changes in endocrine states that affect a broad spectrum of 'tonic' reproductive behavior. When using CSD, which is a 'phasic' sexual behavior, as an index of song potency, the discrimination between conspecific and heterospecific songs appears to be very strong when the alien and conspecific stimuli have a very different syntactical structure<sup>10</sup>. However, species and even breed recognition do not appear to be so acute as in other wild or domesticated species. Females do display CSD when tested with song phrase stimuli from alien breeds and alien species whose framework shares the general features of the domesticated canary's song, i.e. partition into discrete repetitive trills<sup>11</sup>.

Observations of these CSD displays during our prior experiments demonstrated that their onset occurred in 90% of cases during the first part of a song phrase stimulus playback (before 5 s). Consequently, we carried out experiments to demonstrate that female canaries do recognize and discriminate between song stimuli at their onset: that a short conspecific song phrase is sufficient to elicit high levels of CSD, and by contrast, a short heterospecific song phrase elicits weak responses.

### Materials and methods

The basic procedure was to treat captive female canaries with estradiol and to present them with different computer-edited and manipulated male 'song phrase stimuli'. The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of CSD to these stimuli. The CSD only appears during song playback. We measured the occurrence of displays: scoring the responses and awarding 0 for no display, 0.5 for an incomplete display, 1 for a complete display. These displays were scored as separate events if they were separated by more than 1 s of normal posture. Scores for the responses of each female were summed separately over each entire 'song bout' for statistical analysis.

The strain of canary used in this study, locally called 'common canary', is an outbred form, of heterogeneous genetic background. Eight one-year-old female canaries were housed together in an aviary for one month at least, prior to treatment, with a 15:9 (L/D) photoperiod. Birds were sexed by the size of the cloacal protuberance. Each female was then implanted with crystalline 17 $\beta$ -estradiol contained in a silastic tube (7 mm long, 5-6 mm of hormone, 1.45 mm inner diameter, 1.925 mm outer diameter) with both ends plugged by silastic adhesive (Dow Corning). Implants were placed under the skin on the lateral surface of the body just anterior to the thigh. As soon as they had received implants, the birds were caged in sound attenuation chambers for the entire testing period. They were observed through one-way glass windows to avoid disturbance. More housing details can be found in Kreutzer and Vallet<sup>11</sup>.

The song phrase stimuli (fig. 1) played back here lasted for 9 s and were separated by a 9-s pause. Five song phrase stimuli were repeated, thus making a song bout. Values for the song phrase and pause durations were chosen according to the rules of canary song organization<sup>12,13</sup>. All song phrase stimuli were built with computer-edited song samples. Most of them were chosen from Güttinger's sound library. The songs were constructed using an analysis and synthesis software developed by J.-P. Richard<sup>14</sup>. The program provides editing com-

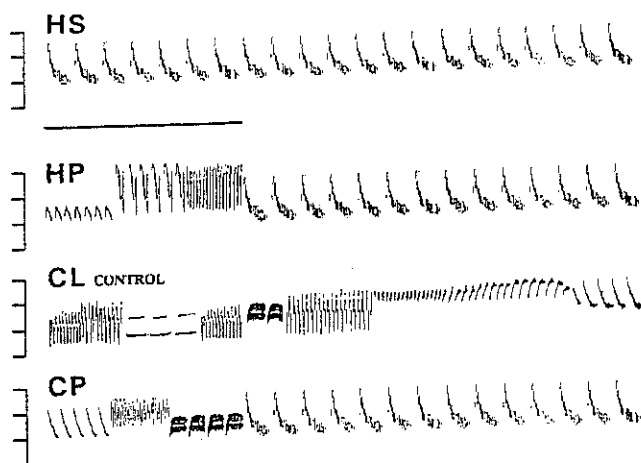


Figure 1. Song phrase stimuli used in playback experiments to test discrimination in female canaries at the onset of a song stimulus. All these stimuli are computer-edited. From top to bottom: 1) HS (heterospecific syllable): repetitive 'harsh sounding' greenfinch syllable; 2) HP (heterospecific phrase), bipartite song: first part (3 s) made of three trills from a greenfinch, second part (6 s) extracted from HS; 3) Control (CL): edited copy of a canary song used in previous experiments; 4) CP (conspecific phrase), bipartite song: first part (3 s) made of three trills from a domesticated canary song, second part (6 s) extracted from HS. Frequency markers show, in ascending order, 0, 2, 4 and 6 kHz. The time interval represents 3 s.

mands that allow manipulations of a digitized signal along time, frequency and amplitude dimensions. The control stimulus (CL: control) was a sequence selected in a song phrase stimulus employed earlier<sup>11</sup>. This 'own strain' common canary song elicited strong reactions in female canaries.

The three other songs were created by assembling natural syllable types into patterns in order to test the saliences of the conspecific and heterospecific song phrase stimuli at the beginning of a song stimulus. Two songs are bipartite: the first part lasts three seconds and the second part six seconds. In one song (CP, conspecific phrase) the first part is built with three conspecific syllables. These syllables were chosen from a song emitted by the same male that produced the control song, outside this control song to avoid responses to CP induced by similarity or generalization from the control. In the other song (HP, heterospecific phrase) the first part is built with three heterospecific syllables (greenfinch: *Chloris chloris*) chosen according to the three most frequent classes of syllables described in greenfinch repertoires<sup>15</sup>. As the most important species-specific song differences between domesticated canary and greenfinch are found in the higher structure of songs, mostly song segmentation<sup>15</sup>, the first part of the HP song was built according to conspecific segmentation rules. Thus, syllable phonology is the most important difference between HP and CP at the very beginning of these song stimuli. The second part of these two songs was 'filled' with a greenfinch syllable whose 'harsh sounding' tonal quality was rarely observed in the domesticated canary<sup>13, 15</sup>. In order to control the effect of this syllable we tested it in a fourth song phrase stimulus (HS, heterospecific syllable).

A test session began two days after implantation. The test tapes were played back for several days to the isolated females. The four different song bouts were presented in random order on each day. From one day to another, the 'random order' changed. Testing was carried out between 10 h and 18 h, from April to July 1991. Playback stimuli were played from a Panasonic tape recorder (RQ-P165, 50–14 000 Hz) over an Aiwa full-range speaker, power booster (SC-A8, 100–18 000 Hz) placed in the sound-attenuation chamber.

For each song bout the CSD scores for the different presentations were summed. Then the four stimuli were compared and tested for significance using the Friedman two-way analysis of variance by ranks for comparison of conditions with a control, having first confirmed overall heterogeneity. The extent of association among the eight rankings for the four-song stimuli was measured using the Kendall coefficient of concordance.

### Results

The eight females were tested with the four-song phrase stimuli. No female failed to respond. Four females did not display in response to the heterospecific syllable (HS) song phrase stimulus. As a whole, the song phrase stimuli with conspecific syllables (control and CP) elicited most of the CSD (fig. 2). There is significant heterogeneity in the responses to the four different song phrase stimuli, as assessed by the number of CSD (Friedman,  $df = 3$ , Chi-square = 14.55,  $p < .01$ ). The song stimulus CP elicited a similar level of response as compared to the control. In contrast, HS and HP stimuli elicited levels of responses that were smaller than the control (Friedman comparison of conditions with control,  $p < 0.05$  for HP,  $p < 0.01$  for HS – sums of ranks: control = 11, CP = 16, HP = 24, HS = 29; limit value = 15.08 for  $p = 0.01$  and 12.14 for  $p = 0.05$ ). Since low rankings indicate the most behaviorally salient songs, the control and CP phrase song stimuli were the most preferred; the number of CSD elicited by these songs was not significantly different. HP elicited weak responses, not significantly different from those to HS (Wilcoxon two-tailed,  $T = 1.5$ ,  $N = 6$ ,  $p > 0.05$ ), but significantly different from those to CP (Wilcoxon two-tailed,  $T = 2$ ,  $N = 8$ ,  $p = 0.02$ ). Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the four-song phrase stimuli in a similar way ( $W = 0.606$ ,  $p < 0.01$ ).

### Conclusions and discussion

As a whole these results support our hypothesis that female canaries are able: 1) to respond at the onset of a conspecific song phrase by showing high levels of CSD, and 2) to discriminate a conspecific song phrase from a heterospecific one at the very beginning of a song stimulus. As expected, the harsh-sounding syllable, outside domesticated canary phonology, elicited very low levels of responses. Why females are responsive and discriminative at the very beginning of song stimuli raises ques-

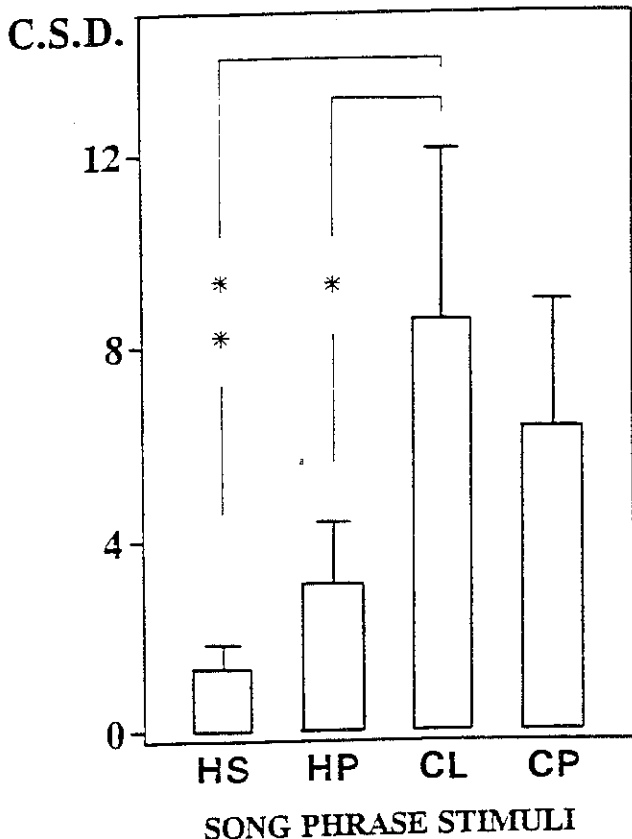


Figure 2. The mean number (+ SE) of CSD elicited in female canaries ( $n = 8$ ) by each song phrase stimulus (abbreviations as in fig. 1). Significant heterogeneity was tested using Friedman two-way analysis of variance by ranks. Labels indicate significant differences (\*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ) between control (CL) and two-song stimuli: HS and HP (Friedman comparison of conditions with control).

tions at both proximal and functional levels of explanation.

Proximal explanations for responsiveness and discrimination would come from studies dealing with perceptual processes and song patterns. In song birds, and especially in the canary, the auditory and vocal production systems appear to be about equally matched in precision. Psychophysical data on auditory perception indicate a well-developed resolving power for frequency, time domain, and intensity. So song variations in temporal patterning, syllable frequency and intensity are well matched to the resolving power of the ear<sup>16</sup>. The great similarity among avian auditory processes suggests that one species does not filter out the vocalization of another species<sup>16</sup>. Thus, acute discrimination seems unlikely to be based on differences in hearing between species. Nevertheless, this does not rule out the possibility that special fine hearing processes may account for recognition and discrimination. For example, one can observe that greenfinch phonology does not match the best capacity of canary hearing very well. Although Güttinger et al.<sup>15</sup> stated that major phonological acoustic cues were similar in the two species, they also underlined some specific differences, especially a higher range of frequency in some greenfinch

syllables. This is the case for two syllables used in the first part of HP; syllables of the second and of the third trills. In these syllables, there are high pitched frequency modulation (FM) emitted at similar intensity levels to the low pitched FM. These high pitched FM (6.5 kHz for the second trill and 5.5 kHz for the third) are rarely reached in canary songs. They are partly outside the best absolute threshold sensitivity of canaries (2 to 5 kHz<sup>17</sup>) and could be used by female canaries to identify these FM as heterospecific cues. If so, they play the role of 'rejection markers'<sup>18</sup>.

Other processes may account for complex specific sound recognition and discrimination. Attentional mechanisms appear to be critical when song birds are tested with complex species-specific vocalizations. Variables such as prior experience, learning and stimulus salience may serve to focus attention and enhance species recognition at the onset of song stimuli<sup>19</sup>. Moreover, we know that song birds discriminate and categorize conspecific versus heterospecific syllables presented in pairwise comparisons<sup>20</sup>. So acoustic cues, even only a few, allow categorization and discrimination. These perceptual, attentional and 'cognitive' processes are not mutually exclusive, and may help to explain why females so rapidly display high levels of sexual responses at the very beginning of conspecific vocalizations.

From a functional point of view, many observations demonstrate that male song is essential in intersexual communication and pair formation. Temporarily muting male birds in the field may dramatically alter their potency for mate attraction and retention<sup>21</sup>. Moreover, some recent field data strongly suggest that male songs have an important effect on mate choice in the context of extra-pair copulations<sup>22, 23</sup>. Some field observations and experiments support an assortative mating hypothesis<sup>24</sup>, based on the similarity between the songs of males and their mate females' songs, after testosterone implantation. In the laboratory, estradiol techniques allow females' song preferences to be tested, demonstrating that song syntax is behaviorally salient for intraspecific recognition<sup>25</sup> and that female sexual responses are consistent in certain species or subspecies with assortative mating observed in the field<sup>8</sup>. Choice-experiments carried out in the field or in outdoor aviaries demonstrated that average song bout length and repertoire size are positively correlated with mate choice and male breeding success<sup>23, 26</sup>. In the laboratory, preferences for diversified songs and large repertoires were also found<sup>5, 8</sup>. Some special parts of the songs are more salient than others in conveying information that is preferred by females<sup>27, 28</sup>.

However, in contrast to these positive associations between song and female behavior, some experiments under natural conditions demonstrated that females' pairing was not well correlated with their song preferences or their song types as induced by testosterone<sup>29</sup>. Females were also observed mating with males singing slightly

'unfamiliar' songs<sup>30</sup>. Both song and plumage characteristics need to be combined to elicit high levels of CSD in some bunting species<sup>31</sup>. Other criteria than song can be decisive in mate choice: Alatalo et al.<sup>32</sup> reported that territory quality was better correlated with female choice than song repertoire.

In the female canary, the rapid response to conspecific song phrases raises questions about the function of song in pair formation. Because the sexual selection theory hypothesizes that females should be 'choosy', one might expect a long latency before CSD is elicited. How can a female be selective if she is so rapidly responsive? Our experiment raises questions about the relations between the methodology used, female responsiveness and pair formation. As stated by Eens et al.<sup>23</sup>, estradiol implantation techniques are powerful since they effectively rule out confounding variables from all other aspects of male or territory quality. However, as Dabelsteen<sup>28</sup> pointed out, hormone treatment actually accelerates processes that naturally last for several weeks at the beginning of the breeding season. Consequently, females invite copulation prior to pair formation. Thus, the ability of male song to influence mate choice may not be demonstrated by experiments of this type, and remains hypothetical. Events which may happen over a period of time, and may be prerequisites for pair formation and copulation, are experimentally erased. In the canary, as in other species well-known for female responsiveness to song, more experiments are needed to demonstrate that during the course of pair formation song is indeed required, and elicits an invitation to copulation.

In conclusion, we have found that female canaries do recognize and discriminate song phrase stimuli at the very beginning of a song. Three seconds of conspecific song are sufficient to elicit high levels of CSD. The function of this rapid response remains a problem for further investigation.

Acknowledgments. The study was supported by grants from University Paris XIII (CNRS URA 667). Thanks are due to J. P. Richard (CNRS URA 373) who developed the software program that allows acoustic analysis and synthesis.

- 1 Searcy, W. A., and Andersson, M., *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17 (1986) 507.
- 2 Searcy, W. A., Marler, P. R., and Peters, S. S., *Anim. Behav.* 29 (1981) 997.
- 3 Clayton, N., and Pröve, E., *Anim. Behav.* 38 (1989) 352.
- 4 Searcy, W. A., *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14 (1984) 281.
- 5 Catchpole, C. K., Dittami, J., and Leisler, B., *Nature* 312 (1984) 563.
- 6 Catchpole, C. K., Leisler, B., and Dittami, J., *Ethology* 73 (1986) 69.
- 7 Baker, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U., and Espmark, Y. O., *Am. Nat.* 128 (1986) 491.
- 8 Baker, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U., and Espmark, Y. O., *Anim. Behav.* 35 (1987) 395.
- 9 Kroodsma, D. E., *Science* 192 (1976) 574.
- 10 Brenowitz, E. A., *Science* 251 (1991) 303.
- 11 Kreuzer, M., and Vallet, E., *Behaviour* 117 (1991) 106.
- 12 Güttinger, H. R., *Z. Tierpsychol.* 56 (1981) 323.
- 13 Güttinger, H. R., *Behaviour* 94 (1985) 254.
- 14 Richard, J. P., *Bioacoustics* 3 (1991) 45.
- 15 Güttinger, H. R., Wolffgramm, J., and Thimm, F., *Behaviour* 65 (1978) 241.
- 16 Dooling, R. J., in: *Comparative Studies of Hearing in Vertebrates*, p. 261. Eds A. N. Popper and R. R. Fay. Springer-Verlag, Berlin 1980.
- 17 Dooling, R. J., Mulligan, J., and Miller, J., *J. Acoust. Soc. Am.* 50 (1971) 700.
- 18 Brémond, J. C., *Behaviour* 58 (1976) 99.
- 19 Sinnott, J. M., *J. Acoust. Soc. Am.* 68 (1981) 494.
- 20 Okanoya, K., and Dooling, R. J., *Bull. Psychonom. Soc.* 28 (1990) 221.
- 21 McDonald, M. V., *Anim. Behav.* 38 (1989) 468.
- 22 Møller, A. P., *Ethology* 78 (1988) 321.
- 23 Eens, M., Pinxten, R., and Verheyen, R. F., *Behaviour* 116 (1991) 210.
- 24 Tomback, D. F., and Baker, M. C., *Anim. Behav.* 32 (1984) 465.
- 25 Balaban, E., *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85 (1988) 3657.
- 26 Catchpole, C. K., *Behaviour* 74 (1980) 149.
- 27 Searcy, W. A., *Anim. Behav.* 40 (1990) 1119.
- 28 Dabelsteen, T., *Orn. Scand.* 19 (1988) 7.
- 29 Baptista, L. F., and Morton, M. L., *Auk* 99 (1982) 537.
- 30 McGregor, P. K., and Krebs, J. R., *Nature* 297 (1982) 60.
- 31 Baker, M. C., and Baker, E. M., *Evolution* 44 (1990) 332.
- 32 Alatalo, R. V., Lundberg, A., and Glynn, C., *Nature* 323 (1986) 152.

## Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants

L. Nagle, M. L. Kreutzer and E. M. Vallet

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, C.N.R.S.-U.R.A. 667, Université Paris Nord, F-93430 Villetaneuse (France)

Received 17 May 1993; accepted 2 August 1993

**Abstract.** Female domesticated canaries (*Serinus canaria*) respond to conspecific song with copulation solicitation display (CSD) between 22 and 27 days after their first offspring has hatched. This period could be used to investigate the acoustical preferences of female canaries. This non-invasive method respects the natural reproductive cycle and could be an alternative to the invasive method of estradiol implants.

**Key words.** Song stimuli; sexual responses; female canaries; non-invasive method; natural reproductive cycle.

In most oscine birds the females take the more active part in selecting a mate, choosing a male partly by his song<sup>1</sup>. In order to test these song preferences, authors have usually employed the method proposed by Searcy and Marler<sup>2</sup>. The basic procedure in the laboratory experiments is to treat captive females with estradiol implants and then present them with varying numbers of song types. It has been shown that estradiol-treated females respond to conspecific songs with copulation solicitation display (CSD), a courtship behaviour that usually precedes coition<sup>2-4</sup>. The number and intensity of these displays serve as an index of the female preferences.

With this method, a large repertoire and song diversity in the male<sup>5-7</sup> have been shown to be important for females. The females are also able to discriminate between conspecific and heterospecific song<sup>3,8,9</sup>. Unfortunately, there is a drawback associated with this method, namely the introduction of hormones without any relationship to the natural hormonal cycles of the bird. In addition, according to Searcy et al.<sup>3</sup>, 50% of implanted swamp sparrows (*Melospiza georgiana*) do not show any response to the test in some experiments.

In order to alleviate these problems, we recommend a new method that can be applied to domestic birds. This method provides information as to their periods of receptivity. In our tests all females presented CSD when they heard conspecific songs.

### Materials and methods

The strain of canary used in this study, known locally as the domesticated common canary (*Serinus canaria*), is an outbred form with a heterogeneous genetic background. Eight two-year-old females and eight two-year-old males were mated at random. The pairs were placed in sound attenuation chambers (more details in Kreutzer and Vallet<sup>9</sup>). After the egg-laying period, the males were taken out of the reproduction room. All females were tested to see whether they showed CSD on

hearing songs. These experiments were carried out over 30 days, beginning 15 days after the first of the offsprings hatched.

The female canaries were tested with six song phrase stimuli: four conspecific songs (two common canary songs – CC1 and CC2 – and two wild canary songs – WC1 and WC2) and two heterospecific songs (pine siskin (*Carduelis spinus*) – PS1 and PS2). In order to control for variations in domesticated common canary, wild canary, and pine siskin songs, two song tapes were used in each case<sup>10</sup>. All song phrase stimuli were copies of natural songs, chosen at random and edited using software developed by J.-P. Richard<sup>11</sup>. Each song phrase stimulus was repeated six times in order to set up a song bout. The duration of each song stimulus is 8 s with a 10 s pause according to the canary rules of song organisation<sup>12</sup>. The six different song bouts were presented in random order varying from one session to another. Two test sessions were carried out each day between 10.00 h and 18.00 h from May to June 1992. The CSD was used as an index of female response to song. We measured the frequency of displays, scoring the responses as follows: 0 for no display, 0.5 for an incomplete display, and 1 for a complete display (in detail in reference 13).

### Results

Scores in relation to the different songs were compared and tested for significance using the Friedman comparison of conditions with control (the song that elicits the most of CSD), having first confirmed overall heterogeneity with Friedman's analysis of variance ( $df = 5$ ,  $\bar{X} = 26.071$ ,  $p < 0.001$ ). We observed that the eight females gave stronger responses to songs of their own strain than to songs of the other strain or to heterospecific songs (fig.). The song CC2 elicited an intermediate level of response, between the CC1 control and the other songs. However, the number of CSD to the domesticated common canary songs CC1 and CC2 are not

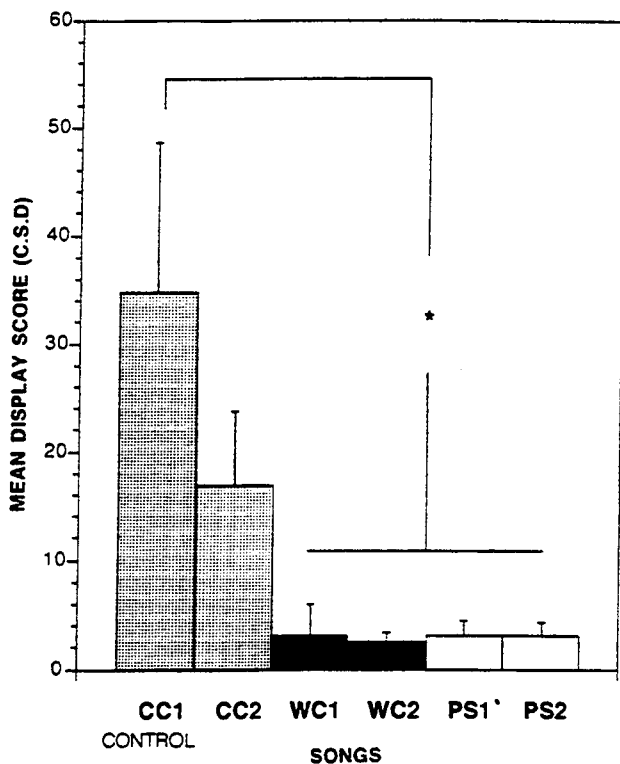


Figure. The mean display score ( $\pm$ SE) measures the number of copulation solicitation displays (CSD) of the female canaries for each song phrase stimulus. Abbreviations are: domesticated common canary 1 and 2 (CC1 - Control - and CC2), wild canary 1 and 2 (WC1 and WC2), pine siskin 1 and 2 (PS1 and PS2). Significant heterogeneity was tested by using Friedman two-way analysis of variance by ranks. Label \* indicates significant differences ( $p < 0.01$ ) between CC1 (Control) and WC1, WC2, PS1 and PS2 (Friedman comparison of conditions with control). All statistics were non-parametric, so mean values are for illustration only.

significantly different from each other. In contrast WC1, WC2, PS1 and PS2 stimuli showed levels of response that were significantly weaker than to the CC1 control (Friedman comparison of conditions with control;  $p < 0.01$  for WC1, WC2, PS1 and PS2-sums of ranks: CC1 control = 8, CC2 = 18, WC1 = 35, WC2 = 34, PS1 = 37, PS2 = 36; limit value = 22.89 for  $p = 0.01$ ). Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the six song phrase stimuli in a similar way ( $w = 0.647$ ,  $p < 0.01$ ).

This set of results was obtained as a result of the discovery of a period favourable to the manifestation of CSD. This period begins 22 days after the first hatching ( $\bar{X} = 22.38$ ,  $SE \pm 1.34$ ,  $n = 8$ ). The response declines when the female again starts to lay eggs, which happens 27 days after the first hatching of young birds from the previous clutch ( $\bar{X} = 26.88$ ,  $SE \pm 0.73$ ,  $n = 8$ ).

Discussion

The female domesticated canaries tested during these experiments responded preferentially to two songs of

domesticated canaries (CC1 and CC2). The songs of the strain of wild canaries (WC1 and WC2), as well as the heterospecific songs of the pine siskin (PS1 and PS2), gave rise to only a small number of CSD. As a whole, these results confirm those obtained with the use of estradiol implantation by Kreuzer and Vallet<sup>9</sup>.

The results obtained from these experiments on the reproductive cycle of female domesticated canaries, together with previous knowledge<sup>14,15</sup>, allow us to forecast the periods of response of the females. Thus after the first hatching, there is an interval of on average 22 days before the females restart their CSD in response to our test sessions, and on average 27 days before they lay the first egg of the next clutch. Between these two dates (22 and 27 days after the first hatching), we observed the maximum of CSD. A similar period, close to the laying of the second clutch, has been shown to be the most favourable moment for the fertilization of the eggs<sup>16</sup>. Nakamura<sup>17</sup> observes a similar period of copulation preceding the second egg-laying period for a wild species (alpine accentor *Prunella collaris*).

The primary interest of this technique is that it enables a non-invasive method to be substituted for an invasive one (estradiol implants). It enables females to be tested, using their natural cycle, to understand their acoustic preferences. The method could also be applied to species other than the domesticated canary.

Acknowledgments. Financial and technical assistances were provided by: C.N.R.S.-U.R.A. 667, Université Paris Nord Laboratoire d'Ethologie and Université Paris X. This research was supported by an M.R.T. grant to L. Nagle. M. Gordon corrected the English. V. Boulouard tended the birds, and J. P. Richard created the computer-analyser. We thank them all very much.

- 1 Payne, R. B., in: Social Behavior of Female Vertebrates, p. 55. Ed. S. K. Wasser, Academic Press, New-York 1983.
- 2 Searcy, W. A., and Marler, P. R., Science 213 (1981) 926.
- 3 Searcy, W. A., Marler, P. R., and Peters, S. S., Anim. Behav. 29 (1981) 997.
- 4 Baker, M. C., Spitzer-Nabors, K. J., and Bradley, D. C., Science 214 (1981) 819.
- 5 Searcy, W. A., Behav. Ecol. Sociobiol. 14 (1984) 281.
- 6 Catchpole, C. K., Dittami, J., and Leisler, B., Nature 312 (1984) 563.
- 7 Baker, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U., and Espmark, Y. O., Anim. Behav. 35 (1987) 395.
- 8 Clayton, N., and Pröve, E., Anim. Behav. 38 (1989) 352.
- 9 Kreuzer, M. L., and Vallet, E. M., Behaviour 117 (1991) 106.
- 10 Kroosdma, D. E., Anim. Behav. 37 (1989) 600.
- 11 Richard, J. P., Bioacoustics 3 (1991) 45.
- 12 Güttinger, H. R., Z. Tierpsychol. 56 (1981) 323.
- 13 Vallet, E. M., Kreuzer, M. L., and Richard, J.-P., Behaviour 121 (1992) 155.
- 14 Hinde, R. A., Proc. zool. Soc. Lond. 131 (1958)1.
- 15 Goldsmith, A. R., Burke, S., and Prosser, J. M., J. Endocr. 103 (1984) 251.
- 16 Birkhead, T. R., Auk 104 (1987) 770.
- 17 Nakamura, M., Auk 107 (1990) 284.

## **SEXUAL RESPONSIVENESS OF FEMALE CANARIES TO SONG BOUT ORGANIZATION**

by

**MICHEL KREUTZER<sup>1,2)</sup>, ERIC VALLET<sup>1)</sup> and LAURENT NAGLE<sup>1,3)</sup>**

(<sup>1</sup> Laboratoire d'éthologie expérimentale et comparée, URA CNRS 667, Université Paris Nord, 93430, Villetaneuse, France)

(With 3 Figures)

(Acc. 15-VI-1994)

### **Summary**

Recent experiments demonstrated that in oscine species, 1) Some special sequences of multipartite songs convey more sexual information than others and 2) Stimulus change or switching is often associated with intersexual interactions. We looked for an influence of these two song cues in common domesticated canaries. Female canaries were tested for their sexual copulation solicitation display (CSD) in response to the playbacks of different strings of song sequences from males of the same breed. In order to induce habituation, three monotonous strings were created: A.A.A.A.A.A; B.B.B.B.B.B and C.C.C.C.C.C. (repetition of the same song sequence). In order to manage disrupt of habituation by stimulus changes, four types of strings including two types of song sequences were created: B.B.B.A.A.A., A.A.A.B.B.B., C.C.C.B.B.B. and B.B.B.C.C.C. We found that a monotonous repetition of the same sequence leads to habituation when the sexual potency of the sequence is high (sequences A and B) and that song sequences may greatly differ in eliciting sexual displays (A > B > C). Subsequent stimulus change may elicit an immediate response recovery. But such a disrupt of habituation occurs only if a preferred sequence follows a non preferred one. We discuss prominent parameters that may have influenced female sensitivity and responsiveness to string organization in domesticated canaries.

### **Introduction**

Intersexual use of song appears to be widespread among bird species (see SEARCY & ANDERSSON, 1986 for a review). This is well demonstrated in the wild when observing changes in singing behavior across the season

<sup>2)</sup> To whom all correspondence should be addressed.

<sup>3)</sup> The study was supported by grants from C.N.R.S. (U.R.A. 667, Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, Université Paris Nord) and Université Paris X- Nanterre. We thank G. LEBOUCHER, N. CLAYTON, J. CYNX, W. SEARCY and anonymous reviewers, for their useful comments on earlier versions of this article. Special thanks are due to J. P. RICHARD (CNRS URA 373) who developed the software program that allowed acoustic analysis and synthesis. We are grateful to V. BOULOUARD and P. CHASSEVENT who cared for the birds. We wish to acknowledge the assistance of N. BEGUIN.



(CATCHPOLE, 1982). Experimental removal and natural loss of females have been shown to cause increased male singing activity in several species (*e.g.* BJÖRKLUND *et al.*, 1989) and the importance of song for mate attraction has been experimentally demonstrated in some species (*e.g.* ERIKSSON & WALLIN, 1986; MOUNTJOY & LEMON, 1991). Different authors demonstrated that female may discriminate between heterospecific and conspecific songs, home and alien dialect, own breed and alien breed songs (see SEARCY, 1992b for a review). Several different cues may be relevant in eliciting female sexual responses, these include: 1) particular song elements or sequences and 2) the effect of stimulus changes on habituation.

With reference to the first point, it has been demonstrated that, in multipartite songs, some special sequences are more salient than others in conveying sexual information and these are preferred by females (DABELSTEEN, 1988; SEARCY, 1990; DABELSTEEN & PEDERSEN, 1993). In canaries, even short song sequences may convey sufficient sexual information to allow high levels of female responses (KREUTZER *et al.*, 1992).

With reference to the second point, studies have suggested that stimulus changes were associated with both inter- and intrasexual interactions (KROODSMA, 1977; FALLS & D'AGINCOURT, 1982; SEARCY, 1988, 1992a; SEARCY & YASUKAWA, 1990; HORN & FALLS, 1991).

Research on canaries have previously demonstrated that females may discriminate between different sequences of natural songs (KREUTZER & VALLET, 1991). To insure recognition and discrimination, females of this species may use different cues as syllable phonology and song segmentation (VALLET *et al.*, 1992). But this research has not previously addressed the following questions: 1) May own breed song sequences differ greatly in eliciting C S D? 2) Do stimulus changes in a song bout enhance solicitation displays and disrupt habituation, whatever the sexual value of the sequences? In this study, therefore, we looked for such influences.

#### **Material and general methods**

The basic procedure was to present captive female domesticated canaries with different types of song strings, employing song sequences extracted from natural common domesticated canary songs. The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of the copulation solicitation displays (CSD) given in response to these stimuli. Prior experiments based on the same song sequences had been carried out in 1992, using the estradiol treatment of female canaries (KREUTZER *et al.*, unpublished data). During the same year, other investigations demonstrated that estradiol treatment was not

## SEXUAL RESPONSIVENESS TO SONG BOUT ORGANIZATION

necessary in this species to obtain sexual responses if particular raising conditions were gathered (NAGLE *et al.*, 1993; LÉBOUCHER *et al.*, in press). Consequently, we decided to test the females without estradiol implants, during a period favourable to the manifestation of the sexual responses to male songs.

### *Subjects and housing.*

In each experiment, ten young adult female canaries were tested. The birds were chosen from a pool of animals raised in our aviaries, all belonging to an outbred form of heterogenous genetic background, locally called 'common canary'. All the females were born in spring 1993 (from april until june). They were firstly housed together in an aviary, roughly two months after the hatch on a 15:9 (L/D) photoperiod. All of them had opportunities to hear singing males. Two weeks after the end of moulting, they were placed in a cold aviary (12° max.) on a 9:15 (L/D) photoperiod. From the beginning of december 1993 until the 15th february 1994, two sets of ten eight months-old females were observed, each set during one month. For the purpose of the two experiments, they were singly housed in cages (38 × 33 × 26 cm) within sound attenuation chambers (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 outside), using the 15:9 L/D photoperiod. From this time on, all the females were daily provided with nesting materials (vegetable horsehair, shredded linen). All the females began gathering material and nesting roughly 8 days after housing. They were kept in the attenuation chambers during the entire testing period and allowed to complete nesting and to lay eggs.

### *Measure of sequences' potency and observations.*

In order to evaluate female sexual response, we measured the number of complete copulation solicitation displays. In a complete CSD, the responding female crouches, arches her back and brings simultaneously her tail forward and her head back. The wings are moved away from the body and vibrated. The feathers surrounding the cloacal region are separated. We scored the number of complete displays. Scores for the responses of each female were summed separately over each song sequence and each string for statistical analysis. Two observers scored the female responses, each of them once in the morning or once in the afternoon, alternating their period of observation daily, so that each observer carried out 50% of the experiment. In order to be in agreement, the observers carried out prior tests based on video tapes. Occurences of the displays were evaluated independently and then compared.

### *Experimental song sequences.*

All song sequences were built with computer edited samples (Fig. 1). These samples were extracted from natural common domesticated canary songs. A 6 s sequence duration was selected, because this duration lies within the range of canary's natural songs (GÜTTINGER *et al.*, 1978) and was employed earlier (VALLET *et al.*, 1992). In other respects, such a short sequence duration allows the use of a few syllable types per sequence, thus avoiding any strong influence of syllable diversity *per se*. In fact, canary syllable repertoires may be important cues for female stimulation (KROODSMA, 1976). Bipartite sequences were chosen rather than monopartite ones in order to avoid the effect of syllable monotony (In fact, prior unpublished data suggested that such sequences elicited low levels of CSD in female canaries, when compared to multipartite sequences). Taking account of syllable monotony and diversity constraints, we chose a somewhat long trill duration (3s) included in the tour's duration range of canaries (GÜTTINGER *et al.*, 1978). Much attention was payed to syllable phonology: syllable types were chosen according to their strong physical similarities with syllables used earlier to build three computer edited song stimuli (songs 'CD Control', 'BS'

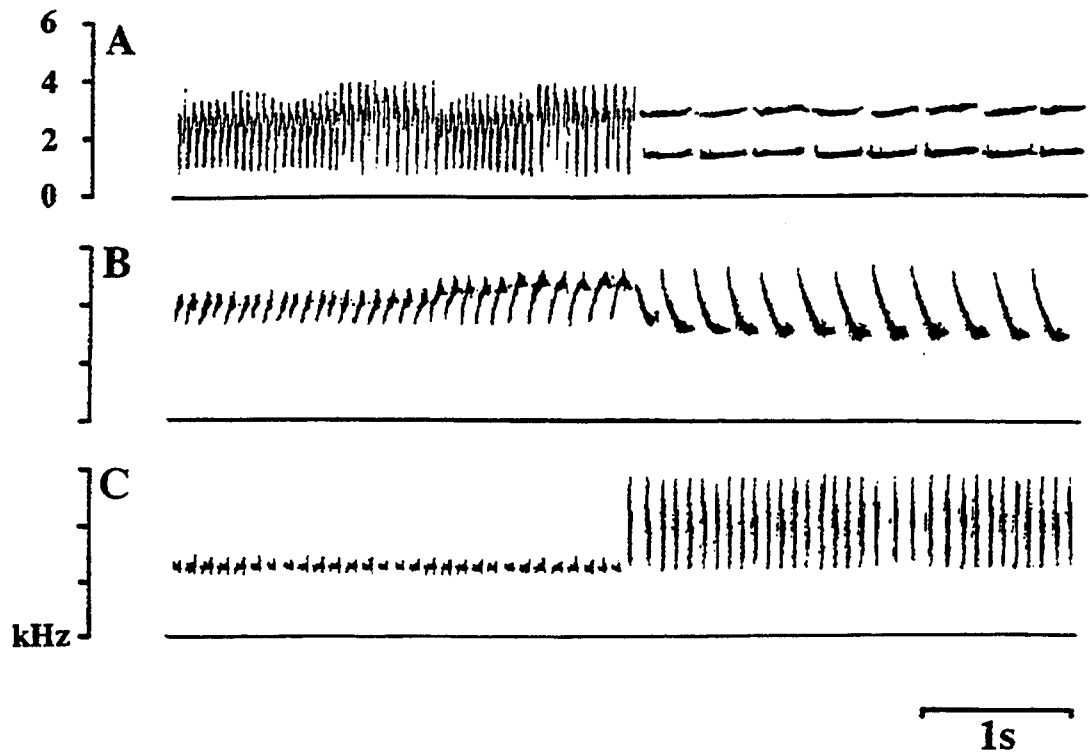


Fig. 1. Song sequences used in playback experiments to test female sexual responsiveness. From top to bottom: song sequences A, B and C.

and 'BT' in VALLET *et al.*, 1992). Each of these song stimuli elicited high levels of CSD in female canaries.

Following these principles for sequence organization, we built three bipartite sequences, each deriving from a part of natural songs, via lengthening of trills. Sequences A and B are variants of, respectively, the initial and last parts of a song stimulus which previously elicited high levels of CSD (DC2, in KREUTZER & VALLET, 1991). Sequence C is a variant of the middle part of another song. This last song was recorded in a 4 year old male raised in our aviaries, frequently accepted by females for copulation.

#### *Playback tapes.*

Two sets of strings were created by assembling song sequences A, B and C in different ways allowing comparisons of sequence type potencies, inducing habituation (Experiment 1) and managing stimulus changes (Experiment 2). A string is a repetition of six song sequences. Two consecutive song sequences - SSe - (6s long) are separated by a pause (P: 9s long), so string duration is  $(6\text{SSe} \times 6\text{s}) + (5\text{P} \times 9\text{s}) = 81\text{s}$ . Pause duration was chosen to allow full development of all sexual displays. A song bout is a repetition of the same SSe type. A string may be composed of a unique song bout (monotonous string, Experiment 1) or of two different song bouts (diversified string, Experiment 2) allowing one switch within the string.

#### *Experimental designs and testing periods for each experiment.*

First experiment (three strings).

In order to allow comparisons of sexual potencies of the sequence types and to induce habituation, three monotonous strings (type 'MS') were created. They were made of a

## SEXUAL RESPONSIVENESS TO SONG BOUT ORGANIZATION

unique song bout, consisting of 6 repetitions of the same sequence (string 'MA': A-A-A-A-A-A; string 'MB': B-B-B-B-B-B; string 'MC': C-C-C-C-C-C). The first set of ten females was tested in december 1993.

Second experiment (four strings).

The second experiment was designed, taking in account sexual potencies of the three sequences, as demonstrated in the first experiment. In order to manage one stimulus change, four types of string were created (types 'DS'): all were made of two song bouts, each of them made of three repetitions of a song sequence (A or B: A-A-A-B-B-B; B-B-B-A-A-A / B or C: B-B-B-C-C-C; C-C-C-B-B-B). The second set of ten females was tested from mid-january until mid-february 1994.

### *Playback design.*

For each female, the test session began when the bird started gathering nest material. Two test sessions were organised on each day during 3 to 4 weeks. The end of the test was linked to the ceasing of displays, on two consecutive days (*i.e.* four 'negative' test sessions) after the laying of the third egg (further details about the period of responsiveness may be found in LEBOUCHER *et al.*, in press). Testing was carried out each day between 10 h and 18 h. During a session, all the strings were played back to each female of the set. The different strings were presented in random order and this random order changed on each test session; 90 s of silence separated the 81 s of each string.

### *Apparatus.*

All the song sequences were constructed using an analysis and synthesis software developed by J. P. RICHARD (1991). This program provides editing commands that allow manipulations of a digitized signal along time, frequency and amplitude dimensions. Playback stimuli were played from a tape recorder (50-14000 Hz) over a speaker (100-18.000 Hz) placed in the sound attenuation chamber.

### *Statistical analysis.*

We used non parametric statistics (SIEGEL & CASTELLAN, 1988). Responses to the stimuli have been compared and tested for significance. We used Friedman two-way analysis of variance by ranks for related samples, followed when necessary by post hoc multiple comparison tests. The extent of association among the ten rankings was measured using the Kendall coefficient of concordance.

## **Results**

a) Do own breed song sequences differ greatly in eliciting CSD? (first experiment: monotonous strings).

To test the salience of each song sequence (A, B and C), we scored: 1) The female responses to the whole string. 2) The female responses to the first sequence of each string (A1, B1 and C1).

1) There is significant heterogeneity in the sexual responses to the three whole monotonous strings (Friedman,  $df = 2$ ,  $\chi^2 = 9.8$ ,  $p < .007$ ). Higher levels of responses were recorded to string MA. Response to string MA

differed significantly from response to string MC, thus providing evidence of female preferences (Friedman multiple comparisons,  $p < .05$  - sums of ranks: MA = 27, MB = 20, MC = 13; limit value = 10.71). The sexual response declines rapidly from the first song to the third song of each string (Fig. 2). More than 75% of the CSD were recorded during the first part of the string. The first sequence elicited the highest levels of responses in all the tested females. 50% of the females gave up displaying after the third sequence's occurrence. The course of female response over

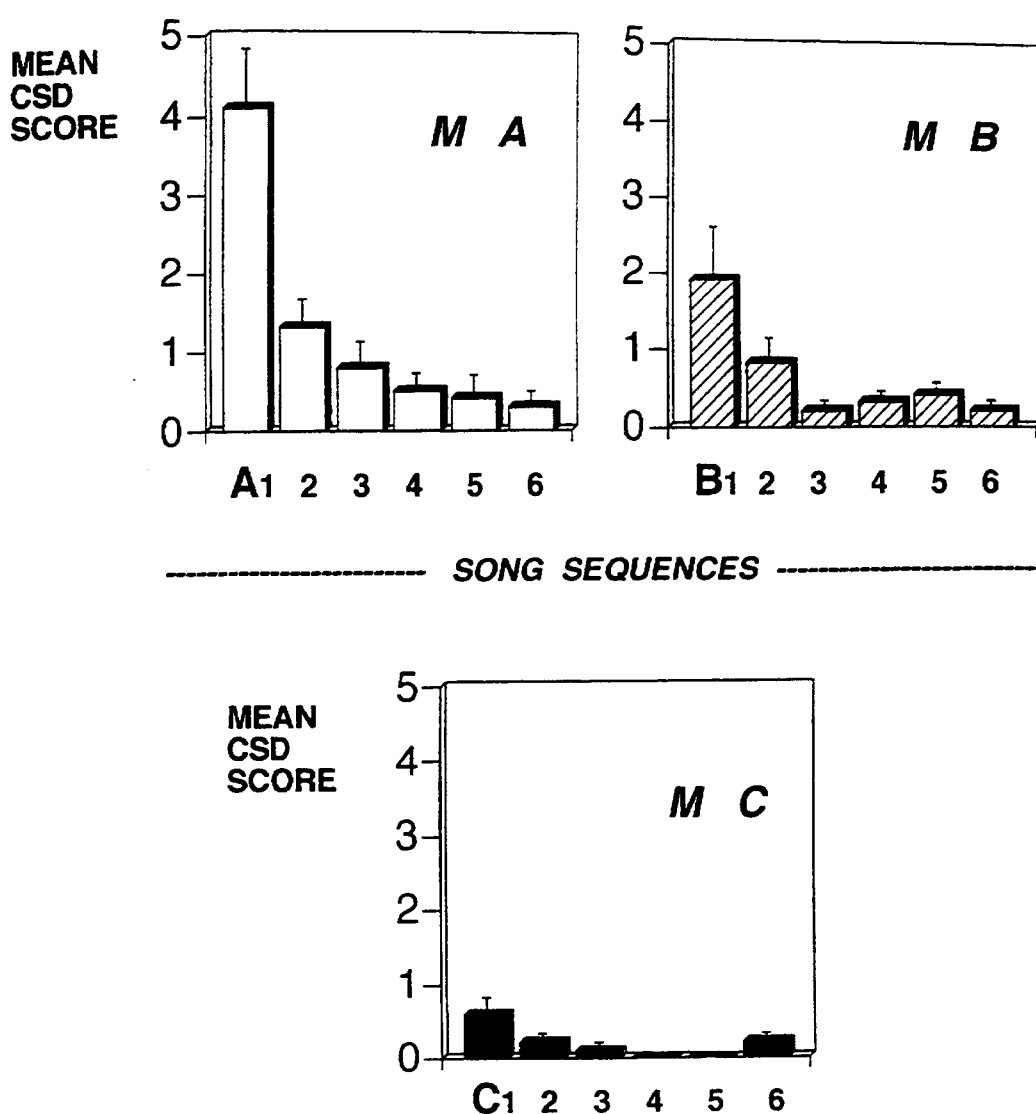


Fig. 2. Change in female responsiveness during the presentation of each of the three monotonous strings (MA, MB and MC). Mean number (+ SE) of CSD elicited in female canaries ( $N = 10$ ) by each song sequence. MA = AAAAAA; MB = BBBBBB; MC = CCCCCC. Significant heterogeneity was tested using Friedman two-way analysis of variance by ranks.

## SEXUAL RESPONSIVENESS TO SONG BOUT ORGANIZATION

time (from the first to the sixth serial position) gives evidence of an habituation effect in the case of the preferred sequence A (Friedman multiple comparisons,  $p < .05$  - sums of ranks: 1st = 59.5, 2nd = 40, 3rd = 31, 4th = 29.5, 5th = 24.5, 6th = 25.5; limit value = 24.56).

2) There is significant heterogeneity in the sexual responses to the three different first sequences of each string A1, B1 and C1 (Friedman,  $df = 2$ ,  $\chi^2 = 9.8$ ,  $p < .007$ ). Higher levels of responses were recorded to sequence A1. Once again, response to sequence A1 differed significantly from response to sequence C1 (Friedman multiple comparisons,  $p < .05$  - sums of ranks: MA = 27, MB = 20, MC = 13; limit value = 10,71). This demonstrates that female's differential receptiveness to sequences is expressed at the onset of the string. Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the three types of strings and sequences in a similar way ( $W = 0.56$ ,  $p < .01$ )

b) Does a stimulus change in a song string enhance solicitation displays and disrupt habituation, whatever the sexual value of the sequences? (second experiment: diversified strings).

For this purpose, we studied the course of responsiveness along each string and the differential responsiveness in each string to the sequences played back in the third and the fourth serial positions (immediately before and after the stimulus change). Two sets of results were recorded (Fig. 3).

1) Strings D AB and D BA: There is significant heterogeneity in the responses to the six sequences of each string (Friedman; D AB:  $\chi^2 = 20.03$ ,  $p < .001$ ; D BA:  $\chi^2 = 13.06$ ,  $p < .023$ ). The stimulus change (between the 3rd and 4th serial positions) is associated to a response recovery when B precedes A (Friedman multiple comparison; sums of ranks: B3 = 26.5, A1 = 52; limit value = 24.56 for  $p = .05$ ). This is not the case when A precedes B (Friedman multiple comparison; sums of ranks: A3 = 30.5, B1 = 30.5; limit value = 24.56 for  $p = .05$ ). Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the song sequences in a similar way (D AB:  $W = .634$ ,  $p < .01$ ; D BA:  $W = .378$ ,  $p < .05$ ).

2) Strings D BC and D CB: There is no significant heterogeneity in the responses to the six sequences of each string (Friedman; D BC:  $\chi^2 = 1.54$ ,  $p < .908$ ; D CB:  $\chi^2 = 5.63$ ,  $p < .344$ ). This is linked to the fact that four of

the ten females did not respond to any sequence, whatever its serial position (sexual potencies of the song sequences are low). Taking in account the six responsive females, heterogeneity is nearly significant for the string D CB (Friedman,  $\chi^2 = 9.38$ ,  $p < .095$ ). Mean CSD scores (see Fig. 3) also suggest that a stimulus change disrupt habituation in responding females, when C precedes B.

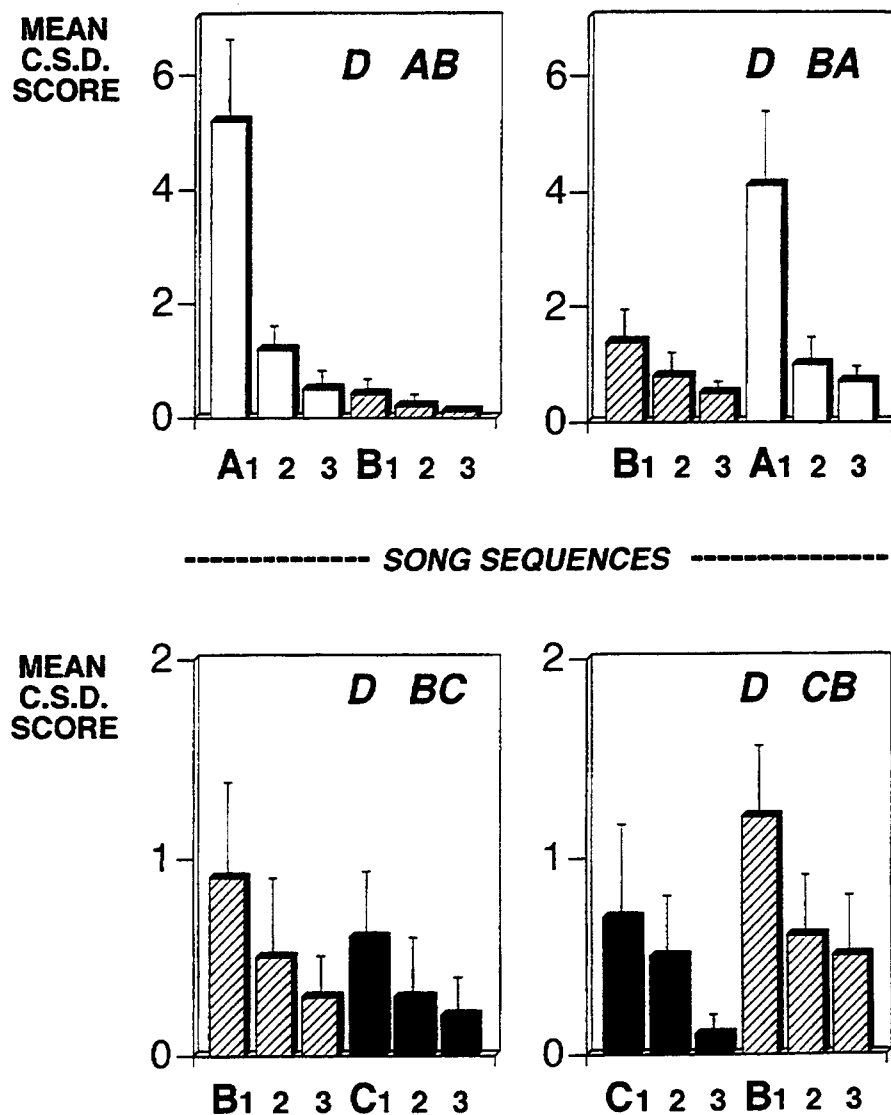


Fig 3. Change in female responsiveness during the presentation of each of the four diversified strings (D AB, D BA, D BC and D CB). Mean number (+ SE) of CSD elicited in female canaries (N = 10) by each song sequence. D AB = AAABBB; D BA = BBBAAB; D BC = BBBCCC; D CB = CCCBBB. Two different ordinal scales were used at the top and at the bottom. Significant heterogeneity was tested using Friedman two-way analysis of variance by ranks.

## Discussion

In the first experiment, we demonstrated that song sequence per se is relevant for female sexual responses. When comparing sexual potencies of each sequence-type (A, B & C), we found differential responsiveness in young female canaries ( $A > B > C$ ). This differential responsiveness is expressed very soon by the female, as soon as the first sequence of a series is played back. Thus, in canaries, as well as in some wild species (DABELSTEEN, 1988; SEARCY, 1990; DABELSTEEN & PEDERSEN, 1993), special parts of the song may convey optimal intersexual information.

In female canaries, we recorded a dramatical decrease of the response during the first part of the string (first to third sequence), especially when the song sequence has a high sexual potency (sequence A). Monotonous repetition of this type of sequence obviously leads to habituation along a song bout. We systematically noticed this influence of monotony during previous experiments in implanted or non implanted experienced female canaries, when employing same or larger song bouts (6 to 10 songs): the song potency was always dramatically reduced after five to six repetitions (VALLET *et al.*, 1992). In female canaries, the course of the sexual response along the bout is highly comparable to the course observed in wild species such as swamp sparrows (SEARCY *et al.*, 1982), field sparrows (SEARCY & MARLER, 1984), red-winged blackbirds (SEARCY, 1988), and common grackles (SEARCY, 1992a). This suggests that habituation to a single song type, in female domesticated canaries, is based on the same underlying pattern that in other wild oscine species (SEARCY & MARLER, 1984). Habituation is well known in animal behaviour (HINDE, 1970) and was put forth by HARTSHORNE (1956, 1973) to give a functional explanation for song repertoires: the monotony threshold hypothesis.

In the second experiment, we clearly demonstrated that stimulus change disrupt habituation, when the less attractive sequence B precedes the more attractive sequence A. This is also suggested when C precedes B, in responding females. When the more attractive sequence A precedes the less attractive sequence B, the response decrement is observed through the whole string, without any significant response recovery after stimulus change. In this case, the response decrement is comparable to an effect of short-term habituation, as revealed in a monotonous string. No response recovery is observed when B precedes C. So, if dishabituation is clearly



involved, it depends on the stimulus 'sexual value' which is, apparently, a powerful drive for response recovery.

This recovery after song change was clearly demonstrated in females of different wild species, using male songs which had apparently strong influence on response recovery (SEARCY, 1992a). As habituation (discussed just before), recovery in sexual response may traduce a general sensory bias related to stimuli's perceptual distinctiveness (SEARCY & MARLER, 1984; SEARCY, 1992a). We observe, once again, that acoustic traits shown to be relevant in wild species are also relevant for domesticated canaries.

Why females are so responsive to particular types of stimulus changes and to some kinds of song sequences raises questions in many directions. We here focus the discussion on two points: 1) the fact that signal traits may fit pre-existing capacities of female sensory systems, 2) the possibility that female responsiveness depends on learning in early life.

1) The efficiency of acoustic communication depends on how the signal is decoded by the receiver. Therefore, the predispositions and constraints in female canary perception may explain their responsiveness. Detectability, discriminability and memorability constitute important qualities of the receiver's 'psychological landscape' (GUILFORD & DAWKINS, 1991). Sensitivity of the sensory systems to the greater stimulation may be a fundamental process (RYAN, 1991). The female preference may also reflect a general sensory bias, which the male subsequently exploits (RYAN *et al.*, 1990). SEARCY (1992a) recently suggested that habituation and stimulus specificity may be built-in features in female birds. This may explain the fact that the patterns of sexual responses shown by females of different bird species to male song would be very widespread. The roles of habituation and stimulus specificity had been underlined by PETRINOVITCH & PATTERSON in their field studies in white-crowned sparrows (1981, 1982). These authors stated that two basic processes — habituation and sensitization — are involved in many types of behavioral response decrements to song play-backs and that habituation and sensitization are influenced by two factors: stimulus specificity and relative permanence.

In female canaries, recovery in sexual response after stimulus change support the hypothesis of short-term stimulus-specific habituation. But the lack of recovery when switching towards a less attractive stimulus

demonstrate that the sexual attractiveness of the song stimulus plays an important role. Our results may be interpreted as revealing the differential efficiency of an anti-habituation mechanism based on sexual value of a song stimulus. If evidence for an anti-habituation mechanism remains equivocal in intra-sexual communication (KRAMER *et al.*, 1985; HORN & FALLS, 1987) this may not be excluded during inter-sexual encounters, especially in species where males commonly sing many song types. In such perspectives further investigations are needed to demonstrate how particular song sequence types, contrasts between song sequences and stimulus changes stimulate actively the sensory system of female canaries or/and enhance the efficacy of detectability, discriminability and memorability of the signal.

2) Female sensitivity and responsiveness to string organization may be influenced by exposure to repetitive song stimuli experienced in early life. In laboratory conditions, many studies suggested that females are selectively responsive to songs heard during their early sensitive period (BAKER *et al.*, 1981; BAKER, 1983; BALABAN, 1988; CASEY & BAKER, 1992). Moreover, HULTSCH & TODT (1989) and HULTSCH (1991) demonstrated that the song renditions in adult male nightingales are affected by tutoring strings and song bouts heard during the early sensitive phase of song acquisition. Experiments actually carried out in our laboratory demonstrate that sexual responsiveness of eight months-aged female canaries is greatly influenced by early playback tutoring (NAGLE & KREUTZER, in prep.). So, one may not rule out that sensitivity to special parts of the song and string organization is setting in very young females, partly depending on stimulations by male songs. This differential sensitivity may lead the females to give particular sexual values to particular types of sequences and to model the slope of their sexual response decrement, both parameters worthy to affect their adult responsiveness to string organization.

Learning and sensory processes are likely to be involved in female's differential sexual responsiveness to special sequence types of male's song and to stimulus changes. These processes merit further investigations to interpret female preferences and to evaluate their influence in the context of the mate choice. We go on carrying out experiments on these topics.

## References

- BAKER, M. C. (1983). The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, p. 309-315.
- , SPITLER-NABORS, K. J. & BRADLEY, D. C. (1981). Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. — *Science* 214, p. 819-821.
- BALABAN, E. (1988). Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants. — *Behaviour* 105, p. 292-322.
- BJÖRKLUND, M., WESTMAN, B. & ALLANDER, K. (1989). Song in Swedish great tits: intra- or intersexual communication? — *Behaviour* 111, p. 257-269.
- CASEY, R. M. & BAKER, M. C. (1992). Early social tutoring influences female sexual response in white-crowned sparrows. — *Anim. Behav.* 44, p. 983-986.
- CATCHPOLE, C. K. (1982). The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. — In: *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 1 (D. E. KROODSMA & E. H. MILLER, eds). Acad. Press, New York, p. 297-319.
- DABELSTEEN, T. (1988). The meaning of the full song of the blackbird *Turdus merula* to untreated and estradiol treated females. — *Orn. Scand.* 19, p. 7-16.
- & PEDERSEN, S. B. (1993). Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*. — *Anim. Behav.* 45, p. 759-771.
- ERIKSSON, D. & WALLIN, L. (1986). Male bird song attracts females — a field experiment. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, p. 297-299.
- FALLS, J. B. & D'AGINCOURT, L. G. (1982). Why do meadowlarks switch song types? — *Can. J. Zool.* 60, p. 3400-3408.
- GUILFORD, T. & DAWKINS, M. S. (1991). Receiver psychology and the evolution of animal signals. — *Anim. Behav.* 42, p. 1-14.
- GÜTTINGER, H. R., WOLFFGRAMM, J. & THIMM, F. (1978). The relationships between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches and hybrids between the two species. — *Behaviour* 65, p. 241-262.
- HARTSHORNE, C. (1956). The monotony-threshold in singing birds. — *Auk* 83, p. 176-192.
- (1973). *Born to sing*. — Indiana Univ. Press, Bloomington.
- HINDE, R. A. (1970). Behavioural habituation. — In: *Short-term changes in neural activity and behaviour* (G. HORN & R. A. HINDE, eds). Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 3-40.
- HORN, A. & FALLS, J. B. (1987). Responses of western meadowlarks to song repetition and contrast. — *Anim. Behav.* 36, p. 291-293.
- & — (1991). Song switching in mate attraction and territory defense by western meadowlarks (*Sturnella neglecta*). — *Ethology* 87, p. 262-268.
- HULTSCH, H. (1991). Early experience can modify singing styles: evidence from experiments with nightingales, *Luscinia megarhynchos*. — *Anim. Behav.* 42, p. 883-889.
- & TODT, D. (1989). Song acquisition and acquisition constraints in the nightingale, *Luscinia megarhynchos*. — *Naturwissenschaften* 76, p. 83-85.
- KRAMER, H. G., LEMON, R. E. & MORRIS, M. J. (1985). Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. — *Anim. Behav.* 33, p. 135-149.
- KREUTZER, M. L. & VALLET, E. M. (1991). Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. — *Behaviour* 117, p. 106-116.
- , — & DOUCET, S. (1992). Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. — *Experientia* 48, p. 679-682.
- KROODSMA, D. E. (1976). Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. — *Science* 192, p. 574-575.
- (1977). Correlates of song organization among North American wrens. — *Am. Nat.* 111, p. 995-1008.

SEXUAL RESPONSIVENESS TO SONG BOUT ORGANIZATION

- LEBOUCHER, G., KREUTZER, M. L. & DITTAMI, J. (in press). Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): Are estradiol implants necessary? — *Ethology*.
- MOUNTJOY, D. J. & LEMON, R. E. (1991). Song as an attractant for male and female european starlings, and the influence of song complexity on their response. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, p. 97-100.
- NAGLE, L., KREUTZER, M. L. & VALLET, E. M. (1993). Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. — *Experientia* 49, p. 1022-1023.
- PETRINOVITCH, L. & PATTERSON, T. (1981). Field studies of habituation: IV. Sensitization as a function of the distribution and novelty of song playback to white-crowned sparrows. — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 95, p. 805-812.
- & — (1982). Field studies of habituation: V. Evidence for a two-factor, dual-process system. — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 96, p. 284-296.
- RICHARD, J. P. (1991). Song analysis and synthesis using an amiga micro-computer. — *Bioacoustics* 3, p. 45-60.
- RYAN, M. J. (1991). Sexual selection and communication in frogs. — *TREE* 6, p. 351-355.
- , FOX, J. H., WILCZYNSKI, W. & RAND, A. S. (1990). Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. — *Nature* 343, p. 66-67.
- SEARCY, W. A. (1988). Dual intersexual and intrasexual functions of song in red-winged blackbirds. — *Proc. XIX Int. Congr. Ornithol.*, p. 1373-1381.
- (1990). Species recognition of song by female red-winged blackbirds. — *Anim. Behav.* 40, p. 1119-1127.
- (1992a). Song repertoire and mate choice in birds. — *Amer. Zool.* 32, p. 71-80.
- (1992b). Measuring responses of female birds to male song. — In: *Playback and studies of animal communication* (P. K. MCGREGOR ed.). Plenum Press, New York, p. 175-189.
- & ANDERSSON, M. (1986). Sexual selection and the evolution of song. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, p. 507-533.
- & MARLER, P. (1984). Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires. — *Z. Tierpsychol.* 66, p. 128-142.
- , SEARCY, M. H. & MARLER, P. (1982). The response of swamp sparrows to acoustically distinct song types. — *Behaviour* 80, p. 70-83.
- & YASUKAWA, K. (1990). Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, p. 123-128.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N. J. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. — McGraw-Hill Book co., New York.
- VALLET, E. M., KREUTZER, M. L. & RICHARD, J. P. (1992). Syllable phonology and song segmentation: testing their salience in female canaries. — *Behaviour* 121, p. 155-167.

## Female canaries are sexually responsive to special song phrases

ERIC VALLET & MICHEL KREUTZER\*

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (L.E.E.C.), U.R.A. C.N.R.S. 667,  
Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse, France

and

Université Paris X Nanterre, 92000 Nanterre, France

(Received 13 May 1994; initial acceptance 20 June 1994;  
final acceptance 4 August 1994; MS. number: 4661)

**Abstract.** The sexual responsiveness of female canaries, *Serinus canaria*, to six different types of male song phrases extracted from natural songs was tested. Copulation solicitation displays were used as an index of female sexual response. Playbacks were performed several days before and during egg laying (a period of natural sexual responsiveness of the females to song). Female canaries were especially responsive to particular short phrases whose essential features were abrupt frequency fall and short silences. This differential responsiveness occurred whatever the serial position (beginning, middle or end) of the phrase in the song and its serial relationship to other different conspecific phrases as well as the general song context (conspecific or heterospecific phrases). Influences such as early experience or 'sensory bias' that may lead to a particular sexual sensitivity of female canaries to these types of song phrases are discussed.

Bird song plays important roles both in intra- and inter-sexual communication. In some species, males use special songs or special song patterns when courting females. For example, in the white-eyed vireo, *Vireo griseus*, the 'rambling song' is used in an epigamic context (Bradley 1980); in different warbler species, one type of song is frequently associated with inter-sexual encounters (see Catchpole & Leisler 1989; Kroodsma et al. 1989 for reviews); in the starling, *Sturnus vulgaris*, both the type of song and the song repertoire are important cues for inter-sexual communication (Adret-Hausberger & Jenkins 1988; Mountjoy & Lemon 1991; Eens et al. 1993); and in the thrush nightingale, *Luscinia luscinia*, the courtship song is more variable than the territorial song (Sorjonen 1977). By measuring the number of copulation solicitation displays (see Searcy 1992b for details about this method), Catchpole et al. (1986) demonstrated that female great reed warblers, *Acrocephalus arundinaceus*, were more sexually receptive to long, complex songs with a large repertoire of syllables. In the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*, complexity produced through the sequencing of separate songs in bouts (series of songs) serve primarily inter-sexual

functions (Searcy 1990; Searcy & Yasukawa 1990). Hence there is evidence that in many songbird species, certain features of song are correlated with inter-sexual encounters and thus may be important in communication between the sexes. Information pertinent to one sex may be different from one species to another because female pressure on male song evolution has not acted in a similar way in all songbird species (Lein 1981). For instance, it has been suggested that some features of the song are favoured by selection because one sex and not the other uses them in species recognition (West et al. 1981; Baker 1983; Nelson 1988, 1989; Searcy & Brenowitz 1988; Dabelsteen & Pedersen 1993).

Canary, *Serinus canaria*, song clearly plays an important role in stimulating females for nesting and egg laying (Kroodsma 1976) and eliciting sexual responses (Kreutzer & Vallet 1991; Vallet et al. 1992). Short song sequences at the very onset of the song convey sufficient information to allow high levels of female sexual response (Kreutzer et al. 1992). In the present study, we investigated the potential of different song phrases to elicit sexual responses. We addressed four questions. (1) Do the different song phrases have equivalent or different effects on females? (2) Do the effects of a phrase depend on its serial position (beginning,

\*To whom all correspondence should be addressed.

middle or end) in the song? (3) Do the effects of a phrase depend on its serial relationship (preceding or following a certain type of phrase)? (4) Do the effects of a phrase depend on a more general context (e.g. a canary phrase placed in a hetero-specific context)?

## METHODS

We tested the sexual responsiveness of female canaries to computer-edited song phrases. Three experiments were carried out. For experiments 1 and 2 two different sets of six types of song were played back to two groups of eight 1-year-old females. In experiment 1, the song phrases were in a natural order while in experiment 2 the same song phrases were in a different order, allowing us to test the effect of serial relationships of the phrases. For experiment 3, another set of six types of song, preceded and followed by greenfinch, *Carduelis chloris*, syllables were played back to 10 8-month-old females. This type of song (hybrid song) allowed us to test the effect of the general context. Very young adult females were selected to test female preferences at the very beginning of their first period of sexual responsiveness. Each female participated in only one experiment. The females were tested during their periods of natural sexual responsiveness to male song (see below). The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of copulation solicitation displays (CSD) to the song stimuli.

### Subjects and Housing

The birds were chosen from a pool of animals reared in our aviaries, all belonging to an out-bred form of heterogeneous genetic background, locally called 'common canary'. All of them had had individual contacts with some young females and males and heard singing males; but, because of the housing conditions, all of the tested females were out of hearing of the male whose song phrases were used in the playback experiments. For the purpose of the three experiments, the females were housed singly in cages within sound attenuation chambers (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 cm outside), using a 15:9 h light:dark photoperiod. They were provided daily with food, vitamins and nesting

materials (vegetable material such as coconut fibre, shredded linen). They were kept in the attenuation chambers during the testing period (roughly 3 weeks) and allowed to complete nesting in a bowl and to lay eggs.

### Measure of Sequences' Potential and Observations

To evaluate female sexual response, we measured the number of complete copulation solicitation displays (CSD). In a complete CSD, the responding female crouches, arches her back and simultaneously brings her tail forward and her head back. The wings are moved away from the body and vibrated. The feathers surrounding the cloacal region are separated. For each female, the number of complete CSD elicited by each type of song phrase over the entire testing period were added together. This total was defined as the 'CSD score' and used for statistical analysis. Two observers each recorded the females' responses, once in the morning or once in the afternoon, alternating their period of observation daily, so that each observer carried out 50% of the observations. To ensure their scoring of CSDs was comparable, the observers carried out prior tests based on videotapes. Occurrences of CSD were evaluated independently and then compared.

### Experimental Songs and Playback Tapes

The six song phrases A, B, C, D, E and F used in playback experiments (see Fig. 1, song S1) were extracted from the natural adult song of one male. During 21 days (April 1993) we recorded 120 songs of this male and studied them using the analysis and synthesis software developed by Richard (1991). The entire repertoire of this male consisted of 27 different song phrases. The six phrases used were chosen because of their frequent occurrences in a song sequence; A, B, C, D, E, F were their respective serial positions in most of the different songs of that male. This song sequence fits well the morphological diversity of song phrases described by Güttinger et al. (1978).

In experiments 1 and 2, the six song phrases used were extracted from the same song (third song, day 2 of recording). In experiment 3, the song phrases were extracted from another song

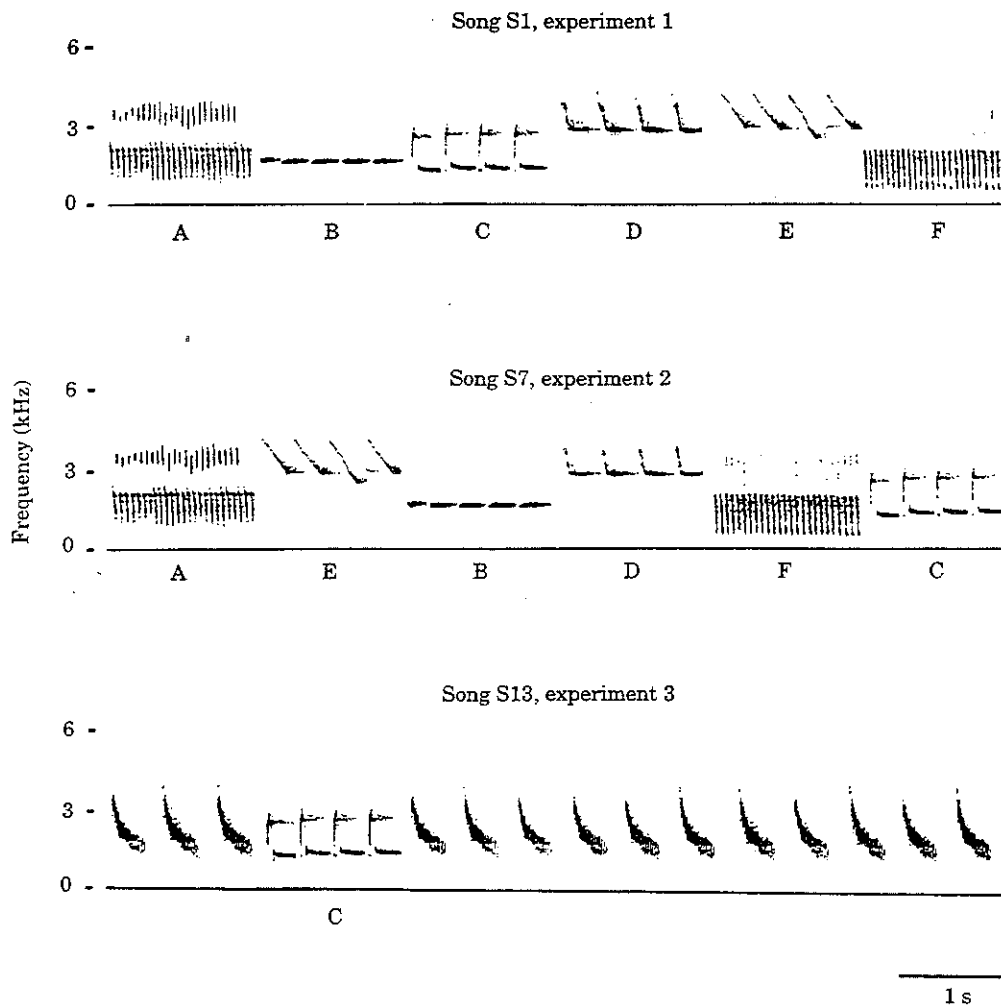


Figure 1. Computer-edited song types used in the three playback experiments to test female sexual responsiveness to song phrases. For each experiment, one of the six playback songs used is presented (S1 for experiment 1, S7 for experiment 2 and S13 for experiment 3). In all the cases, song phrases A, B, C, D, E and F were used to create the songs, whether combined together (experiments 1 and 2), or singly introduced in a greenfinch context (experiment 3). When phrases were combined together, two different basic serial orders of the phrases were used: respectively, ABCDEF (basic song S1 used in experiment 1) and AEBDFC (song S7 used in experiment 2). When each phrase was singly placed in a greenfinch context (experiment 3), six hybrid songs were created (e.g. S13: 1.5 s greenfinch-1.5 s canary, phrase C in this song-6 s greenfinch).

(first song, day 15 of recording). The canary song phrases (experiments 1, 2 and 3) and greenfinch syllables (experiment 3) were recorded on a Marantz CP 430 cassette recorder. Sounds were bandpass filtered and digitized with 12 bit resolution at 24 ksamples/s and were equated for loudness and edited in the time domain to eliminate discrete noises.

#### Experiments 1 and 2

The two sets of six computer-edited songs used in the two experiments were built using the following principles. The first song used in experiment 1 served as the basis. It is a copy of the natural song sequence ABCDEF, created by assembling these different song phrases, each of 1.5 s (song S1; see

Fig. 1). The main features of this song (phonology, syntax, duration of the phrases) lie within the range of the domesticated canary's natural song (Güttinger et al. 1978). The other five songs used in experiment 1 (S2 to S6) were derived from S1, by simply using a running displacement for all of the song phrases (S2=F, A, B, C, D, E; S3=E, F, A, B, C, D; ... S6=B, C, D, E, F, A).

The first song of experiment 2 was created using exactly the same song phrases, but reassembling them to change the close serial context of each phrase (song S7; see Fig. 1). In this type of song, one phrase is closely related to phrases that differ from those in the basic song S1. The other five songs of experiment 2 (S8 to S12) were derived from S7 simply using, once again, a running displacement for all of the song phrases (S8=C, A, E, B, D, F; S9=F, C, A, E, B, D; ... S12=E, B, D, F, C, A).

Each of the S1 to S12 songs (duration: 9 s) was repeated seven times to build a song bout. In the 12 song bouts, each song was separated from the others by silence (duration: 12 s) allowing full female displaying. So the total duration of each song bout was 135 s. During each testing session, six song bouts (SB1 to SB6 for experiment 1; SB7 to SB12 for experiment 2) were presented in random order. A delay for 3 min separated the playbacks of two successive song bouts.

### *Experiment 3*

The six computer-edited songs (S13 to S18) were introduced by a short heterospecific phrase (duration: 1.5 s) made up of the monotonous repetition of a greenfinch 'harsh sounding' syllable. We have previously demonstrated that this type of heterospecific song phrase has a very low potential for eliciting sexual response (Kreutzer et al. 1992). In each song, one of the six phrases used in experiments 1 and 2 (A, B, C, D, E, or F; duration: 1.5 s) immediately follows this introduction phrase. The same 'harsh sounding' theme (duration: 6 s) concludes the song. So each song is a hybrid 'greenfinch-canary-greenfinch' pattern (e.g. song S13 including conspecific phrase C; see Fig. 1). The serial position of the conspecific phrase was chosen because female responsiveness was slightly higher during seconds 2 and 3 of the song playback (second serial position; see below results, experiments 1 and 2). Each of the S13 to S18 songs (duration: 9 s) was repeated seven times

to build a song bout. In each song bout, songs were separated from each other by a 12-s silence. The design of the test session was the same as used in experiments 1 and 2.

### **Playback Design**

Two periods of natural sexual receptivity in the females were used for the playback experiments. They are described, respectively, by Nagle et al. (1993) and Leboucher et al. (1994). Prior tests demonstrated that female sexual responsiveness to different types of songs was similar during both periods (unpublished data). For experiments 1 and 2, each female was tested singly for the first time 20 days after her first young hatched (at the very beginning of a new period of sexual receptivity preceding a second period of nesting). For experiment 3, each female was tested when she started to gather nest material for her first nesting of the year. All of the experiments were carried out twice a day over roughly 3 weeks for each female. The end of the test was linked to the cessation of sexual displays on 2 consecutive days (i.e. four 'negative' test sessions) after egg laying. Testing was carried out each day between 1000 and 1800 hours. During each test session, song stimuli were played back to the females and simultaneously recorded in the test chambers. As soon as the female started displaying a brief white noise signal was recorded on the tape by the observer. Test tapes were digitized and analysed, which allowed each occurrence of CSD to be related to one particular type of song phrase. Motor response latency in the observers had been previously recorded on videotapes: the maximum response latency did not exceed 0.2 s in either observer. For that reason, we only scored CSDs that were recorded starting 0.2–1.5 s after the onset of a particular song phrase. More than 90% of the total number of CSDs observed occurred at 0.2–1.5 s for each phrase and for each female.

### **Statistical Analysis**

We used non-parametric statistics (Siegel & Castellan 1988). Responses to the stimuli were compared and tested for significance. We used the Friedman two-way analysis of variance by ranks for related samples, followed when necessary by post-hoc multiple comparison tests. The extent of association among the rankings was



measured using the Kendall coefficient of concordance. In all cases, high rankings indicate the serial positions that elicited the most female responses.

RESULTS

Experiments 1 and 2

CSD scores in relation to the six types of song phrases, whatever their serial position, were added together. We confirmed overall heterogeneity with Friedman's analysis of variance (experiment 1:  $\chi^2=20.60$ ,  $N=8$ ,  $df=5$ ,  $P<0.001$ ; experiment 2:  $\chi^2=28.84$ ,  $N=8$ ,  $df=5$ ,  $P<0.001$ ). Scores were compared and tested for significance using the Friedman test for multiple comparisons (experiment 1: sums of ranks: A=45, B=32.5, C=21.5, D=21, E=15.5, F=32.5; limit value=21.96 for  $P=0.05$ ; experiment 2: sums of ranks: A=47.5, B=18.5, C=25.5, D=15.5, E=21.5, F=39.5; limit value=21.96 for  $P=0.05$ ). We observed that, in both experiments, one of the six phrases elicited very high CSD scores (phrase A), while three of the six phrases elicited low CSD scores (C, D, E). Intermediate scores were recorded in response to phrase F in both experiments and to phrase B in experiment 1 (Fig. 2). Significant differences from A were found in experiment 1 for C, D and E and in experiment 2 for B, C, D and E. In experiment 2, D was also significantly different from F. Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the six stimuli in a similar way (experiment 1:  $W=0.55$ ,  $P<0.01$ ; experiment 2:  $W=0.77$ ,  $P<0.01$ ).

CSD scores in relation to the six serial positions, whatever the type of song phrases, were also added together. Friedman's analysis of variance demonstrated that there was no significant heterogeneity in the responses to the six serial positions (experiment 1:  $\chi^2=8.57$ ,  $df=5$ ; sums of ranks: 1st=23.5, 2nd=34.5, 3rd=34, 4th=28.5, 5th=31, 6th=16.5; experiment 2:  $\chi^2=4.32$ ,  $df=5$ ; sums of ranks: 1st=27, 2nd=33.5, 3rd=26.5, 4th=33.5, 5th=27, 6th=20.5). So, in each experimental

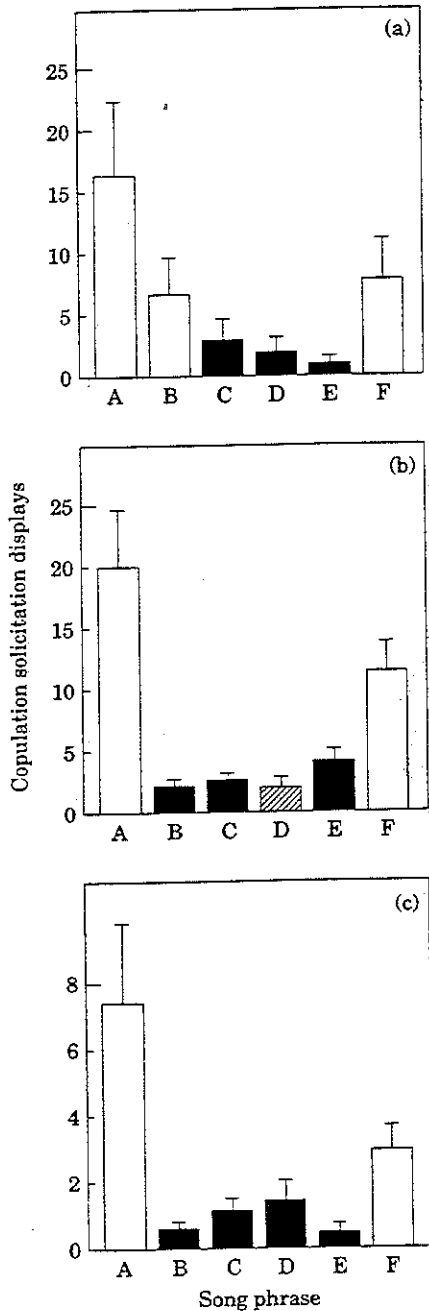


Figure 2. The mean number (+SE) of copulation solicitation displays elicited by six song phrases A, B, C, D, E and F. (a) Experiment 1: song phrases arranged in a natural order; (b) experiment 2: song phrases in a different order; (c) experiment 3: song phrases preceded and followed by greenfinch syllables, at the same serial position in the hybrid songs. Friedman two-way analysis of variance by ranks was followed by Friedman multiple comparisons. ■: Significant differences ( $P<0.05$ ) from phrase A; ▨: Significant differences ( $P<0.05$ ) from phrases F and A. A different ordinal scale is used in (c).

design, whether the song phrase was at the beginning, middle or end of the male's song, it elicited in a similar way the females' sexual responses.

### Experiment 3

For each song bout, the CSD scores for the different presentations were added together. In each female and for each hybrid song, more than 95% of the CSD were recorded during the playback of the conspecific phrases. We confirmed overall heterogeneity with Friedman's analysis of variance ( $\chi^2=24.16$ ,  $N=10$ ,  $df=5$ ,  $P<0.0002$ ). Using the Friedman multiple comparisons, we observed that, once again, phrase A elicited very high CSD scores, while four of the six phrases elicited significantly lower scores (sums of ranks: A=48.5, B=12.5, C=21, D=22.5, E=12, F=27.5; limit value=24.56 for  $P=0.05$ ). Once again, intermediate scores were recorded in response to phrase F (Fig. 2; experiment 3). Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the six stimuli in a similar way ( $W=0.57$ ,  $P<0.01$ ).

### DISCUSSION

The six song phrases differed in their potential for eliciting the sexual response. Two of them had high or intermediate potential (A and F, respectively), while the four other phrases had low potential. This was demonstrated in both conspecific (experiments 1 and 2) and heterospecific (experiment 3) contexts. Serial position had only a slight influence on the sexual responsiveness of the females. The serial relationship of a phrase in a song made of conspecific phrases, although not fully investigated here, was apparently not critical for female sexual response. The potential of the preferred phrases for eliciting sexual response was clearly independent of the general song context.

Female canaries were clearly sensitive to special types of song phrases. Phrases that were preferred in all of the experiments, whatever the general or serial context (phrases A and F) presented common features such as the rapid frequency modulation of elements (abrupt frequency fall) and short silences (from 15 ms in A to 25 ms in F). Sexual responsiveness may be based especially on these features. Other characteristics of these phrases (e.g. tonality, pitch, amplitude, spectrum density) may also be salient for females.

These results raise the question why the female is particularly receptive to this type of song feature. Two interpretations may be proposed. First, females may be sexually receptive to sound features that they heard frequently as youngsters. Güttinger et al. (1978), comparing wild and domesticated canary song structures, underlined that in domesticated canary song, element types with a rapid fall in frequency are very common (20–50%, mean=32.5%): 'all canaries preferentially sing elements with abrupt falls in frequency'. These common types of elements may have been retained by young females as good species-specific candidates for use in sexual attractiveness. Experiments recently carried out in our laboratory demonstrated that early tape tutoring greatly influences the sexual responsiveness of female canaries (L. Nagle & M. Kreutzer, unpublished data). In white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*, female mating and reproductive behaviour is clearly influenced by the tutoring dialect of the female's early experience (Baptista & Morton 1988; Casey & Baker 1992), so certain song phrases, which are frequent in male canary song renditions and which were heard by the females as youngsters, may act as powerful sexual drivers. A second interpretation is that female canaries may be particularly receptive to this type of song feature because of an unlearned preference. Naive female swamp sparrows, *Melospiza georgiana*, for example, discriminate conspecific song from song sparrow, *Melospiza melodia*, song at the start of their sensory phase of song learning (Dooling & Searcy 1980). Young, hand-reared, female white-crowned sparrows can recognize conspecific song prior to or early in the sensitive phase of song acquisition (Nelson & Marler 1993). This notion of 'sensory bias' was also proposed by Searcy (1992a, b) to explain the higher sexual responsiveness of females to diversified renditions of male songs (versus monotonous ones) in song sparrows, white-crowned sparrows, red-winged blackbirds and common grackles, *Quiscalus quiscula*. The bias may have been subsequently exploited by males. This interpretation is partly supported in canaries by the slight tendency of different sets of young females to display sexually to a type of canary song they had never heard before (L. Nagle & M. Kreutzer, unpublished data). When these females display sexual responses, they mostly do it when hearing a special part of this song in which abrupt falls of

frequency are well represented (personal observation). This latter interpretation does not exclude the former, however. Unlearned preference in very young females and the early influence of frequent song phrases may combine to drive sexual responsiveness.

In general, the beginning, middle or end of the male song has similar weights for sexual response in females. Females displayed slightly more often during seconds 2 and 3 of the song (second serial position) and less often after second 7 (sixth serial position). Serial relationship may play a role if some phrases (e.g. B, C, D, E) are intimately associated with preferred phrases in male song (A and F), but this role is not critical. Our early studies on phrase patterning in male canary songs strongly suggest that some phrases are very frequently associated with others (personal observation). This type of serial 'packaging' is an important phenomenon of male learning in nightingales, *Luscinia megarhynchos* (Hultsch & Todt 1989). Further investigation is needed to test the influence of serial 'packaging' on female sexual responsiveness in canaries.

More generally, these results demonstrate that discrete canary song features may function as 'sexual releasers', in whatever context they are sung. As Becker (1982) pointed out, the structure of certain types of elements may play a decisive role as a species-specific releaser in the majority of species. In European blackbirds, *Turdus merula*, constant-frequency elements are essential for species discrimination (Dabelsteen & Pedersen 1992, 1993). In this species, the constant-frequency elements are well represented in the introductory part of the song, used in intra-sexual communication (Wolffgramm & Todt 1982). In red-winged blackbirds, short introductory elements are critical for female song recognition (Searcy & Brenowitz 1988). In contrast, in female white-crowned sparrows, Baker (1983) suggested that, 'introductory whistles of male song do not contain the basis for discrimination by females'. Our results strongly suggest that, in canaries, whistles or 'whistle-like' syllables do not function as powerful sexual releasers, while some types of broadband rapid frequency modulations within trills do. These latter sound features may simultaneously convey two types of information: arousal of the singer and species-specificity. In different species, the broadband rapid frequency modulation of song patterns is associated with

both high aggressiveness and sexual arousal (Morton 1977, 1982; Dabelsteen & Pedersen 1992). During inter-sexual encounters, this type of pattern may draw the female's attention to the high motivational state of the male. By responding to the male song with CSD, females exhibit their high motivational state, too. Further experiments are planned to investigate if there is evidence supporting the differential male use of song phrases according to social contexts. If so, one may postulate that the male uses special song phrases to test female sexual responsiveness.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank G. Leboucher, L. Nagle and the anonymous referees for their useful comments on early versions of the paper. Special thanks are due to J. P. Richard (CNRS URA 373) who developed the software program that allowed acoustic analysis and synthesis. We are grateful to V. Boulouard, P. Chassevent and F. Boneau who cared for the birds. We acknowledge the assistance of N. Beguin. The study was supported by grants from C.N.R.S. (U.R.A. 667, Laboratoire d'Ethologie Experimentale et Comparée, Université Paris Nord) and Université Paris X-Nanterre.

#### REFERENCES

- Adret-Hausberger, M. & Jenkins, P. F. 1988. Complex organization of the warbling song in the European starling *Sturnus vulgaris*. *Behaviour*, **107**, 138-156.
- Baker, M. C. 1983. The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12**, 309-315.
- Baptista, L. F. & Morton, M. L. 1988. Song learning in montane white-crowned sparrows: from whom and when. *Anim. Behav.*, **36**, 1753-1764.
- Becker, P. H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic Communication in Birds, Vol. 1* (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 213-252. New York: Academic Press.
- Bradley, R. A. 1980. Vocal and territorial behavior in the white-eyed vireo. *Wilson Bull.*, **92**, 302-311.
- Casey, R. M. & Baker, M. C. 1992. Early social tutoring influences female sexual response in white-crowned sparrows. *Anim. Behav.*, **44**, 983-986.
- Catchpole, C. K. & Leisler, B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour*, **108**, 125-138.

- Catchpole, C. K., Leisler, B. & Dittami, J. 1986. Sexual differences in the response of captive great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) to variation in song structure and repertoire size. *Ethology*, **73**, 69–77.
- Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1992. Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by blackbirds (*Turdus merula*). *Behaviour*, **121**, 259–287.
- Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1993. Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*. *Anim. Behav.*, **45**, 759–771.
- Doolling, R. & Searcy, M. 1980. Early perceptual selectivity in the swamp sparrow. *Devl Psychobiol.*, **13**, 499–506.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R. F. 1993. Function of the song and song repertoire in the European starling (*Sturnus vulgaris*): an aviary experiment. *Behaviour*, **125**, 51–66.
- Güttinger, H. R., Wolffgramm, J. & Thimm, F. 1978. The relationships between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches and hybrids between the two species. *Behaviour*, **65**, 241–262.
- Hultsch, H. & Todt, D. 1989. Song acquisition and acquisition constraints in the nightingale, *Luscinia megarhynchos*. *Naturwissenschaften*, **76**, 83–85.
- 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.
- Kreutzer, M. L., Vallet, E. M. & Doucet, S. 1992. Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia*, **48**, 679–682.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, **192**, 574–575.
- Kroodsma, D. E., Bereson, R. C., Byers, B. E. & Minear, E. 1989. Use of song types by the chestnut-sided warbler: evidence for both intra- and intersexual functions. *Can. J. Zool.*, **67**, 447–456.
- Leboucher, G., Kreutzer, M. L. & Dittami, J. 1994. Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are estradiol implants necessary? *Ethology*, **97**, 190–197.
- Lein, M. R. 1981. Display behavior of ovenbirds (*Seiurus aurocapillus*). II. Song variation and singing behaviour. *Wilson Bull.*, **93**, 21–41.
- Morton, E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *Am. Nat.*, **111**, 855–869.
- Morton, E. S. 1982. Grading, discreteness, redundancy and M-S rules. In: *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 1 (Ed. by D. K. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 183–212. New York: Academic Press.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E. 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28**, 97–100.
- Nagle, L., Kreutzer, M. L. & Vallet, E. M. 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia*, **49**, 1022–1023.
- Nelson, D. A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour*, **106**, 158–182.
- Nelson, D. A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor*, **91**, 120–130.
- Nelson, D. A. & Marler, P. 1993. Innate recognition of song in white-crowned sparrows: a role in selective vocal learning? *Anim. Behav.*, **46**, 806–808.
- Richard, J. P. 1991. Song analysis and synthesis using an Amiga micro-computer. *Bioacoustics*, **3**, 45–60.
- Searcy, W. A. 1990. Species recognition of song by female red-winged blackbirds. *Anim. Behav.*, **40**, 1119–1127.
- Searcy, W. A. 1992a. Song repertoire and mate choice in birds. *Am. Zool.*, **32**, 71–80.
- Searcy, W. A. 1992b. Measuring responses of female birds to male song. In: *Playback and Studies of Animal Communication* (Ed. by P. K. McGregor), pp. 175–189. New York: Plenum Press.
- Searcy, W. A. & Brenowitz, E. A. 1988. Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature, Lond.*, **332**, 152–154.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**, 123–128.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Sorjonen, J. 1977. Seasonal and diel patterns in the song of the thrush nightingale *Luscinia luscinia* in SE Finland. *Ornis Fenn.*, **54**, 101–107.
- Vallet, E. M., Kreutzer, M. L. & Richard, J. P. 1992. Syllable phonology and song segmentation: testing their salience in female canaries. *Behaviour*, **121**, 155–167.
- West, M. J., King, A. P. & Easter, D. H. 1981. Validating the female bioassay of cowbird song: relating differences in song potency to mating success. *Anim. Behav.*, **29**, 490–501.
- Wolffgramm, J. & Todt, D. 1982. Pattern and time specificity in vocal responses of blackbirds *Turdus merula* L. *Behaviour*, **81**, 264–286.

## Female canaries display to songs of early isolated males

M. Kreutzer\*, E. Vallet and L. Nagle

Laboratoire de psychophysiologie et d'éthologie, Université Paris X-Nanterre, 200, Ave. de la République, F-92000 Nanterre (France), Fax +33 40 97 74 74

Received 28 April 1995; accepted 25 July 1995

**Abstract.** We tested the sexual responsiveness of female canaries, *Serinus canaria*, to two sets of different types of male conspecific songs. In each set, three of the male songs had been recorded in a young bird which was isolated at an early age from conspecifics. Each bird was recorded during three stages of the song ontogeny (early plastic songs, late plastic songs and crystallized songs). We used copulation solicitation displays (CSD) as an index of female sexual response. Playbacks were performed during a period of natural sexual responsiveness of the females to song. We demonstrated that, in both experiments, very weak sexual displays of female canaries were recorded to the two stages of 'isolate' plastic songs. Each of the two different types of 'isolate' crystallized songs elicited high levels of CSD. These levels are not significantly different from the adult domesticated control song. Taken together, these results suggest that even isolate songs may convey sexual information. We discuss prominent acoustic features that must be present to ensure female sexual responses.

**Key words.** Song stimuli; acoustic isolation; sexual responses; female canaries.

It has now been clearly demonstrated in many bird species that adult male songs convey sexual information that is used by females<sup>1</sup>. In some of these species, special attributes of the full songs are essential to elicit female sexual responses while in others they are not<sup>2-6</sup>.

Male song learning may explain the emergence of these acoustic 'sexual releasers' within male adult songs during the course of ontogeny. We know that song tutors play an important role in males, allowing the shaping and patterning of phonological elements through the different stages of subsongs and plastic songs<sup>7-9</sup>. In certain species, the phonological development of these songs may be strongly influenced by social stimulation from listeners and especially from females<sup>10</sup>. There is also evidence for 'self-differentiation'<sup>11</sup>, or a predisposition for acquiring specific attributes of conspecific song<sup>12-14</sup>.

Little is known about the sexual receptivity of female oscines to the songs of isolated males<sup>1</sup> but some data suggest that these types of songs convey species-specific information. Isolate songs of song sparrows and swamp sparrows elicit more sexual displays in conspecific females than heterospecific normal songs<sup>15</sup> or songs of deafened conspecific males<sup>16</sup>. Nevertheless, in the swamp sparrows, song sparrows and white-crowned sparrows, the isolate songs are clearly less effective than learned songs<sup>15,5</sup>. Conversely, in the brown-headed cowbird (a brood parasitic species), the sexual potential of certain isolate songs is very high compared to natural songs<sup>12,17</sup>. This important contrast between species suggests that further investigations are needed to verify if

early isolated males of other bird species may spontaneously sing 'sexy' songs.

In canaries, the ontogeny of the song features strongly suggest that the species-specific song segmentation (especially the presence of trills) and shaping of some song elements appear progressively without any influence from an adult song tutor (Nagle, unpublished data). The influence of 'self-differentiation' rules was also demonstrated by Güttinger<sup>18,11</sup> and experiments carried out in canaries deafened at an early age<sup>19</sup>.

In the present study the responses of female canaries to different types of male isolate songs (recorded through the stages of plastic and crystallized songs) were compared to the responses to a natural male song. This latter song was used in preliminary experiments and elicited high levels of female sexual response. Because of 'self-differentiation' rules appearing progressively during the course of ontogeny, we hypothesized that: 1) a plastic song of an isolated male may convey little sexual information and therefore elicit low levels of sexual display in female canaries (less than the normal control song); 2) a crystallized song of an isolated male may convey sexual information and therefore elicit high levels of sexual display in female canaries (close to that elicited by normal control song).

### Materials and methods

The basic procedure was to test the sexual responsiveness of female canaries to different types of natural songs. Two experiments (EA and EB) were carried out, using the same group of eight one-year-old females. For each experiment, a set of four songs was played back to

\* Corresponding author.

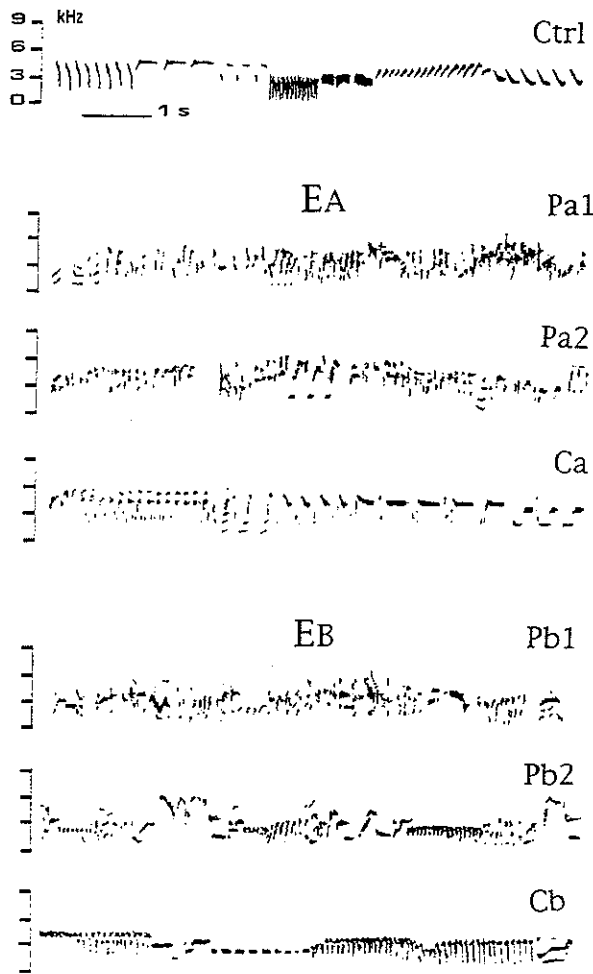


Figure 1. Domesticated canary song types used in the playback experiments EA and EB to test female sexual responsiveness. Control adult song (Ctrl) used in both experiments. Experiment EA, from top to bottom: three songs of the isolated male Ma, early plastic song (Pa1), late plastic song (Pa2) and crystallized song (Ca). Experiment EB, from top to bottom: three songs of the isolated male Mb, early plastic song (Pb1), late plastic song (Pb2) and crystallized song (Cb).

the females. Each set included a control song (Ctrl, normal adult male song) and three types of songs recorded in the same young isolated male (male « Ma » in EA and male « Mb » in EB). The females were tested during a period of natural sexual responsiveness to male song (see below). The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of copulation solicitation displays (CSD) to the song stimuli.

The birds were chosen from a pool of animals raised in our aviaries, all belonging to an outbred form of heterogeneous genetic background locally called 'common canary'. All the females had individual contacts with some young females and males and heard singing males. All of the tested females were out of hearing of the males whose song phrases were used in the playback experiments. For the purpose of both experiments, the

females were housed singly in cages within sound attenuation chambers (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 cm outside), using a 15:9 L/D photoperiod. They were provided daily with food, vitamins and nesting materials (coconut fibers, shredded linen). They were kept in the attenuation chambers during the testing period (3 weeks) and allowed to complete nesting in a bowl and to lay eggs.

In order to evaluate female sexual response, we measured the number of complete copulation solicitation displays (CSD). In a complete CSD, the responding female crouches, arches her back and simultaneously brings her tail forward and her head back. The wings are moved away from the body and vibrated. The feathers surrounding the cloacal region are separated. For each female, all of the complete CSD elicited by each type of song over the entire testing period were added together. This total was defined as the 'CSD score' and used for statistical analysis. More details may be found in Kreutzer et al.<sup>20</sup>

Figure 1 shows the two sets of four songs used in the playback experiments EA and EB. In each experiment, Ctrl is the copy of a natural adult song used earlier (song CC1<sup>21</sup>). This song fits the morphological diversity of song phrases described by Güttinger et al.<sup>22</sup> and it elicited strong reactions in female canaries, so we chose it as control. All the other songs were selected having the control song duration (8 s). The original songs were recorded on a Marantz CP 430 cassette recorder. All the sounds were bandpass filtered and digitized at 22 ksamples/s using an analysis and synthesis software. They were equated for loudness and edited in the time domain to eliminate discrete noises. The six songs of the young isolated males were recorded from two different males (Ma & Mb): the three songs used in experiment A (EA) from the male Ma and the three songs used in experiment B (EB) from the male Mb. Ma and Mb hatched in May 1993. They came from two different broods and had different parents. Parent males were removed from the breeding females 6 to 7 days before the first young hatched and the females raised the young birds. These birds were therefore out of hearing of any conspecific male song prior to hatching. Several data strongly suggest that, by this time, the main neural pathways allowing song learning in this species are not functional<sup>23</sup>. Both young birds began to sing subsongs roughly one month after hatching and, from this period on, were separated from their mother and sisters and regrouped with other isolated young males in two different sound attenuation chambers. Ma had individual contacts with three other isolated young males (same age) raised in the same conditions as him. Mb was also housed with three other isolated young males of the same age. All the isolated males were singly recorded each month from September 1993 to February 1994, using in each case a Marantz CP 430 cassette recorder.

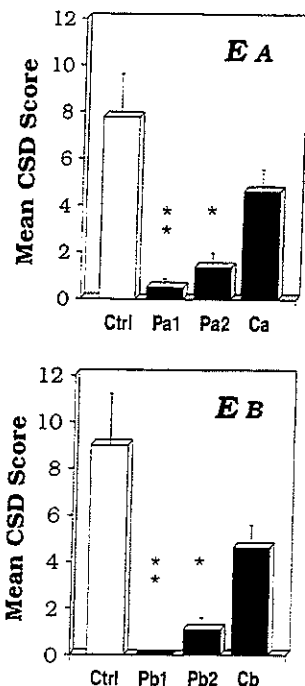


Figure 2. Mean CSD score, measuring female sexual responsiveness (vertical axis) to the four types of domesticated canary songs (horizontal axis) in each experiment (EA and EB). Mean number (+SE) of CSD elicited in female canaries by each song. Friedman two-way analysis of variance by ranks was followed by Friedman comparison of conditions with a control. Black shadings indicate isolated male songs. Labels \* and \*\* indicate significant differences to the control (Ctrl) of  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ .

Most of the songs (more than one hundred songs per male) were studied using the analysis and synthesis software developed by J. P. Richard<sup>24</sup>. Many of the songs recorded during each period were shared in each isolation group, as reported for other species<sup>25</sup>. The two sets of three songs were selected because of their frequent occurrences in most of the different utterances of each male. The plastic songs 'Pa1' of Ma and 'Pb1' of Mb were both recorded on 9 September 1993. The plastic songs 'Pa2' of Ma and 'Pb2' of Mb were recorded on 26 October 1993. The crystallized songs 'Ca' of Ma and 'Cb' of Mb were recorded on 8 December 1993. In each experiment the plastic song (Pa1 or Pb1) recorded very soon after moulting (roughly 4 months after hatching) does not have the features recorded in natural canary plastic songs as early as 60 days after hatching<sup>23</sup>: distinct song syllable types are very rare, the versatility is high, the frequency range is wide and the general structure is amorphous. This type of song is close to natural subsongs of this species recorded in our aviaries. Both plastic songs (Pa2 and Pb2) were recorded 45 days after Pa1 and Pb1. They include short trills and some of these are precursors of the trills developed in the crystallized songs Ca and Cb.

Each of the eight songs (duration: 8 s) is repeated six times to build a song bout. In the eight song bouts, each song is separated from the others by silence (duration: 12 s)

allowing full female displaying. So, the total duration of each song bout is 108 s. During each testing session, the four song bouts were presented in random order. A delay of 3 m separated the playbacks of two successive song bouts.

A period of natural sexual receptivity in the females<sup>21, 26</sup> in June 1994 was used for the playback experiments. Each female was tested singly for the first time twenty days after her first young hatched (at the very beginning of a new period of sexual receptivity preceding a second period of nesting). All the females started gathering nest material and nesting. Each experiment was carried out once a day whether in the morning or in the afternoon (alternating daily) over roughly three weeks for each female. The end of the test was linked to the cessation of sexual displays on four consecutive days. Testing was carried out each day between 10 h and 18 h.

We used non-parametric statistics<sup>27</sup>. Responses to the stimuli have been compared and tested for significance. We used the Friedman two-way analysis of variance by ranks for related samples, followed by Friedman comparison of conditions with a control. In all cases, low rankings indicate the serial positions that elicited the most female responses. Responses to the control songs in EA and EB have been compared and tested for significance using the Wilcoxon two-tailed signed rank test. The extent of association among the rankings was measured using the Kendall coefficient of concordance.

## Results

CSD scores in relation to the four different types of songs of each experiment were totaled. Figure 2 shows the mean CSD scores recorded for each song in EA and EB. We confirmed overall heterogeneity with Friedman's analysis of variance (EA:  $N = 8$ ;  $\chi^2 = 19.7$ ,  $p = 0.0002$ ; EB:  $N = 8$ ;  $\chi^2 = 21.5$ ,  $p < 0.0001$ ). Scores were compared and tested for significance using the Friedman comparison of conditions with a control (EA: sums of ranks: Ctrl = 9.5, Pa1 = 30, Pa2 = 24.5, Ca = 16, limit value = 14.85 for  $p = 0.05$  and 18.45 for  $p = 0.01$ ; EB: sums of ranks: Ctrl = 9.5, Pb1 = 30, Pb2 = 25.5, Cb = 15, limit value = 14.85 for  $p = 0.05$  and 18.45 for  $p = 0.01$ ). There was no significant difference in the levels of CSD elicited by the song Ctrl in EA and EB ( $N = 8$ ,  $t = -1.30$ ,  $p = 0.23$ , Wilcoxon two-tailed). We observed that, in both experiments, the control adult song elicits the highest CSD scores, while isolate plastic songs elicit very low CSD scores. Both isolate crystallized songs Ca and Cb elicit high levels of CSD. These levels do not differ significantly from levels elicited by the control. The mean CSD scores as well as the rankings of these songs are fully comparable in both experiments. Kendall's coefficient of concordance showed that the females ranked the four stimuli in a

similar way (EA:  $W = 0.817$ ,  $p < 0.01$ ; EB:  $W = 0.849$ ,  $p < 0.01$ ).

### Conclusion and discussion

Our results demonstrate that among male isolate songs only crystallized songs convey sexual information and that plastic songs elicit very weak sexual responses. These data may be considered with regard to our recent findings about sexual releasers of the adult male canary songs<sup>6</sup>.

**The low potential of plastic male isolate songs.** The early plastic songs Pa1 and Pb1 present the features recorded in natural subsongs, probably because of a delay in song development due to isolation: in this type of song, the high versatility of elements and the absence of trills help to explain the lack of female sexual receptivity. With regard to song segmentation, we recently demonstrated that low CSD scores were recorded using common canary phonology and the versatile structure of a wild canary song<sup>28</sup>. With regard to phonology, we demonstrated that female canaries are clearly sensitive to special types of song trills<sup>6</sup>. So in early isolate plastic songs, both song structure and phonology lack main sexual features. Although trills are present in late plastic songs Pa2 and Pb2, adult species-specific clear song segmentation is still lacking and, within trills, the shape and frequency range of the elements are still highly variable, when compared to these features in crystallized isolate songs. Further investigations are needed to demonstrate how females weigh these song parameters, but as a whole, again at this stage of the song development, functional sexual releasers are not fully represented.

**The high potential of crystallized male isolate songs.** In this species, the levels of CSD elicited by the crystallized isolate songs are strikingly high: in fact, these levels do not differ significantly from levels elicited by the adult natural song control. It is unlikely that any bias would be due to the choice of the control: this song elicited very high levels of CSD in females in a former experiment (song 'CC1'<sup>21</sup>). This high sexual potential of isolate adult songs relates the canary more to the cowbird (a parasitic species) than to the swamp, song and white-crowned sparrows.

One explanation would be that in this species as in other cardueline finches, specific rules of song architecture emerge without any adult tutor influence<sup>11, 18, 22, 29</sup>. We know that these rules are important to drive female responsiveness<sup>28</sup> and many sexual responses may be related to song segmentation. However, it is unlikely that such high levels of CSD may be recorded if crystallized songs of isolated males and normal adult canary songs had no phonological similarities. With regard to this latter point, the canary may contrast with the white-crowned sparrow studied by Spitler-Nabors and Baker<sup>5</sup> who demonstrated that, in this species, adult isolate songs lack particular types of syllables that may

play an important role for female sexual responses. This may not be the case in canaries. Thus, further experiments are planned to compare the sexual responsiveness of female canaries to the phonologies of adult isolate trills and adult natural trills.

As a whole, the present results demonstrate that particular types of canary songs may convey sexual information that is used by females. In this species, the sexual releasers are not strictly found in adult male natural songs but also in adult isolate songs. Self-differentiation appears to be an important process leading to the shaping of certain sexual releasers at the end of male song ontogeny.

**Acknowledgements.** We thank G. Leboucher, N. Beguin, and anonymous reviewers for their useful comments on earlier versions of this article. Special thanks are due to J.P. Richard (CNRS URA 373) who developed a software program that allowed the acoustic analysis and synthesis. We are grateful to V. Boulouard, P. Chassevent and F. Boneau who cared for the birds. The study was supported by grants from C.N.R.S. (U.R.A. 667, Laboratoire d'Ethologie Experimentale et Comparée, Université Paris Nord) and Université Paris X-Nanterre.

- 1 Searcy, W. A., in: Playback and Studies of Animal Communication, p. 175. Ed. P. K. McGregor. Plenum Press, New York 1992.
- 2 Baker, M. C., *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12 (1983) 309.
- 3 Dabelsteen, T., and Pedersen, S. B., *Anim. Behav.* 45 (1993) 759.
- 4 Searcy, W. A., and Brenowitz, E. A., *Nature, Lond.* 332 (1988) 152.
- 5 Spitler-Nabors, K. J., and Baker, M. C., *Anim. Behav.* 35 (1987) 380.
- 6 Vallet, E., and Kreutzer, M., *Anim. Behav.* 49 (1995) 1603.
- 7 Marler, P., and Peters, S., in: Acoustic Communication in Birds, vol. 2, p. 25. Eds D. E. Kroodsma and E. H. Miller. Academic Press, New York 1982.
- 8 Clark, C., Marler, P., and Beeman, K., *Ethology* 76 (1987) 101.
- 9 Nowicki, S., Marler, P., Maynard, A., and Peters, S., *Ethology* 90 (1992) 225.
- 10 King, A. P., and West, M. J., *Anim. Behav.* 36 (1988) 1575.
- 11 Güttinger, H. R., *Z. f. Tierpsychol.* 56 (1981) 323.
- 12 King, A. P., and West, M. J., *Science* 195 (1977) 1002.
- 13 Marler, P., in: The Biology of Learning. Eds P. Marler and H. S. Terrace. Springer, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo 1985.
- 14 Nelson, D. A., and Marler, P., *Anim. Behav.* 46 (1993) 806.
- 15 Searcy, W. A., Marler, P., and Peters, S., *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17 (1985) 223.
- 16 Searcy, W. A., and Marler, P., *Devl Psychobiol.* 20 (1987) 509.
- 17 King, A. P., West, M. J., and Eastzer, D. H., *J. comp. Physiol. Psychol.* 94 (1980) 1028.
- 18 Güttinger, H. R., *Z. f. Tierpsychol.* 49 (1979) 285.
- 19 Marler, P., and Waser, M. S., *J. comp. Physiol. Psychol.* 91 (1977) 8.
- 20 Kreutzer, M. L., Nagle, L., and Vallet, E. M., *Behaviour* 129 (1994) 293.
- 21 Nagle, L., Kreutzer, M. L., and Vallet, E. M., *Experientia* 49 (1993) 1022.
- 22 Güttinger, H. R., Wolffgramm, J., and Thimm, F., *Behaviour* 65 (1978) 241.
- 23 Nottebohm, F., in: Song learning and imprinting, Conference proceedings. Netherlands J. Zool. 43 (1993) 193.
- 24 Richard, J. P., *Bioacoustics* 3 (1991) 45.
- 25 Slater, P. J. B., Jones, A., and Ten Cate, C., *Netherlands J. of Zool.* 43 (1993) 80.
- 26 Leboucher, G., Kreutzer, M. L., and Dittami, J., *Ethology* 97 (1994) 190.
- 27 Siegel, S., and Castellan, N. J., *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill Book Co., New York 1988.
- 28 Vallet, E. M., Kreutzer, M. L., and Richard, J. P., *Behaviour* 121 (1992) 155.
- 29 Güttinger, H. R., *Behaviour* 94 (1985) 254.



*Groupe 'Cognition chez l'oiseau', U.R.A. C.N.R.S. 667, Laboratoire de psychophysiologie et d'éthologie, Université Paris X Nanterre, and Max Planck Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen*

## Testosterone Induces Sexual Release Quality in the Song of Female Canaries

ERIC VALLET, MICHEL KREUTZER & MANFRED GAHR

VALLET, E., KREUTZER, M. & GAHR, M. 1996: Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. *Ethology* 102, 617–628

### Abstract

We tested the sexual responsiveness of female canaries, *Serinus canaria*, to two sets of different types of female conspecific songs versus an adult male conspecific song. Female songs were either spontaneously emitted ('S-songs') or were testosterone-induced ('T-songs'). Copulation-solicitation displays (CSD) were used as an index of female sexual response. Playbacks were performed several days before and during egg laying, a period of natural sexual responsiveness of the females to song. We demonstrated that the weaker sexual displays of female canaries were recorded to S-songs, thus suggesting that these types of female songs do not contain fully functional sexual releasers. Three T-songs elicited high levels of sexual displays, thus demonstrating that testosterone treatment may induce sexual release quality in the female songs. Study of the phonology of these three T-songs strongly suggested that special song phrases may be good candidates as powerful sexual releasers. To test the sexual value of these female song phrases, we carried out a third experiment, using hybrid songs where each of these special T-song phrase types was included in a well-known heterospecific context. Two phrases elicited high levels of sexual responses in females. Essential features of the male full song, such as broadband rapid frequency modulations and high repetition rate, are retrieved in both female song phrases. Taken together, these data demonstrate that testosterone treatment not only induces a male-like structure in the songs of females, but also induces functionally 'male-like' songs. This result allows features of the vocal control network of testosterone-treated females to be compared with those of adult males singing full songs, to distinguish neural correlates of testosterone-dependent full songs. However, because testosterone does not induce functionally male-like songs in all the females, neuroanatomical structure–function correlations need detailed behavioural analysis.

Corresponding author: Eric VALLET, Laboratoire de psychophysiologie et d'éthologie, Université Paris X, Nanterre, F-92001 Nanterre, France

### Introduction

It is well established that, in many songbird species, adult male songs convey sexual information that is used by females (SEARCY 1992). In some of these species,

special attributes of the full songs are essential in eliciting female sexual responses while others are not (BAKER 1983; SPITLER-NABORS & BAKER 1987; SEARCY & BRENOWITZ 1988; DABELSTEEN & PEDERSEN 1993). We recently demonstrated that this is also true in the domesticated canary (VALLET & KREUTZER 1995). The full songs of adult male canaries are built using special temporal patterns of notes (also called 'elements'), syllables and phrases (KONISHI 1994 provides details of these terms). Among the syllable patterns used by the males in their full songs, i.e. during the reproductive period, one is a powerful inducer of female copulation-solicitation displays (CSD – VALLET & KREUTZER 1995). This syllable pattern is a trill made of the stereotyped repetition of a bipartite syllable at a somewhat high repetition rate (more than 15/s). Broadband rapid frequency modulation is an important feature of its elements. In this type of song phrase, temporal patterning and shape of the elements are highly stable, as well as in other phrases delivered in the full songs. In contrast, temporal patterning and shape of elements are variable in the so-called 'autumnal' adult songs, which are delivered by the male canaries outside the breeding period. The temporal pattern and the stability of the elements are known to depend on the hormone testosterone (HEID et al. 1985). This suggests that testosterone, through changes in the song pattern, induces sexual release qualities of the male canary song and these qualities may, consequently, reflect some reproductive quality of the male emitter. Several data recently recorded in this species support this hypothesis: plastic songs of the same immature individuals do not contain functional sexual releasers (KREUTZER et al. 1996).

To test the hypothesis that testosterone induces sexy qualities in the song of canaries, we compared the spontaneous songs of singing females with the songs of testosterone-treated females and with a very 'sexy' male full song. The reasons for choosing females as a good model for studying functional changes in the songs, after testosterone treatments, are the following. 1. In the canary, both sexes may produce songs. However, females singing spontaneously during or outside the reproductive period are rare. Most of the songs that females produce spontaneously have fewer syllable types than male adult full songs and are relatively unstable (WEICHEL et al. 1986). Testosterone treatment induces singing, and this type of singing sounds quite similar to the full songs of males (LEONARD 1939; SHOEMAKER 1939). A more detailed comparison of spontaneous female songs ('S-songs') and testosterone-induced female songs ('T-songs') by PESCH & GÜTTINGER (1985) indicates that the repetition rate of elements and the variability in the frequency modulation of the successive elements within a phrase are different in S-songs compared with T-songs. In the T-songs, the repetition rate is increased and the variability is reduced compared with most S-songs. 2. In male and female canaries, the song is controlled by a network of interconnected anatomically discrete brain nuclei that innervate the syrinx, the sound-modulating organ of birds (NOTTEBOHM 1993; GAHR, pers. obs.). Frequently, adult females instead of male canaries are used to deduce neural mechanisms of testosterone-induced male-typical song pattern. So, testosterone-induced singing of female canaries is one of the best-studied models for structure-function correlations in the vertebrate brain (NOTTEBOHM 1980; DE VOOGD 1986; BOTTJER & DIGNAN 1988; CANADY et al. 1988; CLOWER et al. 1989; BROWN & BOTTJER 1993; GAHR & GARCIA-SEGURA 1996). These correlations are, however, based on the structural similarities between T-songs

and testosterone-induced songs of castrated male canaries (HEID et al. 1985). The comparisons of the female S-songs and T-songs (see above) are also based on structural features of these songs.

But may all these structural similarities or dissimilarities lead to the assumption that female T-songs are not only structurally, but also functionally 'male-like' while S-songs do not contain functional sexual releasers? Moreover, if T-songs are functionally male-like, do these songs include special 'sexy' song phrase types? To answer these questions, an ultimate test of the sexual release quality of female S-songs and T-songs was required. This test had not been carried out up to now. We performed it in this study, addressing the following questions: 1. Do female S-songs lack the sexual release quality found in a male natural full song? 2. May testosterone treatment induce high sexual release quality in female songs? 3. Do different types of female T-songs have similar sexual release qualities? 4. May special types of female T-song phrases elicit high levels of female sexual displays, as well as a similar phrase of a male full song?

### Methods

The basic procedure was to test the sexual responsiveness of female canaries to different types of natural songs and phrases. Three experiments (I, II and III) were carried out. For exp. I and II, two different sets of five types of natural songs were played back to the same group of eight adult females. Each set included four types of female songs (two S-songs and two T-songs) and one song recorded from an adult male domesticated canary (the control song). As the results of both experiments demonstrated that the three T-songs elicited high levels of female sexual displays (see below), we computer-analysed the phonology of these three T-songs and selected three song phrases that shared main acoustic features retrieved in 'sexy' male song phrases. To test the sexual value of these female song phrases, we carried out exp. III, including each of the three female T-phrases and one control male phrase in hybrid songs (see below for more details about this type of song). The four hybrid songs were computer edited and played back to another group of 10 adult females.

Both groups of females were tested during a period of natural sexual responsiveness to male song (see below). The amount of sexual response shown by the females was evaluated by measuring the number of copulation-solicitation displays (CSD) to the song stimuli.

### Subjects and Housing

The females were chosen from a pool of canaries raised in Nanterre aviaries (France), all belonging to an outbred form of heterogeneous genetic background, locally called 'common canary'. All of them had individual contacts with other females and males and heard singing males. But, because of the housing conditions, all of the tested females were out of hearing of those males or females from which song phrases were used in the playback experiments. For the purpose of all experiments, the females were housed singly in cages within sound-attenuation chambers (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 cm outside), using a 15:9 L/D photoperiod. They were provided daily with food, vitamins and nesting materials (vegetable horsehair, shredded linen). They were kept in the attenuation chambers during the testing period (roughly 3 wk) and allowed to complete nesting in a bowl and to lay eggs.

### Measure of Sexual Release Quality and Observations

To evaluate female sexual response, we measured the number of complete copulation-solicitation displays (CSD). In a complete CSD, the responding female crouches, arches her back and simultaneously brings her tail forward and her head back. The wings are moved away from the body and vibrated. The feathers surrounding the cloacal region are separated. For each female, all of the complete CSD elicited by each type of song over the entire testing period were summed. This sum was defined as the 'CSD score' and used for statistical analysis. More details are given in KREUTZER et al. (1994).

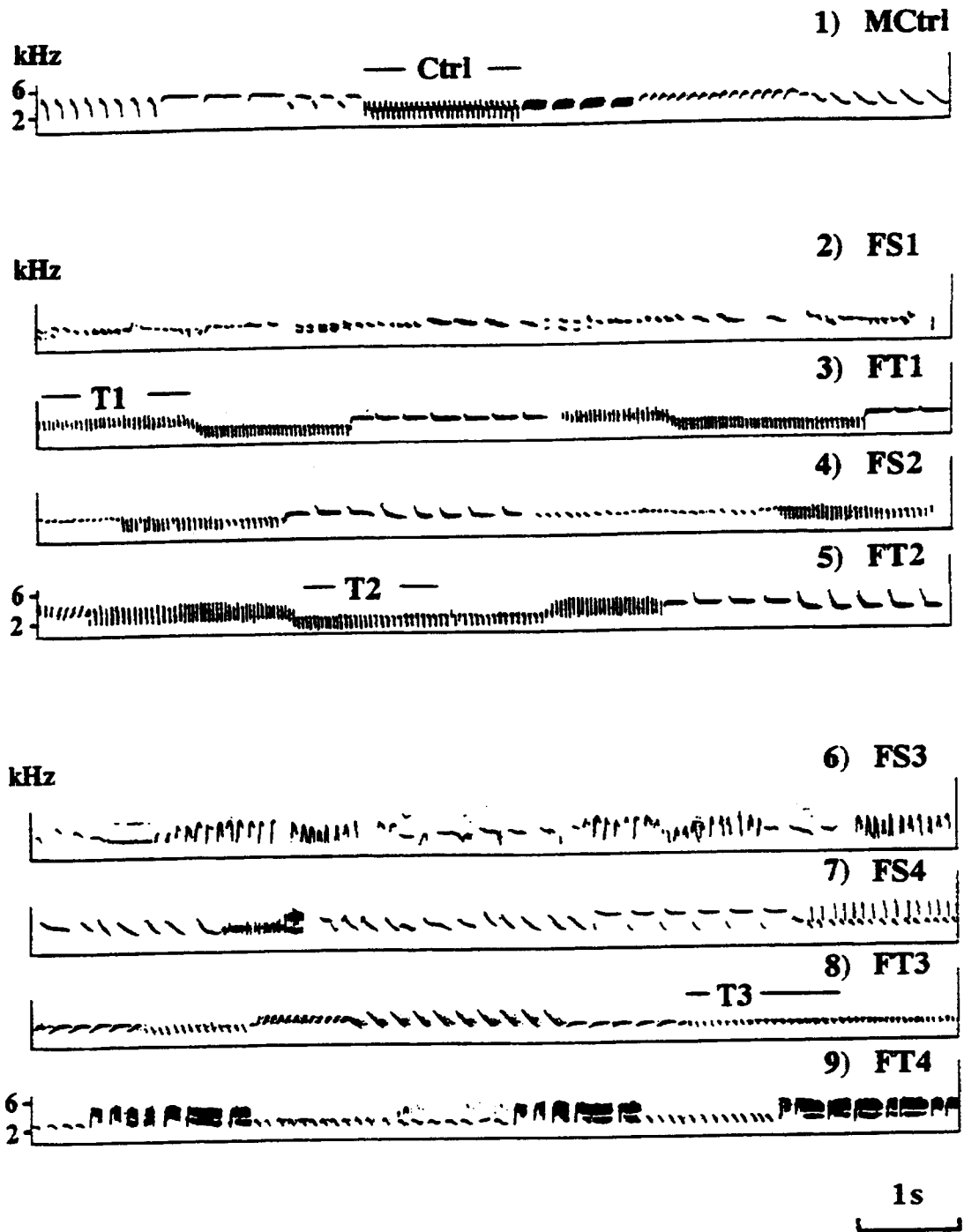


Fig. 1: Canary song types used in the playback exp. I and II to test female sexual responsiveness. Vertical axis: sound frequency; horizontal axis: time. From top to bottom: (1) control adult full song (MCtrl) used in both experiments; (2-5) exp. I, four songs recorded in the same female, before any T-treatment (FS1), 25 d after the first treatment started (FT1), more than 1 mo after the first treatment period (FS2) and 25 d after the second treatment started (FT2); (6-9) exp. II, four songs recorded in four different females, two females singing spontaneously (FS3, FS4) and two T-treated females (FT3, FT4). Ctrl, T1, T2 and T3 indicate phrases that were selected for exp. III

### Testosterone Treatment

All the females in which T-songs were recorded, were implanted subcutaneously with a silastic implant filled with testosterone propionate (Sigma, T1875; length, 7 mm; ID, 0.8 mm). The implants were renewed every 2 wk.

### Experimental Songs

#### *Experiments I and II*

Fig. 1 shows the two sets of five songs used in the playback exp. I and II. In each experiment, we chose as control song (MCtrl) a variant of a natural adult male full song used earlier (song CC1, NAGLE et al. 1993; song Ctrl, KREUTZER et al. 1996). This song fits well the morphological diversity of song phrases described by GÜTINGER et al. (1978) and it elicited high levels of CSD in female canaries, whatever the experimental context. All the female songs used in both experiments were selected because they had the male control song duration (9 s) and a similar loudness. The experimental songs were selected among more than 40 songs per female. All songs were studied using two analysis and synthesis software packages (Sound edit and Sound editPro for MacIntosh computers). All sounds were bandpass filtered and equated for loudness.

The four female songs used in exp. I were recorded in the same female, raised in an aviary of the Max-Planck-Institut Seewiesen (Germany). This female was selected because of the structural features of the S-songs that she first produced in Apr. 1994: the song patterns of these S-songs differ greatly from the patterns of typical male adult full songs. The syllable repertoire is poor, the syllable versatility is high and the general structure is amorphous. The first song (FS1) was recorded on 27 Apr. The second song (FT1) was recorded 25 d after testosterone treatment, on 27 Jul. The third song (FS2) was recorded 39 d after testosterone treatment, on 10 Aug. The fourth song (FT2) was recorded 25 d after a second testosterone treatment, on 10 Oct.

The four female songs used in exp. II were recorded in four different females at Nanterre and Seewiesen. FS3 (Nanterre) was recorded on 16 Jun. 1991 in a female which spontaneously started singing after the end of a playback testing period and sang during some days. This female frequently displayed to different song stimuli a few days before the recording and laid eggs. All the songs of this female share the same features: a poor syllable repertoire, a high syllable versatility and a high frequency range. FS4 (Nanterre) was recorded on 25 Jan. 1994 in a female used as a subject for some preliminary playback tests. She began gathering nest material but did not perform nesting and did not lay eggs. She rarely displayed in response to different conspecific songs that she heard daily. Roughly 1 wk after the first test session, she began to sing regularly when hearing male song sequences. Most of the songs of this female are clearly composed of well-separated trills and the song segmentation is similar to an adult male's. But once again, the syllable repertoire is poor and the syllable versatility is high, except in the phrases made of whistles. FT3 (Nanterre) was recorded on 21 Nov. 1994, roughly 2 wk after testosterone treatment started. Before the treatment, this female did not sing. After the treatment, she was twice observed using clear male courtship visual displays while singing in front of two different females. In both cases, the female listeners displayed copulation solicitations in response to this female. FT4 (Seewiesen) was recorded on 10 Apr. 1994, 4 wk after testosterone treatment in a female that was not singing before.

#### *Experiment III*

Four hybrid songs were computer edited. Each hybrid song was built using a natural female or male song phrase (duration: 1.5 s) followed by the monotonous repetition of a greenfinch syllable. We previously demonstrated that this type of greenfinch syllable had a very low sexual potential (KREUTZER et al. 1992) and successfully used similar hybrid songs to evaluate the intrinsic sexual value of different male song phrases (VALLET & KREUTZER 1995). Fig. 2 shows series of syllables extracted from the four phrases included in each of the four hybrid songs. Three of these hybrid songs (HT1 to HT3) include song phrases that were selected in three different female T-songs: HT1 includes a phrase extracted from FT1; HT2 a phrase extracted from FT2; HT3 a phrase extracted from FT3. The fourth hybrid song (HCtrl) includes a phrase selected in the control male song (MCtrl). Observations during the playback exp. I and II strongly suggested that most of the CSD were elicited by these particular phrases in each female and male song. Moreover, pilot experiments demonstrated that the male phrase HCtrl elicited very high levels of CSD in different females (VALLET, unpubl. data).

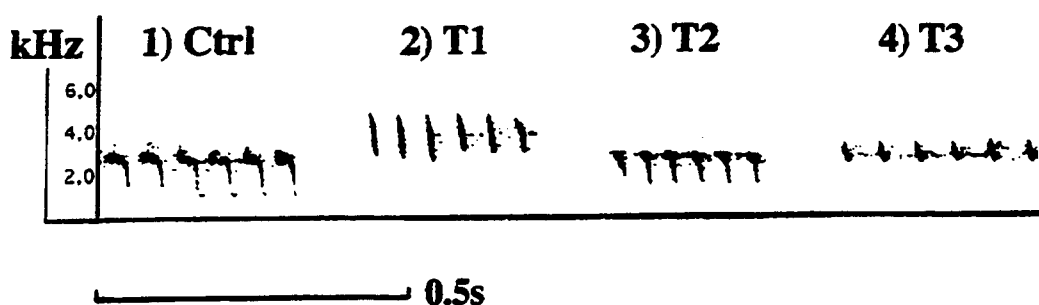


Fig. 2: Series of syllables extracted from the song phrases Ctrl, T1, T2 and T3 respectively used in the hybrid songs HCtrl, HT1, HT2 and HT3 of the playback exp. III to test female sexual responsiveness. Vertical axis: sound frequency; horizontal axis: time. From left to right: (1) complex syllables of the control adult full song (MCtrl); (2–4) simple syllables of the female T-songs FT1, FT2 and FT3

### Playback Tapes

In all experiments, each song (duration: 9 s) is repeated four times to build a song bout. In all the song bouts, each song is separated from the others by silence (duration: 9 s), allowing full female display. So, the total duration of each song bout is 63 s. During each testing session, the five song bouts (I and II) or four song bouts (III) were presented in random order. A delay of 2 min separated the playbacks of two successive song bouts.

### Playback Design

Each group of females was tested during a period of natural sexual receptivity described by LÉBOUCHER *et al.* (1994), several days before and during egg laying. The playback exp. I and II were carried out in Mar. 1995. The playback exp. III was carried out in Apr. 1995. Before the observation period, all females were initially housed in single-sex groups on a short-daylight schedule (LD 9:15). Under these conditions, the birds show no reproductive activity. Each female was tested singly for the first time 5 d after exposure to a photostimulatory lighting regime (LD 15:9). In these new conditions, all the females started gathering nest material and nesting. All the experiments were carried out over roughly 3 wk for each female. Each of exp. I and II was carried out once a day, whether in the morning or in the afternoon (alternating daily). Exp. III was carried out twice daily. In all experiments, the birds were tested between 1000 h and 1800 h. The end of the test was linked to the cessation of sexual displays after laying of the third egg on four consecutive days. In fact, prior observations demonstrated that, from this period on, females are no longer sexually receptive.

### Statistical Analysis

We used non-parametric statistics (SIEGEL & CASTELLAN 1988). Responses to the stimuli have been compared and tested for significance. We used the Friedman two-way analysis of variance by ranks for related samples, followed by post-hoc comparison with a control test. The levels of CSD elicited by the male song control (MCtrl) in exp. I and II were compared and tested using Friedman repeated measures. The responses to S-songs versus T-songs in both I and II were compared using the Wilcoxon matched-pairs test. In all cases, high rankings indicate the songs that elicited the most female responses. Two-tailed tests were used throughout.

## Results

### Experiments I and II

CSD scores in relation to the five different types of songs of each experiment were totalled. Fig. 3 shows the mean CSD scores recorded for each song in exp. I and II. We

Sexual Sensitivity of Female Canaries to Female T- and S-songs

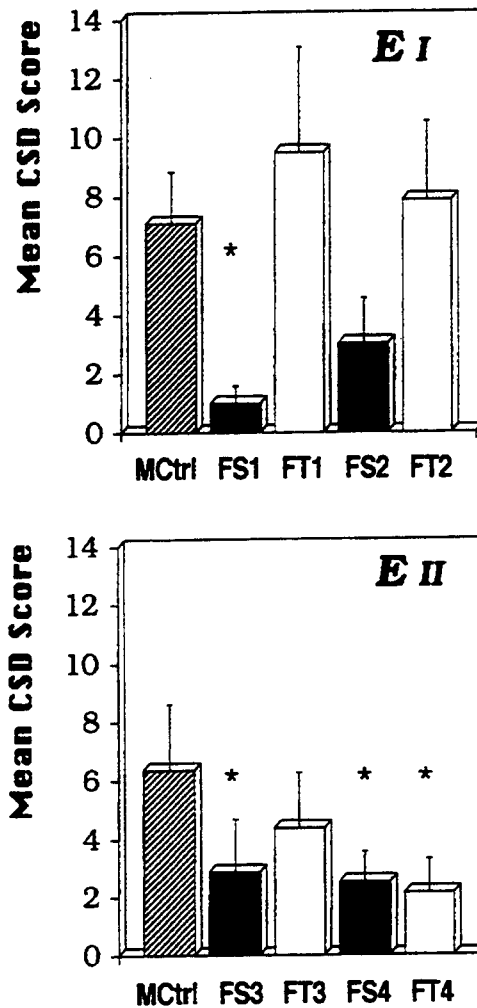


Fig. 3: Mean CSD score, measuring female sexual responsiveness (vertical axis) to the five types of canary songs (horizontal axis) in exp. I (E<sub>I</sub>) and II (E<sub>II</sub>). The five types of songs are: male full song, MCtrl; two female S-songs, FS1 and FS2 in E<sub>I</sub> and FS3 and FS4 in E<sub>II</sub>; two female T-songs, FT1 and FT2 in E<sub>I</sub> and FT3 and FT4 in E<sub>II</sub>. Mean number (+SE) of CSD elicited in female canaries by each song. Friedman two-way analysis of variance by ranks was followed by Friedman comparison of conditions with a control (MCtrl). Bold hatching indicates the male control song in each experiment. Black shadings indicate female S-songs. \* Indicates significant differences from the control (MCtrl),  $p < 0.05$

confirmed overall heterogeneity with Friedman's analysis of variance (I:  $n = 8$ ;  $df = 4$ ;  $c^2 = 22.22$ ,  $p < 0.01$ ; II:  $n = 8$ ;  $c^2 = 19.74$ ,  $p < 0.01$ ). Scores were compared and tested for significance using Friedman comparison of conditions with a control (I: sums of ranks: MCtrl = 31.5, FS1 = 11, FS2 = 15.5, FT1 = 32.5, FT2 = 29.5, limit value = 16.9 for  $p = 0.05$  and 20.78 for  $p = 0.01$ ; II: sums of ranks: MCtrl = 37.5, FS3 = 18, FS4 = 17, FT3 = 30, FT4 = 17.5, limit value = 16.9 for  $p = 0.05$  and 20.78 for  $p = 0.01$ ). In exp. I, there is a significant difference in the levels of CSD elicited by the song FS1 and the MCtrl. The sums of ranks recorded for both FT1 and FT2 are fully comparable to those recorded for the MCtrl. In exp. II, there is a significant difference in the levels of CSD elicited by the songs FS3, FS4 and FT4 and

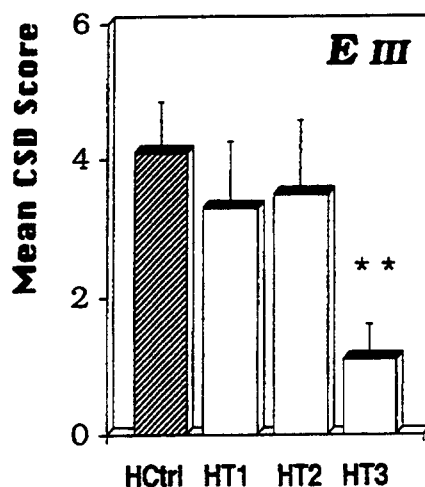


Fig. 4. Mean CSD score, measuring female sexual responsiveness (vertical axis) to the four types of greenfinch–canary hybrid songs (horizontal axis) in exp. III. Each hybrid song includes one of the four phrases that were selected for this experiment (male song phrase, Ctrl; female T-song phrases, T1, T2 and T3). Mean number (+SE) of CSD elicited in female canaries by each hybrid song. Friedman two-way analysis of variance by ranks was followed by Friedman comparison of conditions with a control (HCtrl). Bold hatching indicates the male control hybrid song. \*\* Indicates significant difference from the control (HCtrl),  $p < 0.01$ .

the MCtrl. There is no significant difference in the levels of CSD elicited by the song MCtrl in exp. I and II (Friedman repeated measures:  $n = 8$ ;  $df = 1$ ;  $c^2 = 0.14$ ;  $p = 0.71$ ). There is a significant difference in the levels of CSD elicited by the four T-songs versus the four S-songs ( $p = 0.0078$ , Wilcoxon two-tailed).

In exp. I, we observed that the highest CSD scores as well as the highest rankings were recorded for the songs TF1 and TF2. These songs have a sexual content that is fully comparable to control adult male full song. As expected, the song FS1 elicits very low levels of CSD and has low rankings. Surprisingly, the rankings of the song FS2 demonstrate that this song conveys some sexual information. Studying the structure of this song and comparing it with the amorphous structure of FS1, we suggest that the sexual potential of FS2 is due to long-lasting effects of the previous testosterone treatment in this female. In exp. II, mean CSD scores as well as rankings demonstrate that functional sexual releasers are not present in spontaneous songs FS3 and FS4. Once again, in this second experiment, S-songs are not received as 'sexy' songs by female canaries. T-songs T3 and T4 have no similar sexual values: the value of T4 is similar to those of S-songs, whereas T3 elicits high levels of CSD. However, sexual releasers of T3 do not fully match those of MCtrl.

### Experiment III

CSD scores in relation to the four different types of hybrid songs were totalled. Fig. 4 shows the mean CSD scores recorded for each song. We confirmed overall heterogeneity with Friedman repeated-measures analysis of variance on ranks ( $n = 10$ ;



$df = 3$ ;  $c^2 = 11.6$ ,  $p < 0.01$ ). Scores were compared and tested for significance using Friedman comparison of conditions with a control (sums of ranks: HCtrl = 33, HT1 = 25, HT2 = 28, HT3 = 15, limit value = 13.57 for  $p = 0.05$  and 16.85 for  $p = 0.01$ ). There is no significant difference in the levels of CSD elicited by the hybrid songs HT1 and HT2 and the HCtrl. There is a significant difference in the levels of CSD elicited by the hybrid song HT3 and the HCtrl ( $p < 0.01$ ).

## Discussion

These results demonstrate that some types of female canary songs convey a high quality of sexual information while others do not. All S-songs elicit low levels of CSD while most T-songs elicit high levels of CSD (responses to our first and second questions). The results of exp. I demonstrate that two different testosterone treatments, inducing similar song pattern changes, have the same effects: the 'male-like' patterns (FT1 and FT2) induced by testosterone convey a high quality of sexual information. Moreover, the sexual value of these T-songs is fully comparable to the sexual value of a 'sexy' adult male full song. The results of exp. II partly agree with those of exp. I, leading to the assumption that S-songs recorded in different females lack the most salient 'sexy' features of the male full song. But the repertoire size and thus the complexity of female T-songs shows large individual differences (GAHR & VALLET, pers. obs.). We demonstrate here that this structural variability underlies an important functional variability (response to our third question). The results of exp. III demonstrate that, among different song features, such discrete features as song phrases are influenced by testosterone treatments. When inducing a particular organization of special elements, testosterone increases the sexual quality of the female songs (response to our fourth question). Once again, the effects of testosterone differ widely between females.

### The Low Sexual Release Quality Found in S-songs

In this type of song, the high versatility of elements and the absence of well-developed trills help to explain the low female sexual receptivity. With regard to song segmentation, we demonstrated that low CSD scores were recorded using common canary phonology and the versatile structure of a wild canary song (VALLET et al. 1992). With regard to phonology, we demonstrated that female canaries are clearly sensitive to special types of well-structured song trills (VALLET & KREUTZER 1995). In S-songs, both song structure and phonology lack these main sexual features. Although short trills are present in songs FS3 and FS4, adult species-specific clear song segmentation is rare (FS4) or absent (FS1). When this segmentation is clear (FS2), the shaping of the elements and the frequency range within trills are highly variable. Although further investigations are needed to demonstrate how females weigh all these song parameters, as a whole, functional sexual releasers are not present in these songs. PESCH & GÜTTINGER (1985) reported that some female canaries spontaneously sing 'male-like' songs. Such cases were very rarely observed in our aviaries (GAHR, pers. obs.), but if females are kept separated from males they frequently sing. So, one may not exclude that, in this species, some females may spontaneously sing 'sexy' songs. In these

females, as stated in other species (BAPTISTA et al. 1993), testosterone probably has natural lasting effects. Similar effects are likely to explain the sexual quality of the S-song FS2 (exp. 1). More generally, spontaneous female songs (S-songs) were rarely observed in oscines at temperate latitudes and were often considered as a normal but functionless epiphenomenon. However, in song sparrows (ARCESE et al. 1988), as in white-crowned sparrows (BAPTISTA et al. 1993), singing in females was observed regularly. In these species, certain spontaneous female songs are used in a territorial context and some of them may function to attract a mate. Other functions have been postulated for singing in some female oscine species (BAPTISTA et al. 1993). In non-songbirds, such as the ring dove (CHENG 1986, 1992), female songs have the function to stimulate ovarian growth in the female emitter and/or in listening females. Whether female songs may be used by oscine females such as the female canaries as 'self-stimulating' stimuli is unknown.

#### Effects of Testosterone Treatments

Testosterone treatment induces the temporal pattern of male song in all females, but the highest sexual release qualities are induced in the song of some female canaries and not in others. In our experiments, two of three testosterone-treated females sang structurally and functionally male-like songs while the song of one female (FT4) was not 'sexy'. Although FT4 and male full songs share features such as temporal patterning, FT4 lacks prominent discrete sexual releasers. These releasers are present in two different types of T-songs (FT1 and FT2) produced by the same female after two different testosterone-treatments. In these T-songs that are structurally and functionally male-like, special types of phrases elicit high levels of female sexual displays. Through changes in the production and organization of syllables and, among them, special elements, testosterone helps to increase the sexual quality of the female songs. These changes are especially obvious in this particular female as her S-song FS1 has no sexual potential. Among three different T-song phrases, two elicited high levels of sexual responses in females. We retrieve in both phrases the essential features that we recently found in some special 'sexy' song phrases of the male full song, such as broadband rapid frequency modulations within a trill and high repetition rate of the elements ( $> 15/s$ ) in a frequency range of 1–5 kHz (VALLET & KREUTZER 1995). However, these phrases lack the bipartite structure of the syllables of male canaries, an important feature that ensures that highest levels of CSD are elicited (VALLET et al. unpubl. data). This raises the following question: are the females able to produce such types of bipartite syllables? We studied more than 10 female syllable repertoires and never found this particular type of bipartite syllable, which is currently found in 50 % of the male full song repertoires (BEME & VALLET, pers. obs.). Further investigations are needed to verify if all female songs lack this special type of syllable. If so, such a sexual difference may be used by female listeners to ensure the male status of the emitter.

Here we show that testosterone does induce functionally male-like songs in some female canaries. This result allows features of the vocal control network of testosterone-treated females to be compared with those of full song-singing males to distinguish neural correlates of testosterone-dependent full songs. Although such comparisons have been made in the past (NOTTEBOHM 1980; DE VOOGD 1986; BOTTJER & DIGNAN

1988; CANADY et al. 1988; CLOWER et al. 1989; BROWN & BOTTJER 1993; GAHR & GARCIA-SEGURA 1996), only our results give the behavioural backup of these comparisons. However, our experiments also demonstrate that T-songs of some females have little potential to induce CSD. Therefore, neurobiological studies of testosterone-treated canaries need to control for behaviour, and one cannot anticipate that T-treatment of females will always functionally masculinize female singing behaviour and the song-control network.

### Acknowledgements

Special thanks are due to A. GRIMPARD, who contributed to the analysis and selection of the songs and carried out half of the testing sessions in experiments I and II. We thank I. BEME, G. LEBOUCHER, N. BEGUIN and anonymous reviewers for their useful comments on earlier versions of this article. We are grateful to K. DUBOIS who cared for the birds. The study was supported by grants from C.N.R.S. (U.R.A. 667, Laboratoire d'Ethologie Experimentale et Comparée, Université Paris Nord) and Université Paris X, Nanterre.

### Literature Cited

- ARCESE, P., STODDARD, P. K. & HIEBERT, S. M. 1988: The form and function of song in female song sparrows. *Condor* **90**, 44—50.
- BAKER, M. C. 1983: The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **12**, 309—315.
- BAPTISTA, L. F., TRAIL, P. W., DEWOLFE, B. B. & MORTON, M. L. 1993: Singing and its functions in female white-crowned sparrows. *Anim. Behav.* **46**, 511—524.
- BOTTJER, S. W. & DIGNAN, T. P. 1988: Joint hormonal and sensory stimulation modulate neuronal number in adult canary brains. *J. Neurobiol.* **19**, 624—635.
- BROWN, S. D. & BOTTJER, S. W. 1993: Testosterone-induced changes in adult canary brain are reversible. *J. Neurobiol.* **24**, 627—640.
- CANADY, R. A., BURD, G. D., DE VOOGD, T. J. & NOTTEBOHM, F. 1988: Effect of testosterone on input received by an identified neuron type of the canary song system: a Golgi/electron microscopy/degeneration study. *J. Neurosci.* **8**, 3770—3784.
- CHENG, M. F. 1986: Female cooing promotes ovarian development in ring doves. *Physiol. Behav.* **37**, 371—374.
- — 1992: For whom does the female dove coo? A case for the role of vocal self-stimulation. *Anim. Behav.* **43**, 1035—1044.
- CLOWER, R. P., NIXDORF, B. E. & DE VOOGD, T. J. 1989: Synaptic plasticity in the hypoglossal nucleus of female canaries: structural correlates of season, hemisphere and testosterone treatment. *Behav. Neural Biol.* **52**, 69—77.
- DABELSTEEN, T. & PEDERSEN, S. B. 1993: Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*. *Anim. Behav.* **45**, 759—771.
- DE VOOGD, T. J. 1986: Steroid interactions with structure and function of avian song control regions. *J. Neurobiol.* **17**, 177—201.
- GAHR, M. & GARCIA-SEGURA, L. M. 1996: Testosterone-dependent increase of gap-junction in HVC neurons of adult female canaries. *Brain Res.* **702**, 69—73.
- GÜTTINGER, H. R., WOLFFGRAMM, J. & THIMM, F. 1978: The relationships between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches and hybrids between the two species. *Behaviour* **65**, 241—262.
- HEID, P., GÜTTINGER, H. R. & PRÖVE, E. 1985: The influence of castration and testosterone replacement of the song architecture of canaries. *Z. Tierpsychol.* **69**, 224—236.
- KONISHI, M. 1994: Pattern generation in birdsong. *Curr. Opin. Neurobiol.* **4**, 827—831.
- KREUTZER, M., VALLET, E. & DOUCET, S. 1992: Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia* **48**, 679—682.
- —, — — & Nagle, L. 1994: Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour*, **129**, 293—305.

- — — & — — — 1996: Female canaries display to songs of early isolated males. *Experientia*, **52**, 277—280.
- LEBOUCHER, G., KREUTZER, M. L. & DITTAMI, J. 1994: Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are estradiol implants necessary? *Ethology*, **97**, 190—197.
- LEONARD, S. L. 1939: Induction of singing in female canaries by injections of male hormone. *Proc. Soc. Exp. Biol. New York* **41**, 229—230.
- NAGLE, L., KREUTZER, M. L. & VALLET, E. M. 1993: Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia* **49**, 1022—1023.
- NOTTEBOHM, F. 1980: Testosterone triggers growth of brain vocal control nuclei in adult female canaries. *Brain Res.* **189**, 429—436.
- — — 1993: The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. *Conf. Proc. 'Song Learning and Imprinting'*, 1992. *Netherl. J. Zool.* **43**, 193—234.
- PESCH, A. & GÜTTINGER, H. R. 1985: Der Gesang des weiblichen Kanarienvogels. *J. Orn.* **126**, 108—110.
- SEARCY, W. A. 1992: Measuring responses of female birds to male song. In: *Playback and Studies of Animal Communication* (MCGREGOR, P. K., ed.). Plenum Press, New York. pp. 175—189.
- — — & BRENOWITZ, E. A. 1988: Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature* **332**, 152—154.
- SHOEMAKER, H. H. 1939: Effect of testosterone propionate on behavior of the female canary. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* **41**, 299—302.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N. J. 1988: *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- SPITLER-NABORS, K. J. & BAKER, M. C. 1987: Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. *Anim. Behav.* **35**, 380—386.
- VALLET, E. & KREUTZER, M. 1995: Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* **49**, 1603—1610.
- — — & RICHARD, J. P. 1992: Syllable phonology and song segmentation: testing their salience in female canaries. *Behaviour* **121**, 155—167.
- WEICHEL, K., SCHWAGER, G., HEID, P., GÜTTINGER, H. R. & PESCH, A. 1986: Sex differences in plasma steroid concentrations and singing behaviour during ontogeny in canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* **73**, 281—294.

*Received: January 8, 1996*

*Accepted: February 23, 1996 (W. Wickler)*

## ERRATUM

---

p. 618, line 19 :

read : Several data recently recorded in this species support this hypothesis : male canaries that are isolated early will spontaneously sing, when sexually mature, stereotyped songs that are sexually functional, whereas plastic songs of the same immature individuals do not contain functional sexual releasers (Kreutzer et al. 1996).

## A chorus song style influences sexual responses in female canaries

L. Nagle, M.L. Kreutzer, and E.M. Vallet

**Abstract:** We examined whether the playback of a chorus song style (i.e., two songs presented simultaneously from a single speaker) influences sexual song preferences of female domesticated canaries, *Serinus canaria*. Six females were treated with estradiol and their responses to the different types of song were measured as the frequency of copulation solicitation displays. Females responded preferentially to a chorus song style and reacted less to presentation of single songs (conspecific and heterospecific). These observations suggest that females' sexual responses are elicited by two songs heard simultaneously. Our results are discussed in relation to current views on the song preferences of females and the phenomenon of chorus singing in songbirds.

**Résumé :** Nous avons tenté de déterminer si deux chants diffusés simultanément par le même haut-parleur (imitant un chœur) peuvent influencer les préférences sexuelles des femelles du Canari domestique commun, *Serinus canaria*. Six femelles ont été traitées à l'oestradiol et leurs réponses sexuelles ont été mesurées par dénombrement des postures de sollicitation à l'accouplement. Les femelles répondent de façon préférentielle aux chants émis en chœur. Les chants émis seuls provoquent moins de réponses sexuelles (qu'il s'agisse de chants homospecifics ou hétérospecifics). Ces observations indiquent que les réponses sexuelles des femelles sont stimulées par les chants en chœur. Nos résultats sont examinés à la lumière des théories récentes sur les préférences sexuelles des femelles et sur le phénomène des chants en chœur chez les oiseaux chanteurs.

### Introduction

In most passerines, a strong peak of song has been observed in the early morning in spring. Several hypotheses have been suggested to explain this dawn chorus: sound may be transmitted better at dawn than later in the day (Henwood and Fabrick 1979); the risk of intrusion by territory-seeking males may be higher at dawn, hence the greater need to sing in defense of territory (Kacelnik and Krebs 1983); as a result of the lack of light, foraging profitability may be low early in the morning, thus the cost of singing may be reduced (Kacelnik 1979); singing in chorus at dawn may reduce the risk of individual predation (Pärt 1991). However, other hypotheses suggest that the dawn chorus is related to female behaviour. Paired males sing at dawn to protect their paternity (Mace 1986). The duration of the chorus is related to female fertility (Mace 1987). It has also been suggested that a male might participate in the dawn chorus to guard his mate or stimulate her to copulate (Greig-Smith 1982). Studies of the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, have shown that several factors make dawn singing advantageous (Pärt 1991).

Among these is the potential to increase the male's probability of remating if his female has disappeared. This finding may indicate that the dawn chorus is attractive to females. Some species of songbird (great tit, *Parus major*, Hinde 1952; starling, *Sturnus vulgaris*, Adret-Hausberger 1989) have also been observed singing in chorus after dawn, hence we could ask whether females' song preferences are stronger for choruses than for single songs.

The method most commonly employed for testing females' song preferences involves treating captive females with estradiol implants (West et al. 1979; Searcy and Marler 1981). This increases the probability of observing copulation solicitation displays (CSD), which precede coitions (Searcy et al. 1981; Baker et al. 1981). Hence, CSDs can be used as an index of females' song preference. In this paper, we present an experiment in which the estradiol implantation was used to investigate whether female canaries prefer a chorus song style (two songs played back simultaneously) to single songs.

### Materials and methods

The general method was to treat captive females with estradiol and present them with different song types. In this experiment, we used domesticated common canaries, *Serinus canaria*, a species in which singing in chorus has frequently been observed. Six females were implanted and tested. All females were 2 years old and were provided daily with seed, fresh food, water, and vitamins. Our experiments were conducted in accordance with state animal care guidelines.

After local anesthesia, each female was implanted with crystalline 17 $\beta$ -estradiol packed in a Silastic tube (length 7 mm, inner

Received April 17, 1996. Accepted November 8, 1996.

L. Nagle, M.L. Kreutzer,<sup>1</sup> and E.M. Vallet. Centre National de la Recherche Scientifique, Unité de Recherche Associée n° 2214, Laboratoire de Psychophysiology et d'Éthologie, Université Paris X, 200, avenue de la République, 92000 Nanterre, France.

<sup>1</sup> Author to whom all correspondence should be addressed.

**Table 1.** Numbers of copulation solicitation displays by female domesticated canaries responding to CH (a chorusing song style with two domesticated canary songs, DC1 and DC2, sung simultaneously), DC1, DC2 and GF (greenfinch song).

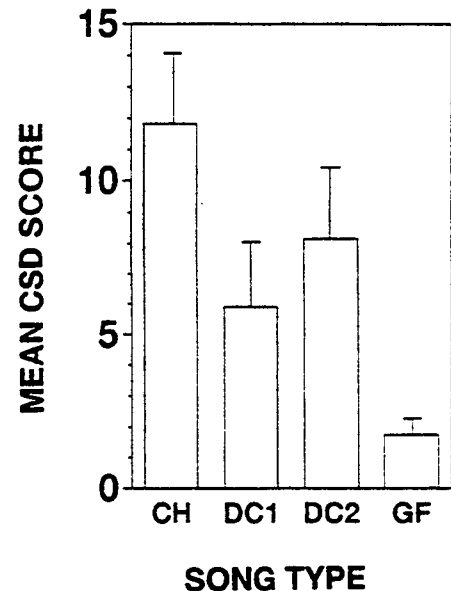
Female	Number of displays			
	CH	DC1	DC2	GF
A	27	19	22	6
B	18	8	13	1
C	5	2.5	4	1.5
D	5.5	1.5	4	1
E	10	2	4	0
F	5.5	2.5	2	1

diameter 1.45 mm, outer diameter 1.925 mm, containing 5–6 mm of hormone), which was sealed at both ends with Silastic adhesive (Dow Corning). Implants were placed under the skin of the back, from where they could be easily removed. Prior to treatment, all six females were housed together in an aviary. As soon as it received an implant, each female was transferred to a soundproof chamber (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 cm outside) fitted with one-way observation windows. Two days after implantation, test sessions were begun to measure acoustic preferences. The females were tested with four "song bouts," each consisting of five repetitions of the same song. The song was 9 s in duration and followed by 9 s of silence. Four songs were used, two domesticated common canary songs (DC1 and DC2), one "chorus song" (CH), and one greenfinch, *Chloris chloris*, song (GF). All the songs were edited using an analysis and synthesis software developed by Richard (1991). DC1, DC2, and GF were copies of natural songs; CH was created by mixing DC1 and DC2, which were loaded on two separate sound files. Each of the six females was tested with four different song bouts presented in random order, the order varying from one session to another. Tests were carried out between 10:00 and 18:00. Each individual was tested twice a day for a period of 2 months. Stimuli were played back using a Panasonic tape recorder (RQ-P165, 50 – 14 000 Hz) over an Aiwa full-range speaker with a power booster (SC-A8, 100 – 18 000 Hz) placed in a sound-attenuation chamber. Females' responses were scored through a one-way glass and CSDs were counted during each test. A response was judged to be a complete CSD if the responding female crouched, arched her back, simultaneously brought her tail forward and her head back, and vibrated her wings. A response was judged to be an incomplete CSD if there was a lack of wing vibrations and (or) a complete tail movement (Baker et al. 1981). Responses were scored as follows: 0 for no displays, 0.5 for an incomplete display, and 1 for a complete display (for details see Kreutzer and Vallet 1991). Responses to the different songs were compared and tested for significance using a Friedman two-way analysis of variance followed by a Student–Newman–Keuls test for multiple comparisons (Winer 1971).

## Results

All females responded with CSDs to at least one of the four stimuli (DC1, DC2, CH, and GF; Table 1). There was significant heterogeneity in the numbers of CSDs in response to these songs (Friedman two-way analysis of variance,  $p < 0.0007$ ). Females responded significantly more often to DC1, DC2, and CH than to GF (Student–Newman–Keuls test,

Fig. 1. Mean ( $\pm$ SE) numbers of copulation solicitation displays (CSD) of female canaries in response to four types of song. D1 and D2, domesticated canary songs 1 and 2; CH, chorus song style (DC1 and DC2 played back simultaneously); GF, greenfinch song. Significant heterogeneity was tested by using a Friedman two-way analysis of variance by ranks. Females responded significantly more to CH, DC1, and DC2 than to GF ( $p < 0.05$  in all cases, Student–Newman–Keuls test). They gave significantly stronger responses to CH than to DC1 or DC2 alone ( $p < 0.05$ , Student–Newman–Keuls test). All statistics are nonparametric, so mean values are for illustration only.



two-tailed,  $N = 6$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 1). Furthermore, they discriminated between DC1, DC2, and CH; the number of displays elicited by the chorus song, CH, was significantly greater than the number of displays elicited by the domesticated canary songs, DC1 and DC2 (Student–Newman–Keuls test, two-tailed,  $N = 6$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 1). The response scores elicited by DC1 and DC2 did not differ significantly.

## Discussion

The female domesticated canaries tested during these experiments responded more frequently to conspecific songs (DC1 and DC2) than to the heterospecific song (GF (greenfinch)). Similar results have been obtained by Kreutzer and Vallet (1991) and Nagle et al. (1993). These results agree with those obtained using another domesticated species (zebra finch, *Taeniopygia guttata*), where it was found that females responded significantly more to playback songs of conspecific than heterospecific males (Clayton and Pröve 1989). These data are consistent with the finding that females of several other wild species are able to distinguish between conspecific and heterospecific songs (King and West 1977; Searcy and Marler 1981; Spitzer-Nabors and Baker 1987).

Our results also indicated that female canaries exhibited high levels of sexual behaviour (CSD) in response to the chorus song style. The levels of sexual response to CH (DC1 + DC2) were significantly greater than the levels of response to DC1 or DC2.

Increased female sexual responsiveness to a chorus song

style shows that the latter does not have a negative effect on the sexual behaviour of female canaries, despite contradictory research on other species. In the green tree frog, *Hyla cinerea*, the chorus limits female responses by masking individuals' calls (Gerhardt and Klump 1988). In male songbirds, Brémond (1978) provides evidence that acoustic interference can reduce the effectiveness of song, but this effect was not observed in our experiments.

The high levels of sexual responses elicited by CH could have been mainly a result of two different changes in the temporal patterning of discrete sound features: (1) the occurrence of special song phrase types, and (2) an increase in the number of syllables per unit time, whatever the syllable type. With reference to the first point, we know that special phrases consisting of broadband rapid-frequency modulations within trills elicit high levels of sexual response in female canaries (Kreutzer et al. 1994; Vallet and Kreutzer 1995). Such types of phrases were present in both DC1 and DC2, in the first and middle part, respectively. So female attention might have been focused more frequently during the course of CH than during the course of DC1 or DC2 alone, allowing higher levels of sexual response. With reference to the second point, increasing the repetition rate of syllables may lead to a significant increase in female sexual responses (E.M. Vallet and I. Berné, unpublished data). In our experiment, the number of song syllables per unit time was greater in CH than in either DC1 or DC2. Although the general temporal patterning of the syllables merits further study, this song feature is presumably used by several songbird species to recognize conspecific song (Weisman and Ratcliffe 1987). Catchpole et al. (1984) have argued that the male sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*, can compensate for reduced repertoire size by increasing the rate of song production, thus demonstrating that a faster singing rate can influence female song preferences.

From a functional point of view, these data strongly suggest that chorus singing in canaries does not reduce the sexual effectiveness of a singer. Chorus singing may play a role in sexually stimulating females, and thus may increase a male's chance of mating or gaining extra-pair copulations. However, this behaviour is likely also the result of other factors such as the low cost of not foraging, the higher risk of intrusion by males, better sound transmission, or mate guarding. Our results indicate that the sexual preferences of female canaries may be one factor influencing chorus singing in males.

### Acknowledgements

We thank R. Tittler and D. Lafleur for their comments on earlier versions of this article. Special thanks are extended to J.-P. Richard (CNRS URA 373), who developed the software program that allowed acoustic synthesis. We are grateful to V. Boulouard, who cared for the birds. We acknowledge the assistance of S. Doucet. Financial and technical assistance was provided by CNRS URA 2214, Université Paris Nord, Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, and Université Paris X, Laboratoire de Psychophysologie et d'Éthologie.

### References

- Adret-Hausberger, M. 1989. Song ontogenesis in starlings *Sturnus vulgaris*: are song and subsong continuous? *Bird Behav.* 8: 8–13.
- Baker, M.C., Spitzer-Nabors, K.J., and Bradley, D.C. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science (Washington, D.C.)*, 214: 819–820.
- Brémond, J.C. 1978. Acoustic competition between the song of the Wren (*Troglodytes troglodytes*) and the song of the other species. *Behaviour*, 65: 89–98.
- Catchpole, C.K., Dittami, J., and Leisler, B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with estradiol. *Nature (Lond.)*, 312: 563–564.
- Clayton, N.S., and Pröve, E. 1989. Song discrimination in female zebra finches and Bengalese finches. *Anim. Behav.* 38: 352–354.
- Gerhardt, H.C., and Klump, G.M. 1988. Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree frog: a limitation on mate choice. *Anim. Behav.* 36: 1247–1249.
- Greig-Smith, P.W. 1982. Seasonal patterns of song production in male Stonechats *Saxicola torquata*. *Ornis Scand.* 13: 225–231.
- Henwood, K., and Fabrick, A. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *Am. Nat.* 114: 260–274.
- Hinde, R. 1952. The behaviour of the great tit (*Parus major*) and other related species. *Behaviour Suppl.* No. 1.
- Kacelnik, A. 1979. The foraging efficiency of great tit *Parus major* in relation to light intensity. *Anim. Behav.* 27: 237–242.
- Kacelnik, A., and Krebs, J.R. 1983. The dawn chorus in the great tit *Parus major*: proximate and ultimate causes. *Behaviour*, 83: 287–309.
- King, A.P., and West, M.J. 1977. Species identification in the North American cowbird: appropriate responses to abnormal song. *Science (Washington, D.C.)*, 195: 1002–1004.
- Kreutzer, M.L., and Vallet, E.M. 1991. Differences in the responses of captive female canaries to variation in conspecific and heterospecific songs. *Behaviour*, 117: 106–116.
- Kreutzer, M.L., Vallet, E.M., and Nagle, L. 1994. Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour*, 129: 293–305.
- Mace, R. 1986. The importance of female behaviour in the dawn chorus. *Anim. Behav.* 34: 621–622.
- Mace, R. 1987. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature (Lond.)*, 330: 745–746.
- Nagle, L., Kreutzer, M.L., and Vallet, E.M. 1993. Obtaining copulation solicitation displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia*, 49: 1022–1023.
- Pärt, T. 1991. Is dawn singing related to parturition insurance? The case of the collared flycatcher. *Anim. Behav.* 40: 451–456.
- Richard, J.P. 1991. Song analysis and synthesis using an Amiga micro-computer. *Bioacoustics*, 3: 45–60.
- Searcy, W.A., and Marler, P.R. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science (Washington, D.C.)*, 213: 926–928.
- Searcy, W.A., Marler, P.R., and Peters, S.S. 1981. Species song discrimination in adult female song and swamp sparrows. *Anim. Behav.* 29: 997–1003.
- Spitzer-Nabors, K.J., and Baker, M.C. 1987. Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. *Anim. Behav.* 35: 380–386.
- Vallet, E.M., and Kreutzer, M.L. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.* 49: 1603–1610.
- Weisman, R., and Ratcliffe, L. 1987. How birds identify species information in a song: a pattern recognition approach. *Learn. Motiv.* 18: 80–98.
- West, M.J., King, A.P., Eastzer, D.H., and Staddon, J.E.R. 1979. A bioassay of isolate cowbird song. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 124–133.
- Winer, B.J. 1971. *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, London.

## **“Sexy” syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production?**

ERIC VALLET, MICHEL KREUTZER, IRINA BEMÉ & LAZURA KIOSSEVA  
LPE - URA CNRS 2214, Univ. Paris X, 92000 Nanterre, France

In the songs of male domesticated canaries (*Serinus canaria*) a special phrase (“A”) conveys information that elicits high levels of copulation solicitation displays (CSD) in females. We used this reliable index of female sexual responsiveness in 5 experiments, to evaluate the sexual potential of 17 different types of song phrases that were all structurally “A-like”. These phrases were extracted from the repertoires of males that belonged to three canary strains: Common domesticated (8 phrases), border (4 phrases) and wild canary (5 phrases). All of these phrases conveyed sexual information and most of them (11) elicited very high levels of sexual display in domesticated females (Fisher-Pitman test,  $p < 0.05$  to  $p < 0.01$ ). Four other experiments were carried out to investigate the roles of two main discrete features: syllable structure and syllable repetition rate. We found that both a complex structure of the syllable and high syllable repetition rates ( $> 15/s$ ) are required to elicit the highest levels of CSD. With regard to sexual selection hypotheses, these data suggest that female domesticated canaries assess male quality focusing on the temporal patterns of discrete phrases. These temporal features may be honest signals of the emitter’s motor constraints. This male acoustic trait, retrieved from the wild strain has been maintained in two domesticated strains despite human selective pressure.



## Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display

ERIC VALLET, IRINA BEME & MICHEL KREUTZER

Laboratoire de Psychophysiology et d'Ethologie, U.R.A. C.N.R.S. 2214, Université Paris X

(Received 9 December 1996; initial acceptance 4 February 1997;  
final acceptance 23 May 1997; MS. number: 5412)

**Abstract.** Male canaries, *Serinus canaria*, sing a special phrase ('A') that elicits very high levels of sexual display in conspecific females. This phrase is characterized by the repetition of a complex but brief two-note syllable. We tested the sexual responsiveness of female canaries to these A phrases, extracted from eight male repertoires. Five of the phrases elicited very high levels of copulation solicitation displays in the females. We suggest that the females may use the very rapid temporal patterning of the distinct notes in these two-note syllables to assess male quality. These syllables may be an honest indicator of a male's condition and may thus attract and arouse females.

© 1998 The Association for the Study of Animal Behaviour

In several songbirds, female choice may select for song complexity (Catchpole 1996), but little is known about which acoustic features in the male song attract females. Discrete features may convey information that elicits sexual displays in conspecific females (see Searcy 1992 for details). In the brown-headed cowbird, *Molothrus ater*, the majority of the acoustic features found to elicit sexual displays involve the relationship between the low- and high-frequency notes that the bird produces in special note clusters, using the two sides of the vocal organ, the syrinx (West et al. 1979; King et al. 1980; King & West 1983; West & King 1988; Allan & Suthers 1994). In the European blackbird, *Turdus merula*, for example, frequency-modulated notes are associated with high aggressiveness and sexual arousal (Dabelsteen & Pedersen 1992, 1993). Special types of notes or note patterns are also likely to be essential for communication between males and females in some other species (Baker 1983; Spitler-Nabors & Baker 1987; Searcy & Brenowitz 1988). In the chipping sparrow, *Spizella passerina*, in which the male's songs are likely to function primarily in mate attraction (Albrecht & Oring

1995), the songs are structurally very simple, being composed of the stereotyped repetition of broadband frequency-modulated notes. Rapid combinations of distinct brief notes and frequency-modulated notes thus appear to be the two main sexually significant acoustic features of songs.

In canaries, *Serinus canaria*, one particular song phrase, 'A', elicits high levels of sexual displays in whatever acoustic context it is sung (Vallet & Kreutzer 1995), whereas some phrases (B-E) elicit low levels and others (F) intermediate levels. Phrase A is a stereotyped, brief two-note syllable repeated at a high rate (17 times/s). Each of the notes in the syllable appears in a sound spectrogram as a separate uninterrupted trace. In both notes, the frequency is rapidly modulated but the frequency ranges are different (3.7–5.8 kHz for the high-pitched note and 1–3.5 kHz for the low-pitched note). Independent frequency modulation and a lack of harmonic relationship are characteristic of a 'two-voice' sound production (Greenewalt 1968; Stein 1968; Suthers 1990). In similar syllables, the right side of the syrinx is responsible for higher frequency sounds (upper notes) and the left side for lower frequency sounds (lower notes; Nottebohm & Nottebohm 1976). The precise coordination of syringeal and respiratory muscle groups during song production in the canary is likely to be an important factor allowing the bird to produce such complex syllables (Hartley 1990). However, in contrast to

Correspondence: E. Vallet, Laboratoire de Psychophysiology et d'Ethologie, U.R.A. C.N.R.S. 2214, Université Paris X-Nanterre, 200 Avenue de la République, 92001 Nanterre Cedex, France (email:vallet@leec.univ-paris13.fr). I. Beme is now at the Vertebrate Zoology Department, Moscow University, 119899 Moscow, Russia.

0003-3472/98/020291+07 \$25.00/0/ar970631

© 1998 The Association for the Study of Animal Behaviour

other oscines, the canary is highly lateralized and produces most of the song-syllable types on the left side of the syrinx (Hartley & Suthers 1990; Suthers 1990). Adult males have few complex syllables, but brief syllables composed of single, broadband, rapidly frequency-modulated notes are very common (Güttinger et al. 1978; I. Beme & E. Vallet, unpublished data). These one-note syllables may elicit intermediate levels of sexual responses (phrase F: Vallet & Kreutzer 1995).

Complex temporal patternings of sound production involve elaborate respiratory patterns in different oscine species, including canaries (see Konishi 1994 for a review). Constraints on the temporal patterning of song components may be an honest reflection of respiratory or physiological constraints of the motor system (see Podos 1996 for a review). Thus female canaries may use these uncommon two-voice abilities (i.e. brief two-note syllables) to assess male quality.

To see whether brief two-note syllables are particularly attractive to females, we selected a song phrase from each of eight males and tested females' sexual responses to them. We predicted that these syllables would elicit very high levels of copulation solicitation displays in female canaries (A-like levels). In this highly lateralized species, these syllables may reveal to females the male's ability to produce special two-voice sounds.

## METHODS

We played eight 'two-note' song phrases (A1–A8) to two groups of 10 young, adult, naive females. Figure 1 shows series of each type of brief two-note syllable from each of the eight phrases. The phrases were extracted from the natural songs of eight adult males (1–3 years old) and computer-edited. Since temporal trends in displays may occur during long testing sessions (>30 min, more than six song bouts per session; E. Vallet & M. Kreutzer, unpublished data), we played only four of the eight phrase-types to each group of females (A1–A4 to the first group; A5–A8 to the second group). For logistic reasons, the two groups were tested during two periods (November 1995 and April 1996). We compared the responses of females in each group to four of the song phrases with those to two controls: a greenfinch, *Carduelis chloris*, 'harsh-sounding' song pattern (G) and a natural canary song phrase produced by repeating

one-note syllables (F). The greenfinch song pattern used here elicited very low levels of sexual displays in previous experiments (Kreutzer et al. 1992; E. Vallet & M. Kreutzer, unpublished data).

## Subjects and Housing

The adult females (nearly 1 year old) were chosen from a pool of birds reared in Nanterre aviaries (France), all belonging to an outbred form of heterogeneous genetic background, locally called common canary. Before the experiment, all of them had had individual contact with other females and had heard singing males; but, because of the housing conditions, they had had no contact with the males whose song phrases were used in the playback experiment. The females were housed in separate cages (38 × 33 × 26 cm) placed inside sound attenuation chambers (52 × 50 × 40 cm inside, 80 × 72 × 70 cm outside) on a 15:9 h light:dark photoperiod. The room temperature was kept in the range 20–25°C. The birds were provided daily with a seed mixture, water and nesting materials (coconut fibres, cotton strings) and twice a week with fresh vegetables, vitamins and sand. They were kept in the attenuation chambers during the entire test period (roughly 3 weeks) and allowed to complete nesting in a bowl and to lay eggs.

## Sexual Responses

To evaluate the level of sexual response shown by the females, we counted the number of complete copulation solicitation displays to the song stimuli. In a complete display, the responding female crouches, arches her back and simultaneously brings her tail forward and her head back. The wings move away from the body and vibrate. The feathers surrounding the cloacal region separate. For each female, the numbers of complete displays elicited by each song over the entire test period were summed to give a display score. More details may be found in Kreutzer et al. (1994).

## Experimental Songs

To test the sexual attractiveness of each male song phrase, we used 'hybrid songs'. Each hybrid song (duration 11 s) was made from a

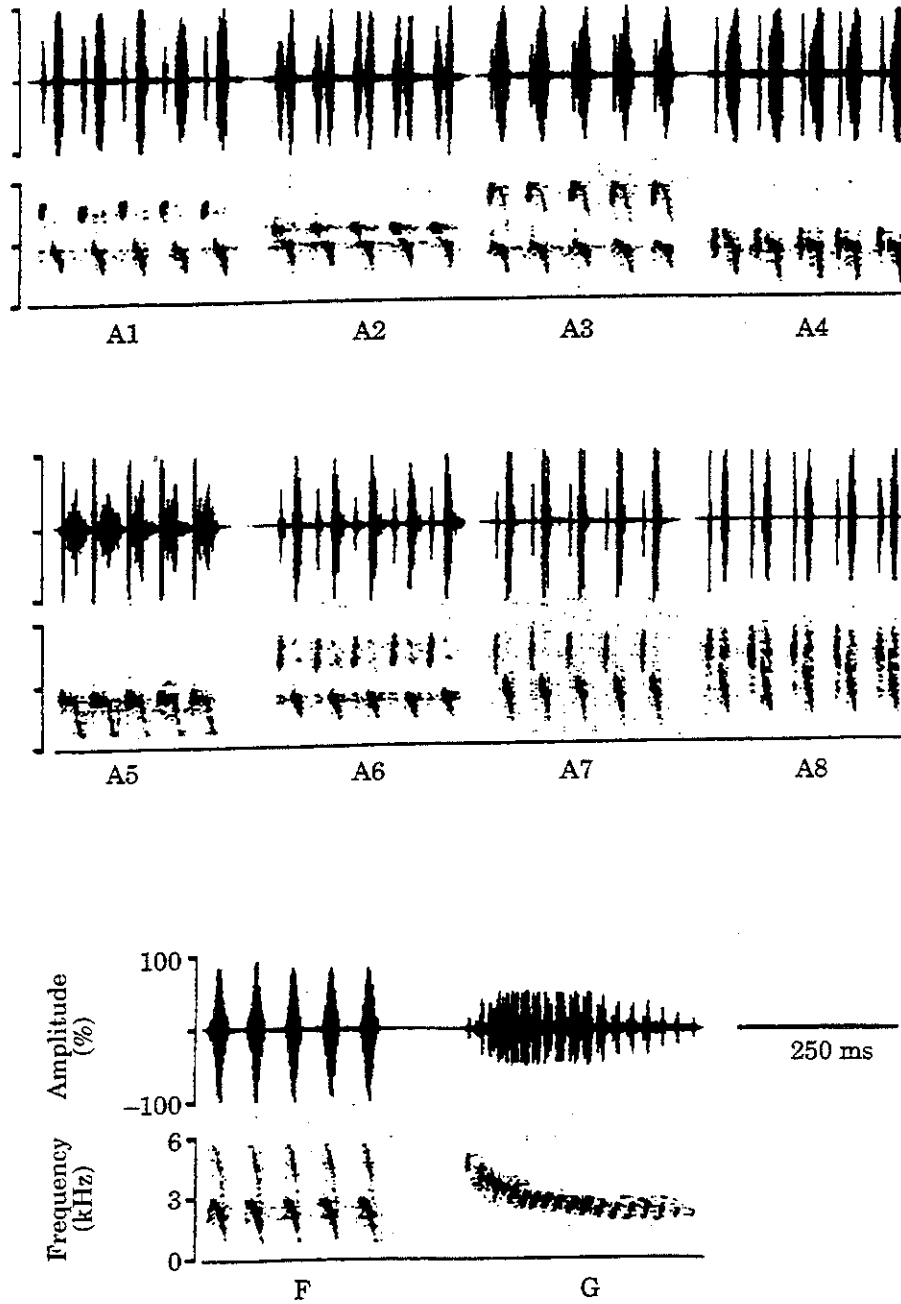


Figure 1. Series of syllables extracted from each of the 10 song phrases used in the experiment. Oscillograms are shown above sound spectrograms for each syllable. A1-A8: series of brief two-note syllables from male canary song phrases. F: one-note syllables used as a control; G: greenfinch syllable.

computer-edited adult male canary song phrase (duration 2.5 s) followed by the repetition of a greenfinch 'harsh-sounding' note (duration 6 s). The same canary song phrase (2.5 s) was repeated at the end of this song pattern. We used hybrid songs as test stimuli for the following reason. Ambiguous female displays (incomplete displays) are frequently recorded when short conspecific phrases (<3 s), outside the normal context of the

song, are played (E. Vallet & M. Kreutzer, unpublished data). These ambiguous displays are very rare (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1996), when the phrases in a greenfinch 'harsh-sounding' pattern, which is not attractive to female canaries (see above) are included in a song, however. Since complete sexual displays are required to assess clear female preferences, using hybrid songs allowed us to investigate these preferences fully.

We created 10 computer-edited songs each lasting 11 s, using two analysis and synthesis software packages (Sound edit and Sound editPro Macro-media for Macintosh computers; all sounds were sampled at 22 kHz). One song (G) was made by repeating the greenfinch note used in all the hybrid songs. The other nine songs were hybrid songs with the same general structure (as described above). Among these nine hybrid songs, one of them (F) was made with a phrase consisting of brief, simple, broadband rapidly frequency-modulated notes which was known to elicit intermediate levels of sexual displays (phrase F; experiment 3 in Vallet & Kreutzer 1995). Each of the other eight songs (A1–A8) was made with one two-note phrase. A1 was a variant of the song phrase A we used in our previous experiments (Vallet & Kreutzer 1995).

### Playback Tapes

A song bout contained five songs, of one type only. In all the song bouts, each song was separated from the others by 9 s of silence allowing the female to display. Thus, the total duration of each song bout was 91 s. During each test session, the six song bouts were presented in random order. The playbacks of two successive song bouts were separated by 2 min.

### Playback Design

Females in group 1 were tested in November–December 1995; females in group 2 were tested in April–May 1996. Both groups of females were tested during a period of natural sexual receptivity described by Leboucher et al. (1994), several days before and during egg laying. Before the observation period, all the females were initially housed in single-sex groups on a short daylight schedule (9:15 h light:dark) for 4 months. Under these conditions the birds show no reproductive activity. Each female was tested singly for the first time 3 days after exposure to a photostimulatory lighting regime (15:9 h light:dark). In these new conditions, all the females started gathering nest material and nesting. The playback to each group was carried out twice daily, each female being tested between 10 and 18 h over roughly 3 weeks. Testing ended when no sexual displays were observed on 2 consecutive days after the female laid the third egg. From this period onwards,

females do not respond to playback songs (personal observations).

### Statistical Analysis

For each female, the number of complete sexual displays (see above) elicited by each type of song phrase over the entire test period were added together. This total (the display score) was used for statistical analysis. We first confirmed overall heterogeneity using the Friedman repeated measures analysis of variance on ranks for related samples (Siegel & Castellan 1988; Sigmastat software for PC), followed by the exact permutation test for related samples (Fisher–Pitman test, StatXact software for PC). Two-tailed tests were used throughout.

## RESULTS

Figure 2 shows the mean number of copulation solicitation displays (mean display score) recorded for each song. We confirmed overall heterogeneity with the Friedman ANOVA (group 1:  $c_5^2=36.5$ ,  $N=10$ ,  $P<0.001$ ; group 2:  $c_5^2=36.3$ ,  $N=10$ ,  $P<0.001$ ). Females displayed significantly more to songs A1, A2, A3, A5 and A7, but not to A4, A6 and A8, than to the one-note-syllable control song (F) and significantly less to greenfinch song (G) than to the control (Fisher–Pitman test comparing songs with control). For the 10 females in each group, the ranges of exact individual differences between the display score for the song and that for the control, are as follows: A1, 0–28,  $P<0.01$ ; A2, 1–12,  $P<0.01$ ; A3, 0–16,  $P<0.02$ ; A4, –5–3, NS; greenfinch (group 1), –8–0,  $P<0.01$ ; A5, 0–34,  $P<0.02$ ; A6, –4–17, NS; A7, 3–22,  $P<0.05$ ; A8, –8–6, NS; greenfinch (group 2), –21–0,  $P<0.01$ .

## DISCUSSION

Five of the phrases made of different two-note syllables, each of them recorded from a different male, elicited very high levels of sexual display in female canaries, and three elicited intermediate levels. Thus, special acoustic features are required to make two-note syllables sexually attractive and some two-note syllables may lack these features. All the two-note syllables we used, as well as the control phrase F, included broadband rapidly

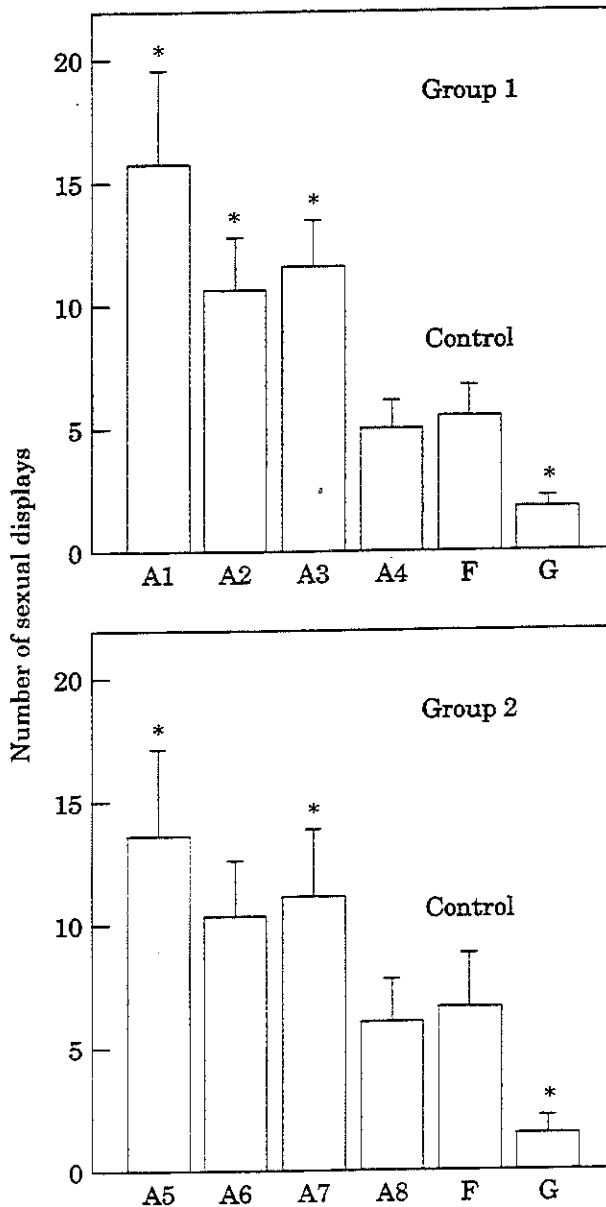


Figure 2. Number of copulation solicitation displays ( $\bar{X} \pm \text{SE}$ ) by female canaries in two groups performed in response to 10 songs. Songs A1–A8 contain brief two-note syllables. Song F (control) contains brief one-note syllables. G is a monotonous greenfinch song pattern. \*Indicates significant difference from the control,  $P < 0.05$ .

frequency-modulated notes in the frequency range 800–4000 Hz (this note was the second one in all the two-note syllables). Our results are consistent with our previous measures of the sexual attractiveness of song phrase F, compared with phrase A and with phrases that elicit low levels of sexual display (Vallet & Kreutzer 1995).

Phrases made of repeated, single, broadband rapidly frequency-modulated notes are very common in adult canary song repertoires (Güttinger

et al. 1978; I. Berne & E. Vallet, personal observation). Male canaries that were isolated from both live males and taped tutoring songs very early in life (prior to hatching) spontaneously produced such phrases in their crystallized songs and these songs elicited sexual displays (Kreutzer et al. 1996). Moreover, treatment with testosterone may induce female canaries to produce functionally male-like songs which include similar phrases: these song phrases elicit sexual display (Vallet et al. 1996). So, in the canary, as observed or strongly suggested in some other species (Dabelsteen & Pedersen 1992, 1993; Albrecht & Oring 1995), broadband frequency-modulated notes or note patterns are associated with sexual arousal and may draw the female's attention to the motivational state of the male. However, in the canary, special combinations of this note-type, and of other distinct note-types, are clearly needed to elicit full female sexual responsiveness: our data demonstrate that five types of such combinations are fully salient (functionally A-like combinations), whereas three other types are not (functionally F-like combinations).

One structural syllable feature appears to be discriminant and merits further investigation: the time interval between the two successive amplitude peaks of the notes making up the syllable. In fact, using this criterion, two groups of interval ranges are well delimited: syllables A1, A2, A3, A5 and A7 lie in the range 16–23 ms and syllables A4, A6 and A8 lie in the range 23–30 ms. The first interval range includes all the functionally A-like two-note syllables. The second interval range includes all the functionally F-like two-note syllables. Other discrete acoustic parameters may also be involved in the ability of these combinations to elicit sexual displays, such as subtle differences in the repetition rate of the syllable. Further experiments based on larger syllable samples are needed to investigate how females weigh these discrete syllable sound features. Our present results strongly suggest, however, that, in the canary, the most rapid combinations of two distinct notes in a two-note syllable are the best at eliciting sexual displays. Such rapid two-voice combinations are likely to provide reliable information about different aspects of the singer's condition to listening females ('honest' signalling: Zahavi 1987; Guilford 1995). In fact, limits on the temporal patterning of complex sound production may reflect performance limits on the mechanics

of sound production and respiration in different songbird species (Nowicki et al. 1992; Podos 1996). These mechanics involve subtle connections between the neural song and respiratory systems (Nottebohm 1993; Konishi 1994). In the canary, the flexibility of the respiratory motor pattern during singing is probably an important factor in permitting the bird to produce complex syllables at high repetition rates (Hartley 1990; Hartley & Suthers 1990). Thus, by concentrating on this special two-voice production, female canaries may get information about bilateral functional aspects of the male's respiratory tract and/or motor control nervous system. A similar female assessment based on male two-voice note clusters was also proposed by Allan & Suthers (1994) for the brown-headed cowbird. Both species have lateralized song production (right in the cowbird, left in the canary). Further investigations in other lateralized songbird species are needed to verify if such a two-voice assessment of male quality by females is widespread.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank A. Kim and the anonymous referees for their useful comments on early versions of the manuscript, F. Thomas for his suggestions and N. Beguin, L. Kiosseva and K. Dubois who cared for the birds. Special thanks are due to J. L. Durand who helped with the statistical analysis. The study was supported by grants from C.N.R.S. (U.R.A. 2214, Laboratoire d'Ethologie Experimentale et Comparée, Université Paris Nord), Université Paris X- Nanterre and post-doc grants from M.E.S.E.R. (1995) to I. Beme.

#### REFERENCES

Albrecht, D. J. & Oring, L. W. 1995. Song in chipping sparrows, *Spizella passerina*: structure and function. *Anim. Behav.*, **50**, 1233–1241.

Allan, S. E. & Suthers, R. A. 1994. Lateralization and motor stereotypy of song production in the brown-headed Cowbird. *J. Neurobiol.*, **25**, 1154–1166.

Baker, M. C. 1983. The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12**, 309–315.

Catchpole, C. K. 1996. Song and female choice: good genes and big brains? *Trends Ecol. Evol.*, **9**, 358–360.

Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1992. Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by male blackbirds (*Turdus merula*). *Behaviour*, **121**, 259–287.

Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1993. Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*. *Anim. Behav.*, **45**, 759–771.

Greenewalt, C. H. 1968. *Bird Song: Acoustics and Physiology*. Washington: Smithsonian Institute Press.

Guilford, T. 1995. Animal signals: all honesty and light? *Trends Ecol. Evol.*, **10**, 100–101.

Güttinger, H. R., Wolffgramm, J. & Thimm, F. 1978. The relationships between species specific song programs and individual learning in songbirds: a study of individual variation in songs of canaries, greenfinches and hybrids between the two species. *Behaviour*, **65**, 241–262.

Hartley, R. S. 1990. Expiratory muscle activity during song production in the canary. *Resp. Physiol.*, **81**, 177–188.

Hartley, R. S. & Suthers, R. A. 1990. Lateralization of syringeal function during song production in the canary. *J. Neurobiol.*, **21**, 1236–1248.

King, A. P. & West, M. J. 1983. Dissecting cowbird song potency: assessing a song's geographic identity and relative appeal. *Z. Tierpsychol.*, **63**, 37–50.

King, A. P., West, M. J. & Eastzer, D. H. 1980. Song structure and song development as potential contributors to reproductive isolation in cowbirds (*Molothrus ater*). *J. comp. Physiol. Psychol.*, **94**, 1028–1036.

Konishi, M. 1994. Pattern generation in birdsong. *Curr. Op. Neurobiol.*, **4**, 827–831.

Kreutzer, M., Vallet, E. & Doucet, S. 1992. Sexual responses of female canaries at the onset of song stimuli. *Experientia*, **48**, 679–682.

Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1994. Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour*, **129**, 293–305.

Kreutzer, M., Vallet, E. & Nagle, L. 1996. Female canaries display to songs of early isolated males. *Experientia*, **52**, 277–280.

Leboucher, G., Kreutzer, M. L. & Dittami, J. 1994. Copulation solicitation displays in female canaries (*Serinus canaria*): are estradiol implants necessary? *Ethology*, **97**, 190–197.

Nottebohm, F. 1993. The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. *Neth. J. Zool.*, **43**, 193–234.

Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E. 1976. Left hypoglossal dominance in the control of canary and white-crowned sparrow song. *J. comp. Physiol.*, **108**, 171–192.

Nowicki, S., Westneat, M. W. & Hoese, W. 1992. Birdsong: motor function and the evolution of communication. *Semin. Neurosci.*, **4**, 385–390.

Podos, J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Anim. Behav.*, **51**, 1061–1070.

Searcy, W. A. 1992. Measuring responses of female birds to male song. In: *Playback and Studies of Animal Communication* (Ed. by P. K. McGregor), pp. 175–189. New York: Plenum Press.

Vallet et al.: Two-note syllables in canaries

- Searcy, W. A. & Brenowitz, E. A. 1988. Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature, Lond.*, **332**, 152-154.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Spitler-Nabors, K. J. & Baker, M. C. 1987. Sexual display response of female white-crowned sparrows to normal, isolate and modified conspecific songs. *Anim. Behav.*, **35**, 380-386.
- Stein, R. C. 1968. Modulation in bird sounds. *Auk*, **85**, 229-243.
- Suthers, R. A. 1990. Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature, Lond.*, **347**, 473-477.
- Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.*, **49**, 1603-1610.
- Vallet, E., Kreutzer, M. & Gahr, M. 1996. Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. *Ethology*, **102**, 617-628.
- West, M. J. & King, A. P. 1988. Vocalizations of juvenile cowbirds (*Molothrus ater*) evoke copulatory responses from females. *Devl Psychobiol.*, **21**, 543-552.
- West, M. J., King, A. P., Eastzer, D. H. & Staddon, J. E. R. 1979. A bioassay of isolate cowbird song. *J. comp. Physiol. Psychol.*, **93**, 124-133.
- Zahavi, A. 1987. The theory of signal selection and some of its implications. In: *International Symposium of Biological Evolution* (Ed. by V. P. Delfino), pp. 305-327. Bari: Adriatica Editrice.

