



**HAL**  
open science

# Influences du contexte social et des caractéristiques individuelles sur le comportement des oiseaux

Mathieu Amy

► **To cite this version:**

Mathieu Amy. Influences du contexte social et des caractéristiques individuelles sur le comportement des oiseaux. Biologie animale. Université Paris Nanterre, 2022. tel-04320957

**HAL Id: tel-04320957**

**<https://hal.science/tel-04320957>**

Submitted on 4 Dec 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Paris Nanterre

Mémoire d'habilitation à diriger des recherches

**Influences du contexte social et des caractéristiques individuelles sur le  
comportement des oiseaux**

**Mathieu Amy**

Synthèse des activités de recherche



## Table des matières

<b>Remerciements.....</b>	<b>4</b>
<b>PREAMBULE.....</b>	<b>6</b>
<b>A RESEAUX DE COMMUNICATION .....</b>	<b>8</b>
Résumé des travaux de thèse .....	8
Travaux réalisés après le doctorat.....	10
Controverse sur le recouvrement de chant .....	15
<b>B PERSONNALITE ANIMALE.....</b>	<b>17</b>
Travaux publiés.....	18
<b>C VOCALISATIONS DES FEMELLES .....</b>	<b>26</b>
Travaux publiés.....	28
Travaux en cours .....	33
<b>D PROJETS ANNEXES .....</b>	<b>38</b>
<b>E PERSPECTIVES .....</b>	<b>40</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>44</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>54</b>

## Remerciements

*Je remercie en premier lieu le professeur Laurent Nagle d'avoir accepté de parrainer mon HDR ainsi que Clémentine Vignal, Leonida Fusani, Sébastien Derégnaucourt, Gérard Leboucher XXX qui m'ont fait l'honneur de bien vouloir participer au jury.*

*J'adresse tout spécialement mes remerciements aux professeurs Gérard Leboucher et Marc Naguib dont les qualités scientifiques et humaines m'ont profondément marqué. Pour le premier, j'eus la chance qu'il supervise mon doctorat, qu'il me recrute en tant que MCF et qu'il accepte de co-encadrer « mes » deux premiers thésards. Je me réjouis encore (et d'autant plus avec le recul) d'avoir pu travailler toutes ces années à ses côtés. Pour le second, j'eus autant de chance qu'il veuille bien m'accueillir dans son équipe aux Pays-Bas lorsque j'obtins la bourse FYSSSEN (mille mercis aux membres du jury). Il fit tout pour que ce séjour postdoctoral se déroula dans des conditions que je n'hésite pas à qualifier d'idéales.*

*Je remercie également le professeur Sébastien Derégnaucourt non seulement d'avoir accepté de co-encadrer la thèse de Camille Legal mais aussi pour le soutien qu'il accorde à tous en tant que directeur du LECD.*

*Je suis infiniment reconnaissant envers les doctorants que j'ai co-encadrés ou que je co-encadre actuellement : Davy Ung, Pauline Salvin et Camille Legal. Leur contribution aux travaux que je présente dans ce mémoire fut primordial.*

*Merci aussi à toutes celles et ceux qui ont collaboré à la rédaction des articles ou à leur relecture (notamment Nicole Geberzahn et Tudor Draganoiu). Ils se sont bonifiés grâce à eux.*

*Mais je suis surtout redevable à toutes celles et ceux qui ont participé aux expériences que j'ai menées et que je n'ai pas encore mentionnés, à savoir :*

- les stagiaires (Celina, Garance, les 3 Laura, Maëva, Emilie, Azélie, Chloé, Célestine, Manon...) dont le travail fut essentiel.*
- les animaliers (Floor, Marylou, Piète, Philippe, Lucie, Aurore, Emmanuelle, Ophélie, Marie, Priscilla, Margaux, Annaëlle...). Leur apport va bien au-delà des soins apportés aux oiseaux.*

- *les oiseaux : sujets et objets de mes préoccupations scientifiques.*

*Je tiens par ailleurs à exprimer toute ma gratitude envers l'ensemble des membres du LECD titulaires et non titulaires, en poste ou retraités, les doctorant(e)s et anciens doctorant(e)s, les collègues du département de psychologie et du SUFOM (administratifs comme enseignant-chercheurs) ou encore les collègues avec qui j'ai le plaisir de déjeuner de temps à autre. Depuis ma prise de fonctions en 2011, je bénéficie quotidiennement de leur sagacité, de leur soutien et de leur confiance pour l'exercice de mon métier d'enseignant-chercheur dans cette université si singulière.*

*Je souhaite enfin saluer celles et ceux dont j'ai agréablement croisé le chemin lors des évènements scientifiques auxquels j'ai participé. Ces discussions ne cesseront pas de me nourrir.*

## PREAMBULE

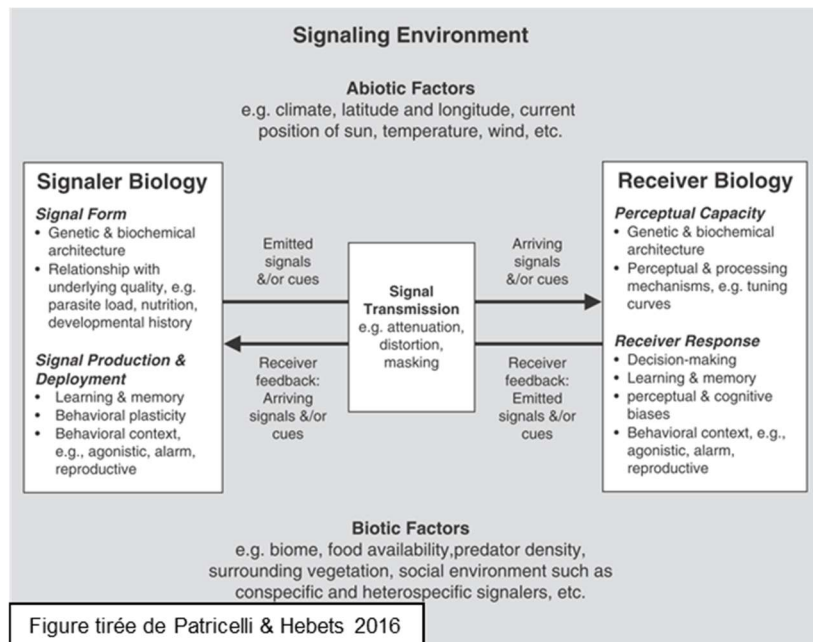
Chez les animaux, les comportements sont des réponses à des facteurs internes ou externes. Ces réponses ont non seulement évolué par dérive, sélection naturelle ou sélection sexuelle mais elles sont aussi le fruit de processus ontogénétiques et remplissent une fonction.

Les comportements de communication sont essentiels dans la vie des animaux et l'étude de la communication animale cherche à décomposer le processus de communication en diverses parties pour mieux le comprendre. Ainsi, un premier individu (l'émetteur) produit un signal (véhiculant de l'information) qui a été sélectionné afin de modifier l'état ou le comportement d'un individu cible (le récepteur ; Maynard Smith & Harper, 2003). Ce modèle dyadique minimal (émetteur-signal-récepteur) fut à l'origine d'une myriade d'études mais il fut aussi enrichi au cours des dernières décennies afin d'appréhender toute la complexité des processus de communication. On considère pour cela que les signaux varient dans leur forme, dans le temps et selon les caractéristiques des individus qui les produisent. Par ailleurs, les récepteurs ne sont plus considérés comme de simples organismes passifs décodant les signaux mais comme des organismes influençant l'évolution des signaux via leurs capacités sensorielles et cognitives. De surcroît, les communications sont désormais envisagées de façon dynamique (les deux individus échangent des informations et sont tour à tour émetteur et récepteur) et selon l'environnement social et physico-chimique dans lequel elles se déroulent (revue dans Patricelli & Hebets 2016).

Le schéma ci-dessous illustre ainsi les différents facteurs susceptibles d'influencer la communication et, par extension, les interactions entre les individus.

Ce manuscrit synthétise mes activités de recherche. Certains de mes travaux cherchent directement à évaluer les effets de la photopériode (facteur abiotique) sur les comportements tandis que d'autres visent à comprendre comment l'environnement social (facteur biotique) influence les comportements. Je me suis aussi tout particulièrement intéressé à l'étude des comportements en lien avec des caractéristiques individuelles telles que la personnalité ou encore le sexe des individus. Le lecteur remarquera que ces travaux se situent bien souvent dans le cadre de la sélection sexuelle, notamment via l'étude des préférences des femelles, et

qu'une grande partie de mes préoccupations concerne les fonctions des comportements.



Représentation schématique de la communication animale et des différents facteurs pouvant l'influencer.

Par souci de cohérence, ce manuscrit ne respecte pas la chronologie de mes travaux et j'ai préféré les présenter en les regroupant autour de trois grandes thématiques : A) les réseaux de communication, B) la personnalité animale et C) les signaux des femelles. L'ensemble de ces travaux a été réalisé chez l'oiseau avec le canari domestique (*Serinus canaria*) et la mésange charbonnière (*Parus major*) pour modèles biologiques.

Je présenterai aussi, mais brièvement, les projets annexes auxquels j'ai pu participer (voir partie D) et je terminerai ce mémoire avec mes perspectives de recherches à court et moyen termes (voir partie E). Tout au long du manuscrit, je m'efforcerai de circonscire le cadre institutionnel de ces travaux.

Le lecteur trouvera bien évidemment les références bibliographiques que j'ai utilisées mais aussi des annexes dans lesquelles se trouve un *curriculum vitae* détaillé. Les publications dont je suis (co)auteur sont regroupées, comme il se doit, dans un tome à part.



## **A RESEAUX DE COMMUNICATION**

La communication animale est très souvent étudiée selon le modèle dyadique (voir plus haut) sans suffisamment prendre en compte l'environnement social (McGregor & Dabelsteen, 1996 ; Searcy & Nowicki, 2005 ; Peake, 2005). Pourtant les individus interagissent bien souvent dans un contexte social et les signaux échangés au cours d'une interaction peuvent être perçus par des tiers (McGregor, 1993; McGregor & Dabelsteen, 1996). En d'autres termes, toute communication se déroule au sein d'un contexte social constitué de multiples émetteurs et récepteurs créant ainsi un réseau de communication (McGregor & Dabelsteen, 1996). Ce modèle a deux conséquences majeures. La première est que les émetteurs vont modifier leurs signaux émis vers un individu en présence d'un tiers et selon le sexe de ce tiers (McGregor & Peake, 2000). Nous utiliserons le terme d'« effet d'audience » pour faire référence à ce phénomène. La seconde conséquence est que les individus peuvent obtenir de l'information à partir des interactions de leur congénères (McGregor, 1993; McGregor & Dabelsteen, 1996). Les termes d'« observation clandestine » et d'« écoute clandestine » seront utilisés pour décrire cette conséquence en fonction de la modalité sensorielle impliquée. Ce qui caractérise l'information obtenue par écoute clandestine ou par observation clandestine, c'est que cette information ne peut pas être extraite des seuls signaux émis par les individus. C'est l'interaction entre les signaux qui permet à un tiers de comparer directement les deux individus qui interagissent. C'est donc une information relative sur la dominance, la qualité ou la motivation de ces individus (Naguib, 2005). Ce modèle est à la base de plusieurs de mes travaux post-doctoraux mais aussi d'expérimentations réalisées pendant ma thèse et c'est pourquoi j'en présente la synthèse.

### **Résumé des travaux de thèse**

L'objectif principal de mon doctorat était de tester l'hypothèse que les mâles et les femelles de canari domestique obtiennent des informations à partir de différents types d'interactions entre des mâles et qu'ils utilisent ces informations par la suite pour diriger leurs comportements. Mâles et femelles canaris ont donc été amenés à écouter et à observer, de façon indépendante, des interactions entre deux mâles ; nous avons utilisé les termes d'« observation clandestine » et d'« écoute clandestine » pour

décrire ces situations. Ces interactions entre mâles ont été élaborées de sorte qu'un des deux « interactants » puisse clairement être identifié par les oiseaux comme le mâle le plus agressif ou le plus dominant de l'interaction. Ces interactions étaient de deux types : soit les individus pouvaient « écouter clandestinement » de fausses interactions de chant, soit les individus pouvaient « observer clandestinement » des compétitions pour de la nourriture. Pour les interactions de chants, le chant le plus agressif était un chant ayant recouvert un autre chant (voir plus loin la controverse sur le recouvrement de chant) et, pour les compétitions pour de la nourriture, le mâle le plus dominant était celui qui monopolisait le plus la nourriture et émettait le plus de comportements agressifs pour obtenir ce monopole.

Lorsqu'ils sont confrontés aux individus qu'ils ont pu « observer clandestinement », les canaris mâles répondent différemment aux dominants et aux subordonnés : ils initient moins d'attaques et se nourrissent moins face à un dominant que face à un subordonné. Lorsque les mâles canari ont pu « écouter clandestinement », ils sont, par la suite, plus inhibés par le chant du mâle supposé avoir été le plus agressif (le chant recouvrant) que par le chant du mâle supposé le moins agressif (le chant recouvert).

Lorsque les femelles ont écouté clandestinement une interaction où le chant d'un mâle a recouvert le chant d'un autre mâle, elles semblent préférer par la suite le « chant recouvrant » au « chant recouvert » et cette préférence variait selon leur fertilité car elle était surtout marquée le jour précédent la ponte du premier œuf. Lorsque les femelles ont observé clandestinement une interaction pour de la nourriture entre deux mâles, elles évitent ensuite le mâle ayant dominé une compétition pour de la nourriture.

Les résultats de ces expériences ont été publiés dans les journaux *Animal Behaviour* et *Ethology* : Amy M. & Leboucher G. 2009, Amy M. et al 2008 et Amy M. & Leboucher G. 2007. Dans leur ensemble, ces travaux suggèrent que les différentes interactions sociales des canaris sont de multiples sources d'informations pour les congénères qui observent et écoutent ces interactions. Ces informations peuvent être ensuite utilisées par les individus pour ajuster leurs comportements. Il me semble important de souligner deux de ces résultats. Le premier est que de simples interactions pour de la nourriture entre deux mâles permettent à des congénères qui observent ces interactions d'en retirer une information sur le statut relatif des deux participants. En d'autres termes, les observateurs peuvent identifier celui qui domine l'autre. Cette

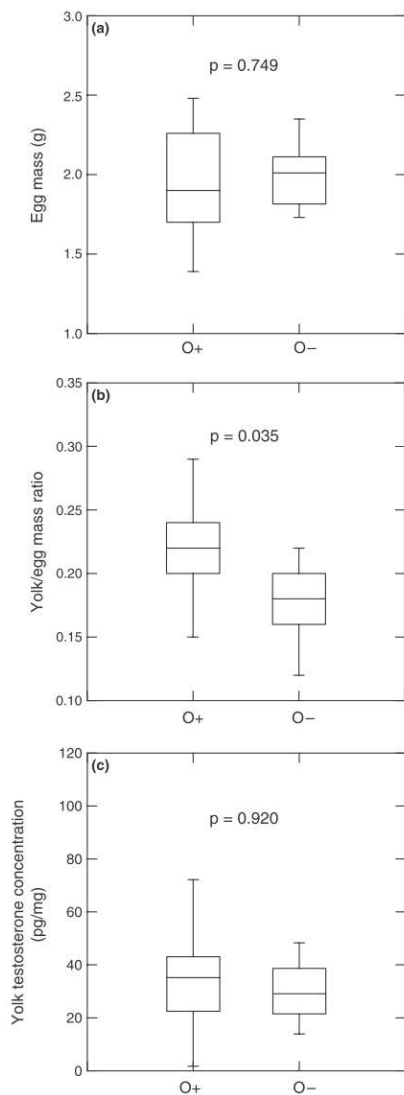
aptitude, qui semble aller de soi, n'avait jamais été explicitement démontrée chez les passereaux ; de précédentes études sur l'inférence transitive chez les oiseaux le suggéraient (Hogue et al., 1996; Paz-y-Mino et al., 2004) mais il y manquait un groupe contrôle où les sujets ne connaissaient pas le statut de leur opposant. La mise en place des hiérarchies dans un groupe d'individus ne dépendrait pas seulement des interactions sociales directes entre les membres du groupe mais aussi de l'observation de ces interactions par les autres membres du groupe. Le second point qui mérite d'être souligné est que les préférences des femelles canari semblent être contradictoires : elles préfèrent un mâle ayant dominé une interaction acoustique mais elles évitent un mâle ayant dominé une compétition pour de la nourriture. Nous avons émis l'hypothèse que la nature des signaux utilisés par les mâles durant les deux types d'interactions pouvait expliquer ces résultats : les asymétries dans les interactions de chants seraient l'expression ritualisée d'une relation de dominance (mais voir la controverse sur le recouvrement de chant, plus bas) alors que les postures de menace, utilisées par les mâles dans la compétition pour de la nourriture, sont aussi potentiellement dangereuses à courte distance. Plusieurs études montrent que les coûts de choisir un mâle dominant peuvent parfois en dépasser les bénéfices (revue dans Qvarnström & Forsgren, 1998). Néanmoins, on peut se demander si ce que l'on a mesuré dans cette expérience reflète, chez les femelles canari, un évitement social des mâles agressifs plutôt qu'une préférence sexuelle. Par ailleurs, les préférences des femelles étaient mesurées à l'aide d'un test d'affiliation alors que les préférences pour les chants étaient mesurées avec des postures de sollicitation à l'accouplement. L'incohérence des préférences des femelles pourrait tout aussi bien être liée à l'utilisation de différentes mesures de ces préférences.

## **Travaux réalisés après le doctorat**

### *Ecoute clandestine et investissement maternel*

Après mon doctorat, j'ai eu l'occasion de poursuivre ma collaboration avec Gérard Leboucher qui dirigeait les travaux de thèse Violaine Garcia-Fernandez sur la qualité du partenaire et la qualité de l'œuf chez les oiseaux. En effet l'investissement maternel dans les œufs varie selon la qualité du partenaire et, chez les oiseaux chanteurs, cet investissement semble être influencé par la qualité du chant de leur

partenaire. L'expérience que je décrirai ci-dessous se situe dans la continuité des travaux réalisés pendant mon doctorat : elle avait pour objectif de tester les effets de l'information obtenue par écoute clandestine sur l'investissement maternel dans les œufs.



(a) Poids de l'œuf, (b) ratio poids jaune/œuf et (c) concentration de testostérone dans les œufs pondus par les femelles canari entendant un chant recouvert O- ou un chant recouvrant O+

L'étude portait sur 20 femelles canari issues de l'élevage du LECD. Elle se déroulait en deux étapes. Dans un premier temps, les femelles pouvaient entendre une interaction de chants où l'un des deux chants recouvrait systématiquement l'autre chant. Cette phase d'exposition était répétée pendant 5 jours de suite. Puis dans un second temps, les femelles étaient stimulées uniquement avec un des deux chants préalablement entendus. Un groupe de femelles (O+) était stimulé avec le chant recouvrant et un autre groupe (O-) était stimulé avec le chant recouvert. Cette étape était répétée jusqu'à ce que la femelle pondre son dernier œuf. Les œufs ont été collectés chaque jour afin d'en mesurer plusieurs caractéristiques qui pouvaient refléter l'investissement maternel comme le poids des œufs, la quantité de testostérone déposée dans l'œufs ou encore le rapport poids du jaune sur le poids total de l'œuf. Les résultats de cette expérience ont fait l'objet d'une publication dans la revue *Ethology* (Garcia-Fernandez et al 2010) d'où sont tirés les graphiques ci-contre. Les femelles exposées au chant recouvrant ont pondu des œufs avec une proportion de jaune plus importante que les femelles

exposées au chant recouvert. Cet apport supplémentaire de jaune dans l'œuf pourrait augmenter les probabilités de survie des oisillons car ce qui reste du jaune après l'éclosion est utilisé comme réserve énergétique (Kear 1965; Peach & Thomas 1986). En revanche, il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes de femelles pour le poids de l'œuf et la concentration de testostérone. Par ailleurs, nos résultats

révèlent que la quantité de testostérone déposée dans les œufs augmentait avec l'ordre de ponte. Ces résultats sont identiques à de précédentes études chez le canari (Schwabl 1993; Gil et al. 1999; Tanvez et al. 2004). Le rang social des jeunes canaris est positivement corrélé à la concentration de testostérone dans les œufs (Schwabl 1993). Ainsi l'augmentation de la quantité de testostérone avec l'ordre de ponte pourrait contrebalancer les inconvénients de l'éclosion asynchrone pour les jeunes qui éclosent en dernier (Schwabl 1996). Si la plupart des études avaient jusqu'alors montré que les femelles s'investissaient différemment en fonction de caractéristiques intrinsèques de leur mâle (ou du chant de celui), cette expérience suggère que les femelles prêtent attention aux interactions de chant des mâles et qu'elles ajustent par la suite leur investissement maternel.

### *Effets d'audience lors d'interactions intra et intersexuelles*

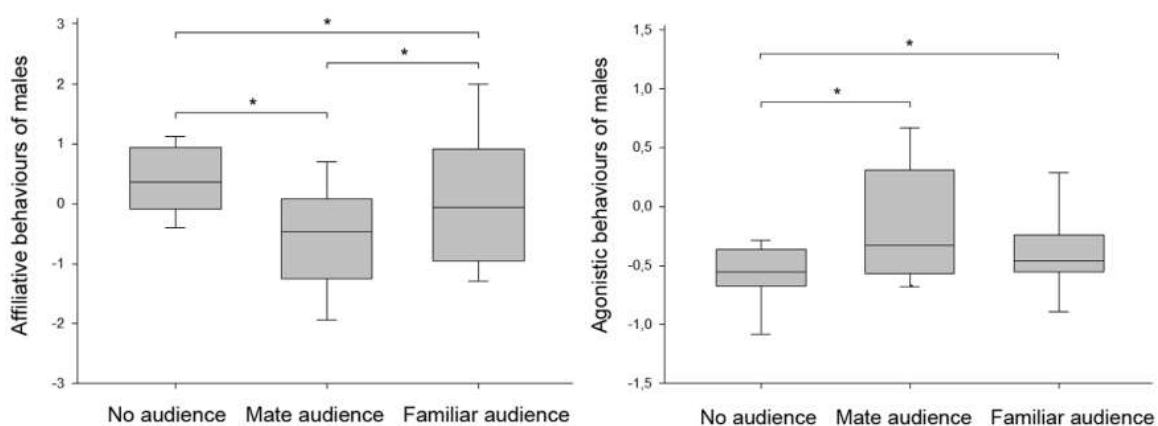
Nous avons vu qu'une des conséquences du réseau de communication était que les individus peuvent obtenir des informations sur des compétiteurs ou des partenaires potentiel en écoutant ou en observant les interactions de leurs congénères. L'autre conséquence est que les individus engagés dans interactions peuvent modifier leurs signaux en présence de congénères : ce sont les effets d'audience. J'ai encadré les travaux de Davy Ung sur les effets d'audience d'abord pendant son M2 puis pendant sa thèse que j'ai co-dirigée avec Gérard Leboucher.

Les effets d'audience semblent répandus et ont été observés au cours de différents types d'interaction comme des interactions intrasexuelles (Price & Rodd 2006) ou intersexuelles (Townsend & Zuberbuhler 2009). Par ailleurs, la nature de l'audience (sexe, statut hiérarchique ou partenaire) semble aussi influencer les interactions entre les individus.

Dans une première série d'expériences sur le canari domestique, nous avons cherché à comprendre comment la nature d'une audience influence les comportements des mâles dans deux types d'interaction 1) lors d'une interaction avec une autre femelle que sa partenaire et 2) lors d'une compétition pour de la nourriture avec un autre mâle. Les mâles étaient observés dans trois conditions (a) en l'absence d'audience, (b) en présence de leur partenaire et (c) avec une femelle familière.

Pour cette expérience, nous avons utilisés 21 mâles et 21 femelles de canari domestique. Tous les individus étaient issus de l'élevage du laboratoire. Les expériences avaient lieu pendant une photopériode de jours longs, peu après un premier cycle reproducteur qui avait permis d'apparier les oiseaux. Lors de ce premier cycle, nous avons pris le soin de retirer tous les œufs et de les remplacer par des œufs en plastique afin que le succès reproducteur de tous les couples soit identique ; le succès reproducteur du premier cycle peut influencer les préférences sexuelles et les comportements extra-conjugaux au cycle suivant (Béguin et al 2006).

Les résultats de ces expériences ont fait l'objet d'une publication dans la revue *Plos One* (Ung et al 2011) d'où sont tirés les graphiques ci-dessous. Les mâles canari adaptent leurs comportements en présence d'une audience dans les deux types d'interaction mais la nature de l'audience ne semble influencer les mâles que lorsqu'ils sont engagés dans une interaction intersexuelle. Dans ce dernier cas, les mâles canaris ont non seulement moins de comportements affiliatifs (chants, cris et tentatives de copulations) en présence d'une audience qu'en l'absence d'audience mais ils ajustent leurs comportements selon le lien qu'ils partagent avec l'audience : ils ont moins de comportements affiliatifs en présence de leur femelle qu'en présence d'une femelle familière (figure de gauche). Nous avons émis l'hypothèse que cet ajustement des mâles minimiserait d'éventuels coûts comme une baisse de l'investissement de leur femelle dans la reproduction.



**A gauche** : comportements affiliatifs des mâles lorsqu'ils interagissent avec une femelle et en fonction du type d'audience. **A droite** : comportements agressifs des mâles lorsqu'ils interagissent avec un mâle et en fonction du type d'audience.

Lorsqu'ils étaient engagés dans une compétition pour de la nourriture avec un autre mâle, les mâles se comportaient différemment en présence d'une audience mais ils n'ajustaient pas leurs comportements en fonction du lien qu'ils partageaient avec

l'audience (figure de droite) : il n'y avait pas de différence dans leur agressivité en présence de leur partenaire comparé à la présence d'une femelle familière. Pour expliquer cette absence de différence nous avons émis l'hypothèse que les mâles auraient beaucoup à perdre dans ces deux situations. Être dominé en présence de sa partenaire pourrait inciter cette dernière à plus de comportements « extra-conjugaux » et être dominé en présence d'une femelle familière n'inciterait pas cette dernière à le choisir comme partenaire sexuel. Ainsi les deux situations mèneraient à une baisse de leur succès reproducteur.

Plusieurs expériences, dont celle que je viens de rapporter, soutiennent l'idée que les effets d'audience dépendent de la nature de cette audience : le sexe de l'audience (e.g. Matos & McGregor 2002), la familiarité avec l'audience (e.g. Dziweczynski & Perazio 2012), le statut reproducteur de l'audience (e.g. Ung et al 2011 ; Vignal et al. 2004) ou encore le statut hiérarchique de l'audience (e.g. Townsend & Zuberbühler 2009) influencent la façon dont les individus modifient leurs comportements. Par ailleurs, les effets d'audience n'affecteraient pas de la même façon tous les individus et certaines expériences suggèrent que ces effets d'audience seraient différents selon la réceptivité sexuelle (Dziweczynski & Walsh 2011) et le statut hiérarchique des individus (Hector et al. 1989 ; Lindsay et al. 1976) qui interagissent. Il semble aussi que la familiarité entre les individus qui interagissent puisse moduler l'expression des effets d'audience (Dziweczynski et al. 2012).

Dans une seconde série d'expériences sur le canari domestique, nous avons cherché à décrire les effets du statut hiérarchique et de la familiarité sur les effets d'audience. Le statut hiérarchique de 42 mâles (issus de l'élevage du laboratoire) était évalué dans un premier temps puis des dyades de mâles familiers ou non familiers étaient placés dans deux conditions : 1) en présence d'une femelle sexuellement réceptive et 2) en l'absence d'audience.

Nos résultats révèlent que seuls les mâles subordonnés ont changé leurs comportements en présence d'une femelle ; les subordonnés ont initié plus de comportements agressifs vers l'autre mâle en présence d'une femelle qu'en l'absence d'une femelle (Ung 2014). Ces résultats sont difficiles à interpréter car si on peut supposer que les subordonnés auraient tout à gagner à bousculer les relations

hiérarchiques en présence d'une partenaire potentielle cela ne permet pas d'expliquer pourquoi les dominants ne sont pas eux-aussi plus agressifs ; il est tout simplement possible que le nombre de comportements agressifs exprimés par les dominants soit le maximum de ce qu'ils peuvent exprimer dans nos conditions expérimentales. Par ailleurs, nos analyses montrent que seuls les mâles non familiers ont changé leurs comportements en présence d'une femelle : seuls les mâles non familiers initiaient plus de comportements agressifs en présence d'une audience qu'en l'absence d'une audience (Ung 2014). Ces résultats sont similaires à ceux d'une précédente expérience réalisée sur des poissons (Dzieweczynski et al. 2012). Les relations de dominance n'étant pas encore établies entre deux individus non familiers, les mâles pourraient obtenir l'avantage d'asseoir leur dominance et celui d'être perçu comme dominant par une partenaire potentielle.

## **Controverse sur le recouvrement de chant**

Un chant recouvrant désigne le chant d'un individu qui commence avant la fin du chant de l'oiseau avec lequel il interagit (Dabelsteen et al., 1997). Il a été stipulé que le recouvrement de chant aurait pour fonction de signaler une intention agressive (McGregor et al., 1992; Dabelsteen et al., 1997; Naguib, 1999) mais cette idée vient d'être remise en question. Il m'a paru fondamental de rapporter les principaux éléments de cette controverse puisque j'ai utilisé le recouvrement de chant dans plusieurs de mes expériences (deux fois lors de de ma thèse et deux fois lors de mes travaux postdoctoraux).

Dans un article publié en 2009 dans la revue *Animal Behaviour*, Searcy et Beecher souhaitaient établir des critères qui permettraient de démontrer qu'un comportement de chant est un signal agressif chez les oiseaux chanteurs. Ces critères seraient au nombre de trois : i) le critère de contexte, ii) le critère de prédiction et iii) le critère de réponse. Le critère de contexte serait rempli si le signal augmente dans un contexte agressif. Le critère de prédiction serait rempli si le signal prédit une escalade de l'agression par l'émetteur. Enfin le critère de réponse serait rempli si le récepteur répond différemment à ce signal comparé à un signal contrôle « correct » (sic ; Searcy & Beecher 2009).



Au regard de ces trois critères, les auteurs ont évalué la valeur agressive de six comportements de chant différents : l'ajustement du type de chant, l'ajustement de la fréquence, le changement du type de chant, le chant de faible amplitude, la performance vocale et, bien évidemment celui qui nous intéresse ici, le recouvrement de chant. Leur constat serait sans appel : il n'y a pas de démonstration adéquate permettant de satisfaire les trois critères pour la plupart des comportements mentionnés ci-dessus alors qu'ils sont généralement admis comme étant « agressifs » par la communauté scientifique. Cependant leur conclusion est encore plus sévère pour le recouvrement de chant : ce ne serait peut-être pas un signal (Searcy & Beecher 2009). D'abord parce que ce phénomène peut simplement arriver par hasard ; il est possible que les chants de deux oiseaux se recouvrent alors même que chaque protagoniste ne tient pas compte de l'autre individu. De surcroît, le recouvrement de chant aurait une probabilité d'apparition bien *en dessous* du hasard (les oiseaux éviteraient plutôt de recouvrir le chant d'un rival) alors qu'il devrait être observé *au-delà* du hasard (Searcy & Beecher 2009). Ensuite, aucun des critères mentionnés plus haut ne serait rempli pour le recouvrement de chant. D'abord le recouvrement de chant ne varierait pas selon le contexte (critère du contexte) comme la distance ou la familiarité de l'opposant. Les études testant si le recouvrement de chant est lié à une escalade de l'agressivité (critère prédictif) ne sont pas satisfaisantes car elles ne prendraient pas en compte le taux de chant (et par conséquent si le recouvrement se fait au-delà du hasard). Pour finir, Searcy et Beecher (2009) reconnaissent que plusieurs études montrent que les sujets dont le chant est recouvert raccourcissent leur chant (critère perceptif) mais ils réinterprètent ces résultats en affirmant 1) que les oiseaux évitent simplement que leur chant soit masqué (tout comme ils évitent d'être masqué par un quelconque bruit de l'environnement) et 2) que les réactions comportementales des oiseaux ne sont pas plus agressives lorsque leur chant est recouvert (Searcy & Beecher 2009).

A première vue, ces conclusions minimisent les résultats d'une trentaine d'études suggérant que le recouvrement de chant aurait pour fonction de signaler une menace (revue par Naguib & Mennill 2010). Cependant il faut reconnaître i) que ce corpus d'études s'est focalisé sur le critère de réponse, ii) que les sujets n'approchent pas plus le haut-parleur et iii) que les sujets n'utilisent pas plus de postures ou de vocalisations reconnues pour refléter une intention agressive lorsqu'ils sont confrontés

à un chant qui recouvre le leur (Searcy & Beecher 2011). Seules quelques études d'« écoute clandestine » semblent satisfaire le critère de réponse mais Searcy & Beecher affirment que la plupart des études d'écoute clandestine ne sont pas convaincantes (Searcy & Beecher 2009 ; 2011) parce que leur prédictions ne sont pas claires.

Ainsi, au regard des critiques de Searcy et Beecher (2009, 2011), il apparaît désormais difficile d'affirmer que le recouvrement de chant puisse être un signal agressif (ou reflétant une intention agressive). Néanmoins, le recouvrement de chant pourrait tout de même indiquer la qualité, la motivation ou d'autres caractéristiques des individus comme la personnalité (Helfer & Osiejuk 2015). Ainsi dans une des expériences que j'ai pu réaliser sur les mésanges charbonnières, les variations de l'utilisation du recouvrement de chant étaient liées à un trait de personnalité : plus les individus avaient un score d'exploration élevé, plus ils ont recouvert le chant de leur opposant lorsqu'ils en avaient la possibilité (Amy et al 2010). Par ailleurs, si le recouvrement de chant n'est peut-être pas un signal en soi, il se pourrait tout de même que ce soit un comportement utilisé pour masquer intentionnellement les signaux des autres individus (Helfer & Osiejuk 2015 ; Hultsch & Todt 1982).

## **B PERSONNALITE ANIMALE**

Depuis près de 30 ans se développe un vaste champ de recherches sur les différences interindividuelles stables observées chez les animaux. Le terme de personnalité animale est souvent utilisé pour décrire, de façon générale, des différences interindividuelles stables dans le temps ou quel que soit le contexte. Cependant d'autres concepts assez proches sont fréquemment employés comme ceux de tempérament ou de stratégie d'adaptation (« copying style »). J'utiliserai le terme de « trait de personnalité » afin de décrire un comportement particulier pour lequel les différences interindividuelles sont stables (e.g., van Oers et al 2004) et celui de « profil comportemental » afin de décrire un ensemble de traits de personnalité corrélés entre eux (Groothuis & Carere 2005).

Les variations interindividuelles des caractères sexuels secondaires sont généralement interprétées comme des variations de qualité ou de motivation

(Andersson 1994). Le chant des oiseaux est un caractère sexuel secondaire très étudié (mais voir plus loin la section sur les vocalisations des femelles) et il est généralement admis que le chant des oiseaux a deux principales fonctions : la défense du territoire et l'attraction ou la stimulation d'une partenaire (Catchpole & Slater 2008). Les caractéristiques des chants peuvent varier d'un individu à l'autre et ces variations peuvent révéler des différences de motivation ou de qualité des individus qui produisent ces chants (Gil & Gahr 2002). Par exemple le taux de chant, l'amplitude du chant, la taille du répertoire ou le recouvrement de chant pourraient être des indicateurs de la qualité ou de la motivation du mâle (revue dans Gil & Gahr 2002). Cependant, toutes les différences interindividuelles ne peuvent pas être expliquées par des différences de qualité ou de motivation et il convient de prendre en compte d'autres caractéristiques individuelles pour les comprendre. La personnalité animale reflète des variations interindividuelles stables et, par conséquent, semble une excellente candidate pour expliquer les variations des caractères sexuels secondaires.

## **Travaux publiés**

### *Personnalité et chant des mâles*

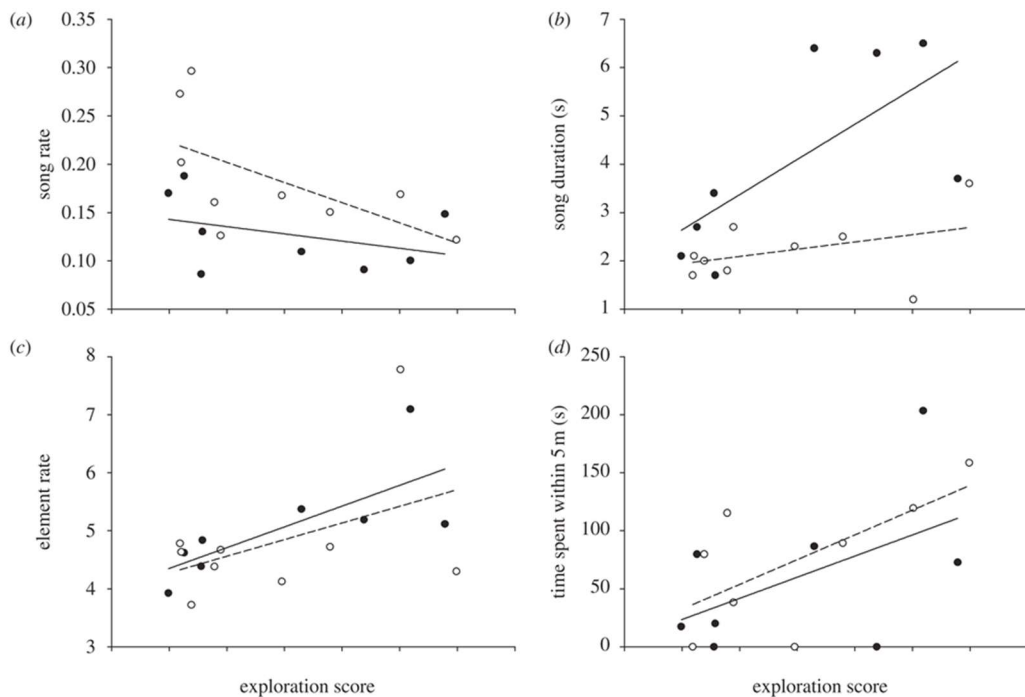
En 2008 j'ai obtenu une bourse de la fondation Fyssen pour travailler avec Marc Naguib au sein du département d'écologie animale de l'institut néerlandais d'écologie (NIOO-KNAW) basé à Heteren aux Pays-Bas. C'est au sein de ce département que se sont développés les travaux pionniers sur la personnalité chez les oiseaux (Verbeek et al 1994). Cette bourse m'a ainsi permis d'étudier les liens entre le chant des oiseaux et leur personnalité.

Les données présentées ci-dessous ont été collectées au printemps 2009 au cours d'une expérience réalisée sur 26 mâles de mésange charbonnière. Le site d'étude (Westerheide) était une forêt de 250 ha près de Arnhem, aux Pays-Bas, où plus de 600 nichoirs étaient installés. La population de mésanges charbonnières vivant dans cette forêt était équipée de bagues de couleurs au moyen de captures réalisées en automne et en hiver.

L'objectif de cette expérience était de déterminer si un trait de personnalité comme le comportement exploratoire permettait de prédire les variations observées dans les

chants que les mâles produisent lorsqu'ils défendent leur territoire. Plusieurs semaines avant l'expérience, les individus étaient capturés et emmenés au laboratoire où l'on évaluait leur comportement exploratoire, le lendemain, à l'aide d'un test standardisé. Ce test avait lieu dans une pièce (4.0 x 2.4 x 2.3 m) équipée de 5 « arbres » artificiels. A partir du moment où l'oiseau entrait dans la pièce (par une cage placée derrière une des parois de la pièce), le comportement exploratoire de l'oiseau était mesuré. A l'issue de ce test, chaque mâle obtenait ainsi un score d'exploration sur un continuum (voir ci-dessous). Après le test d'exploration, les mâles étaient équipés d'un radio-émetteur et relâchés à l'endroit où ils avaient été capturés. Une seule personne (Piet de Goede) a réalisé ces tests d'exploration et leurs résultats restaient inconnus des autres expérimentateurs jusqu'à ce que toutes les expériences de repasse soient réalisées et que les données soient saisies. Plus le score était faible, moins l'oiseau avait exploré le nouvel environnement et plus le score était élevé, plus l'oiseau avait exploré le nouvel environnement. De précédentes études ont montré que ce score d'exploration était corrélé à l'agressivité, à la néophobie ou encore au succès reproducteur chez les mésanges charbonnières (revue dans Amy et al 2010).

Un mois après le test d'exploration, les mâles étaient soumis à un test de repasse au centre de leur territoire. Cela était déterminé par un suivi télémétrique quotidien des oiseaux au cours du mois écoulé. Ce test de repasse avait la particularité d'être interactif : nous simulions des intrus plus ou moins agressifs en ajustant notre repasse de sorte qu'elle recouvrait ou alternait avec le chant du mâle qui défendait son territoire.



Réponses des sujets pendant le test de repasse en fonction de leur score d'exploration. **Cercles ouverts** : situation avec chant recouvrant. **Cercles pleins** : situation avec chant alternant. **a)** taux de chant **b)** durée moyenne des chants, **c)** nombre d'éléments par chant et **d)** temps passé dans les 5 mètres autour du haut-parleur.

Les résultats issus de cette expérience ont été publiés dans le journal *Proceedings of the Royal Society of London* (Amy et al 2010). Le graphique ci-dessus est tiré de cet article et les cercles pleins représentent les réponses des mâles envers un intru qui alternait avec leur chant tandis que les cercles vides les réponses envers un intru qui recouvrait leur chant. Pour résumer, les mâles ayant un plus petit score d'exploration approchait moins le haut-parleur, chantaient moins de chants que les mâles avec des scores d'exploration plus élevés. De plus, ces chants étaient plus courts et comportaient moins d'éléments. L'ensemble de ces résultats montrent de façon convaincante que les variations dans l'expression des caractères sexuels secondaires peuvent être liées à un trait de personnalité. De surcroit, nous avons évalué la condition corporelle des mâles au moment de leur capture (en calculant le résidu de la régression longueur du tarse sur le poids). La condition corporelle est censée refléter la qualité des individus car les individus de meilleure qualité devraient mieux acquérir et utiliser les ressources. Or la condition des mâles n'a influencé aucune de leurs réponses dans notre expérience. Pour conclure, les variations dans l'expression d'un caractère sexuel secondaire étaient mieux expliquées par le comportement exploratoire que par leur condition.

## Personnalité et performances d'apprentissage

Au cours de mon séjour postdoctoral aux Pays-Bas, je me suis aussi intéressé aux liens entre la personnalité et la cognition et, à cette occasion, j'ai pu collaborer avec Kees van Oers qui avait travaillé sur les liens entre la personnalité et les composantes génétiques et physiologiques chez la mésange charbonnière.

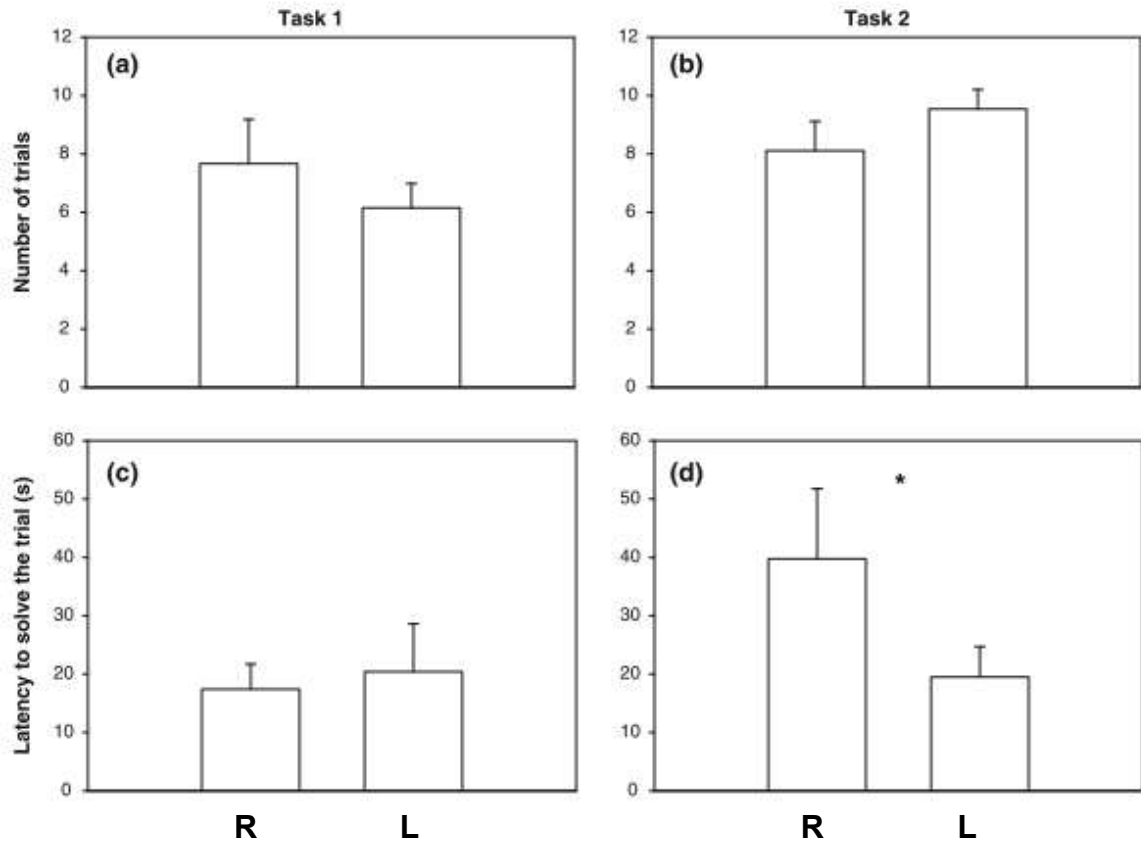
Les différences interindividuelles dans les capacités d'apprentissage sont fréquentes. Ces différences s'expliquent, du moins en partie, par des différences génétiques, de conditions développementales et d'expériences. Néanmoins les apprentissages dépendent aussi de la motivation ou de caractéristiques individuelles. Par exemple, de précédentes études avaient suggéré que la néophobie ou la témérité influencent les apprentissages sociaux ou les performances des individus dans des tâches d'innovation (Reader 2003). La néophobie et les comportements exploratoires sont des comportements qui s'avèrent être stables dans le temps et dans des contextes différents. En d'autres termes, la néophobie et le comportement exploratoire reflètent des traits de personnalité et les variations observées dans les apprentissages pourraient alors s'expliquer par des différences de personnalité.

J'ai donc cherché à savoir si la personnalité de mâles de mésange charbonnière influençait leurs performances d'apprentissage au cours de deux tâches consécutives. Dans une première tâche, les oiseaux devaient associer une couleur à une récompense puis, dans une seconde tâche, ils devaient associer une nouvelle couleur à une récompense tout en ignorant la couleur préalablement récompensée.

Pour cela j'ai utilisé 22 mâles de mésange charbonnière issus de lignées sélectionnées pour leur comportement exploratoire (traduisant ainsi la dimension héritable de ce trait de personnalité). De précédentes études ont montré que ces deux lignées se comportaient de façon différente dans des situations variées telles que l'agression envers un intrus (Verbeek et al. 1996), la réponse au stress (Carere et al. 2001; Fucikova et al. 2009) et les comportements de prise de risque (van Oers et al. 2004). Afin d'éviter tout biais d'observateur, je n'avais aucune information sur la lignée des individus (explorateur rapide ou explorateur lent) pendant les expériences et jusqu'à ce que j'eusse fini de saisir les données.

Les résultats de cette expérience ont été publiés dans la revue *Animal Cognition* (Amy et al 2012) et le graphique ci-dessous est extrait de cet article. Lors de la première

tâche (associer une couleur à une récompense), les performances des oiseaux issus des deux lignées étaient similaires : il n'y avait pas de différence significative entre les deux lignées dans le nombre d'essais nécessaires pour atteindre le critère d'apprentissage (trois essais consécutifs avec 1 ou 0 erreur) et le temps passé pour chaque essai. Lors de la seconde tâche, le nombre d'essais nécessaire pour atteindre le critère d'apprentissage n'était pas différent d'une lignée à l'autre cependant les oiseaux issus de la lignée avec un score d'exploration élevé mettaient plus de temps à résoudre chaque essai que les oiseaux issus de la lignée avec un score d'exploration faible. L'ensemble de ces résultats ne permettent pas d'établir de lien clair entre la personnalité et les performances d'apprentissage. Pourtant de précédentes études avaient suggéré que les explorateurs rapides étaient moins flexibles (Verbeek et al. 1994), apprenaient plus lentement à éviter une proie au goût désagréable (Exnerova et al. 2010) et avaient de moins bonnes performances dans une tâche de discrimination acoustique (Guillette et al. 2011) que les explorateurs lents. Cependant les deux lignées ne diffèrent que dans le temps passé à chaque essai lors de la seconde tâche et, comme les oiseaux étaient toujours récompensés, nous avons interprété cela comme une différence de motivation à trouver la récompense. Par ailleurs, un autre résultat mérite d'être souligné. Les deux lignées différaient dans la latence à se poser, à chaque fois, sur le dispositif et ceci pour les deux tâches : les explorateurs rapides mettaient plus de temps à se poser sur le dispositif que les explorateurs lents. Nous avons à nouveau interprété ces différences comme pouvant refléter la motivation des individus. Pour conclure, cette expérience ne montre pas de relation forte entre la personnalité et les apprentissages mais elle suggère plutôt que la personnalité puisse influencer la motivation à s'engager dans une tâche d'apprentissage.



Performances d'apprentissage des mâles issus de la lignée explorateur rapide (R) et explorateur lent (L) lors la première tâche (à gauche) et de la deuxième tâche (à droite). a) et b) : nombre d'essais nécessaires pour atteindre le critère d'apprentissage. c) et d) latence moyenne pour résoudre l'essai.

### Influence de la photopériode et du sexe sur la personnalité

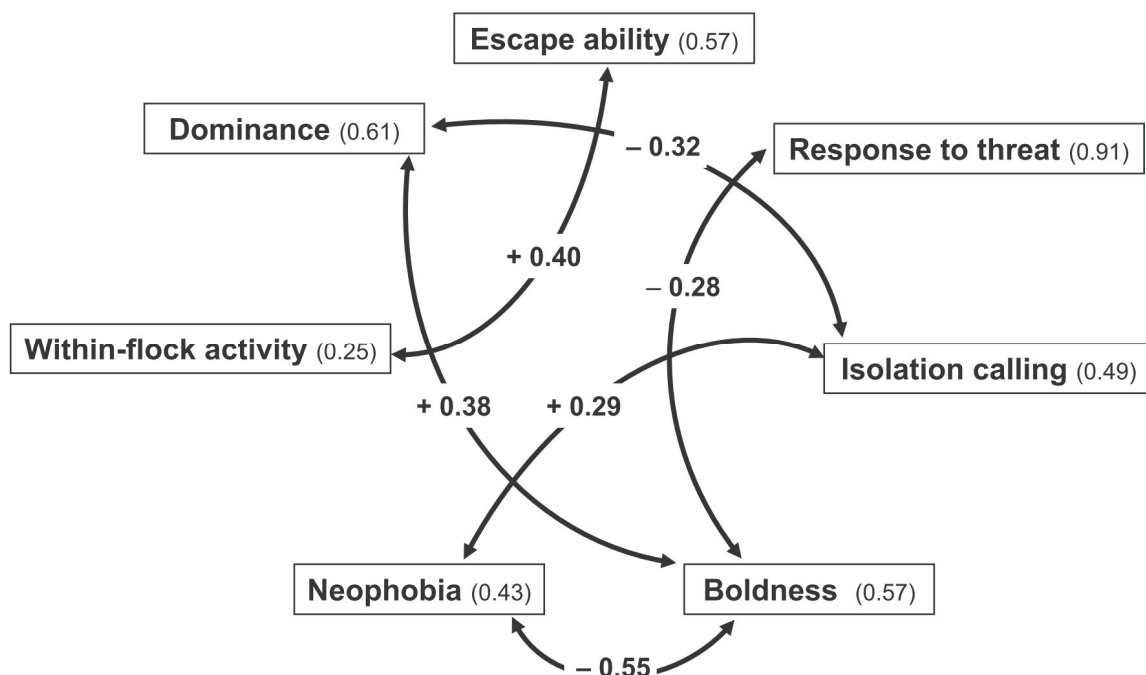
Lorsque j'ai été recruté en tant que maître de conférences au Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées, j'ai souhaité continuer à travailler sur la personnalité animale. Les travaux que je présenterai ci-dessous ont été réalisés dans le cadre des travaux de thèse de Davy Ung que j'ai co-encadré avec le professeur Gérard Leboucher.

Il est généralement admis que la personnalité peut changer au cours de l'ontogenèse mais les traits de personnalité et les profils comportementaux sont supposés être stables à l'âge adulte. Néanmoins de récentes études suggèrent que les variations observées dans les traits de personnalité et les profils comportementaux pourraient être induites par l'environnement : les conditions environnementales pourraient favoriser certains traits de personnalité ou certains profils comportementaux (Bell &



Stamps,2004). Dans cette perspective, il a été émis l'hypothèse que les fluctuations cycliques puissent faire varier les traits de personnalité et/ou les profils comportementaux (Gracceva et al., 2014). Parmi ces fluctuations, la photopériode est un excellent candidat pour étudier les variations de personnalité car la photopériode est bien connue pour induire des changements hormonaux et physiologiques (Leboucher et al 2012) et ces changements peuvent à leur tour changer les traits de personnalité (e.g.,Koolhaas et al 2010; Koolhaas et al.,1999).

L'étude ci-dessous avait donc pour objectif de tester explicitement si la photopériode modifie les traits de personnalité et les profils comportementaux. Pour cela, nous avons utilisé 48 mâles et 48 femelles de canari domestique issus de l'élevage du laboratoire. Six comportements (habileté à s'échapper, réponse à une menace, réponse vocale à l'isolement, témérité, néophobie et activité dans un groupe) et la dominance sociale ont été mesurés 4 fois : deux fois au cours d'une photopériode de jours longs et deux autres fois 6 mois plus tard au cours d'une photopériode dite de jours courts. L'ensemble des mesures ont été faites par Davy Ung.



Représentation schématique du **syndrome comportemental** des canaris mâles et femelles et en incluant les deux photopériodes. Les corrélations entre les traits de personnalité sont données ainsi que la répétabilité de ces traits dans les parenthèses.

Les résultats de cette expérience ont fait l'objet d'une publication dans la revue *Ethology* (Amy et al 2017) dont est extrait le graphique ci-dessus. Lorsque l'on ne tient

pas compte du sexe et de la photopériode, les analyses révèlent 1) que tous les comportements mesurés étaient répétables et 2) un profil comportemental complexe : les canaris les plus téméraires étaient les plus dominants, étaient moins sensibles à une menace, moins néophobiques et moins sensibles à l'isolement. Par ailleurs, les individus les plus actifs dans le groupe étaient les plus difficiles à attraper.

Notre expérience montre aussi que le sexe des individus et la photopériode modifiaient les traits de personnalité et les profils comportementaux. Bien que tous les comportements soient répétables au sein de chaque photopériode et pour les deux sexes, les profils comportementaux étaient moins complexes et seule la relation négative entre la néophobie et la témérité restait homogène quel que soit le sexe et quel que soit la photopériode.

Des considérations statistiques pourraient cependant expliquer les différences observées entre une analyse prenant en compte la photopériode et le sexe et une analyse où ces deux facteurs ne sont pas pris en compte. En effet, dans ce dernier cas, la taille de l'échantillon et le nombre de mesures doublient. On peut émettre l'hypothèse que nous aurions trouvé des profils comportementaux plus complexes au sein de chaque photopériode avec un échantillon deux fois plus important. Par ailleurs, une méta-analyse montre que les indices de répétabilité augmentent lorsque les mesures sont proches dans le temps (Bell et al. 2009; Garamszegi et al. 2015). Nos résultats pourraient donc s'expliquer par le fait que les répétabilités au sein d'une photopériode étaient calculées à partir de deux tests réalisés à 7 jours d'intervalle alors que les répétabilités sur l'ensemble des photopériodes étaient calculées en ajoutant des mesures réalisées à 6 mois d'intervalle.

La plupart des études sur la personnalité animale est souvent réalisée sur un petit nombre de comportements durant la période de reproduction et cela sans prendre en compte le sexe des individus. Par conséquent, les interprétations issues de ces études sont probablement limitées car notre travail montre que la photopériode et le sexe peuvent altérer les traits de personnalité et les profils comportementaux. Ainsi nous montrons l'importance de mesurer ces traits et ces profils sur un temps long.

## C VOCALISATIONS DES FEMELLES

Depuis Darwin, les études visant à comprendre la sélection sexuelle ont surtout porté sur les caractères des mâles au détriment des caractères des femelles (Amundsen 2000, Clutton-Brock 2009) et cet effort biaisé de la recherche a pu mener à une vision incomplète voire erronée de la sélection sexuelle. Un des exemples les plus notables est probablement celui de l'étude des chants des oiseaux. Le chant des oiseaux a principalement été étudié chez les mâles et la communauté scientifique s'accordait sur un scénario évolutif où le chant serait d'abord apparu chez les mâles et aurait évolué par sélection sexuelle (Odom et al 2014). Si cette conception négligeait les études réalisées sur les chants des femelles, ces dernières étaient rares (revue dans Haines et al 2020) et le chant des femelles était plutôt considéré comme atypique, exceptionnel ou la conséquence de taux hormonaux anormaux (Odom et al 2014). Après une série de travaux menés dans les années 90 (Hausberger & Black 1991 ; Cooney & Cockburn 1995 ; Langmore et al 1996 ; Langmore & Davies 1997), la communauté scientifique a cherché à corriger ce biais de recherche et a fréquemment lancé des appels visant à étudier le chant des femelles (Langmore 1998 ; Eens & Pinxten 1998, Riebel 2005). C'est ainsi que de récents travaux ont mis en évidence que le chant des femelles n'est pas si rare ou atypique mais, qu'au contraire, il est répandu et serait même un caractère ancestral chez les oiseaux chanteurs (Garamszegi et al 2007, Price et al 2009, Odom et al 2014). Malgré cela, il manque encore beaucoup de documentations (descriptions ou expérimentations) pour pouvoir évaluer la prévalence du chant des femelles chez tous les oscines et comprendre ses fonctions et ses mécanismes (Odom & Benedict 2018). Par ailleurs, il semble que ce soient surtout des femmes qui aient contribué à l'émergence de l'étude du chant des femelles (Haines et al 2020). Les efforts de recherche d'hier et d'aujourd'hui semblent ainsi liés à leur contexte socio-culturel. Quoiqu'il en soit, si les caractères sexuels secondaires des mâles sont généralement plus développés chez les mâles que chez les femelles, on s'accorde aujourd'hui à reconnaître que les femelles possèdent aussi des caractères sexuels secondaires indépendamment de ceux des mâles et que la sélection sexuelle opère sur ces caractères sous les deux formes (compétitions intra et intersexuelle) originellement décrites par Darwin (Darwin 1871, Clutton-Brock 2009).

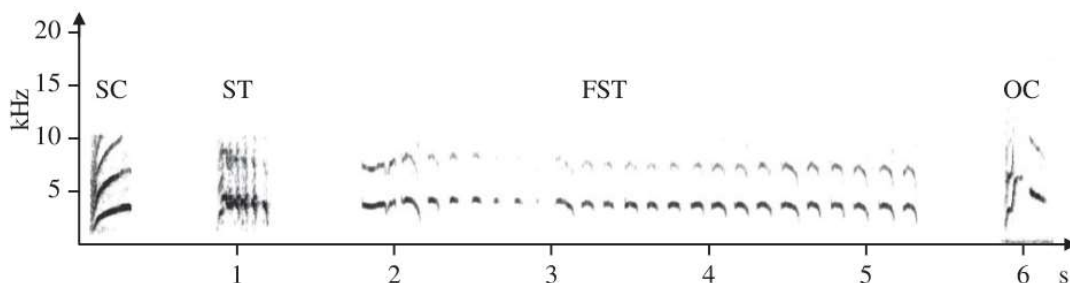
A l'image du chant des femelles, les cris des oiseaux ont aussi été négligés (Marler 2004). Il est généralement admis que les oiseaux émettent deux types de vocalisations : les chants et les cris (Catchpole & Slater 2008). Si leurs différences sont parfois confuses, il est souvent aisé de les différencier. Les chants tendent à être des vocalisations longues, complexes, produites principalement par les mâles (mais voir plus haut) pendant la saison de reproduction (Catchpole & Slater 2008). Les cris tendent à être des vocalisations plus courtes, plus simples et produites par les deux sexes tout au long de l'année (Catchpole & Slater 2008).

Les cris des oiseaux couvrent une grande variété de fonctions. Ils servent à maintenir la cohérence sociale du groupe, à quémander de la nourriture, à signaler une future agression, à alarmer et à parader. Les répertoires vocaux des deux sexes se recouvrent en partie ou totalement chez de nombreuses espèces. Néanmoins certains cris ne sont produits que par les mâles ou que par les femelles et les mâles auraient plus de cris qui leur sont propres que les femelles. Alors pourquoi étudier les cris spécifiques des femelles chez les oiseaux ? D'abord, ces cris spécifiques ou typiques des femelles ne sont pas aussi rares qu'on ne le rapporte habituellement, nous le verrons par la suite. Ensuite, l'étude des cris des femelles peuvent nous donner une perspective plus large de la sélection sexuelle, à l'image de l'apport des travaux réalisés sur le chant des femelles. Les parades sont bien souvent réciproques et quelques études montrent que les signaux ou le comportement des femelles peuvent influencer les parades des mâles (Patricelli et al 2002, 2004, 2006). Par ailleurs les femelles peuvent utiliser des cris spécifiques dans des contextes de compétition intrasexuelle (Krieg & Burnett 2017). Une troisième raison pour laquelle les cris des femelles sont intéressants est que leur utilisation varie beaucoup au cours d'un cycle reproducteur. Il est fréquemment rapporté que les femelles crient différemment au fur et à mesure des étapes du cycle reproducteur mais c'est surtout au moment de la couvaison que les femelles crient soit pour quémander de la nourriture soit lorsqu'elles quittent le nid. Enfin, les femelles oiseaux s'investissent généralement plus que les mâles dans la couvaison et/ou dans les soins aux jeunes et les études sur les cris des femelles dirigés vers les jeunes peuvent nous éclairer sur les mécanismes et sur l'évolution des soins parentaux.

## Travaux publiés

### Les signaux des femelles en réponse aux chants des mâles

Au cours de l'une des expériences que j'ai réalisées pendant mon doctorat, j'ai été interpellé par certaines vocalisations émises par les femelles canari en réponses au chant des mâles : ces vocalisations ne ressemblaient ni à des cris de contact, ni aux trilles communément produits par les deux sexes. J'ai pu retrouver une description de ce cri dans la littérature (Mulligan & Olsen 1969) mais il n'existait aucune expérience cherchant à mettre en évidence sa fonction. Peu après ma prise de poste en tant que maître de conférences, j'ai voulu étudier ces cris émis par les femelles canaris (FST sur le sonogramme ci-dessous).

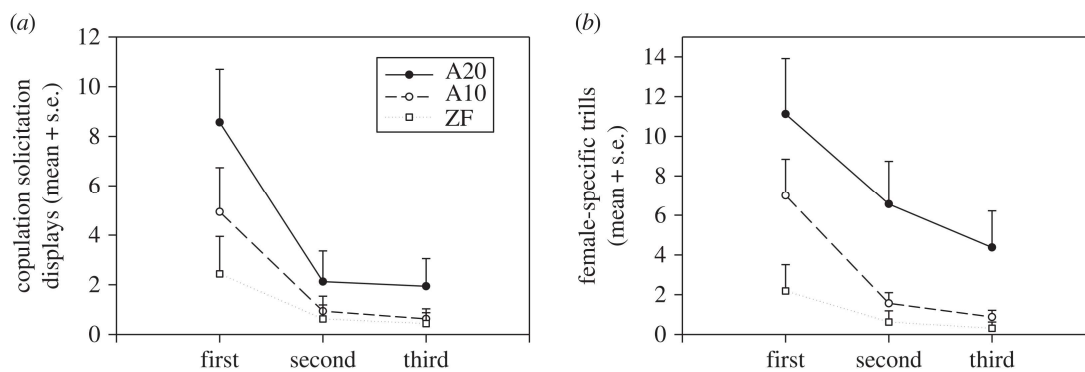


Sonogramme des différents types de cri. SC cri simple. ST trille simple. FST trille spécifique des femelles. OC Autre cri.

Les oiseaux utilisent souvent des signaux multimodaux en combinant un mouvement avec une vocalisation et ceci dans des contextes très différents comme les interactions sexuelles, les interactions agressives ou les quémantes alimentaires. L'étude des signaux multimodaux s'est rarement focalisée sur ceux produits par les femelles. Il existe en revanche un signal visuel bien connue chez les femelles des oiseaux chanteurs : la posture de sollicitation à l'accouplement (PSA). Lorsque la femelle prend cette posture, elle s'accroupit, se cambre, monte la queue, met la tête en arrière et fait vibrer ses ailes. Le dénombrement des PSA produits à l'écoute de chants de mâle est une des méthodes les plus utilisées pour évaluer les préférences des femelles chez les oiseaux chanteurs. C'est l'utilisation de cette mesure qui a permis de mettre en évidence (au laboratoire d'éthologie de Nanterre) que les femelles canaris préfèrent certaines phrases des chants des mâles (les phrases A ou phrases sexy ; Vallet & Kreutzer 1995, Vallet et al 1998, Draganoiu et al 2002).

Notre étude avait donc pour objectif d'étudier les différents signaux émis par les femelles canari lorsqu'elles sont stimulées par des chants plus ou moins attractifs.

Seize femelles ont été exposées à trois types de chants : certains très attractifs (A20), d'autres moyennement attractifs (A10) et des chants hétérosécifiques (de diamant mandarin, noté ZF sur le graphique des résultats) comme contrôle. Les résultats de cette expérience ont été publiés dans la revue *Royal Society Open Science* (Amy et al 2015). Nos résultats montrent que les femelles utilisent notamment un signal visuel (la Posture de Sollicitation à l'accouplement) et une vocalisation (un trille que l'on appelé Trille Spécifique des Femelles) lorsqu'elles interagissent avec un mâle. Les deux comportements étaient fortement corrélés et leurs patterns étaient similaires : les réponses étaient plus fortes pour un chant A20 que pour un chant A10 et ces réponses diminuaient avec la répétition de la stimulation (voir graphique ci-dessous).



**Signaux des femelles** en réponses à différents types de chants et selon la répétition de la stimulation. a) postures de sollicitation à l'accouplement b) Trilles spécifiques des femelles canari. A20 chant dont la phrase A était répétée à un taux de répétition de 20 syllabes par seconde. A10 chant dont la phrase A était répétée à un taux de 10 syllabes par seconde. ZF chant contrôle de diamant mandarin. Chaque chant était présenté trois fois.

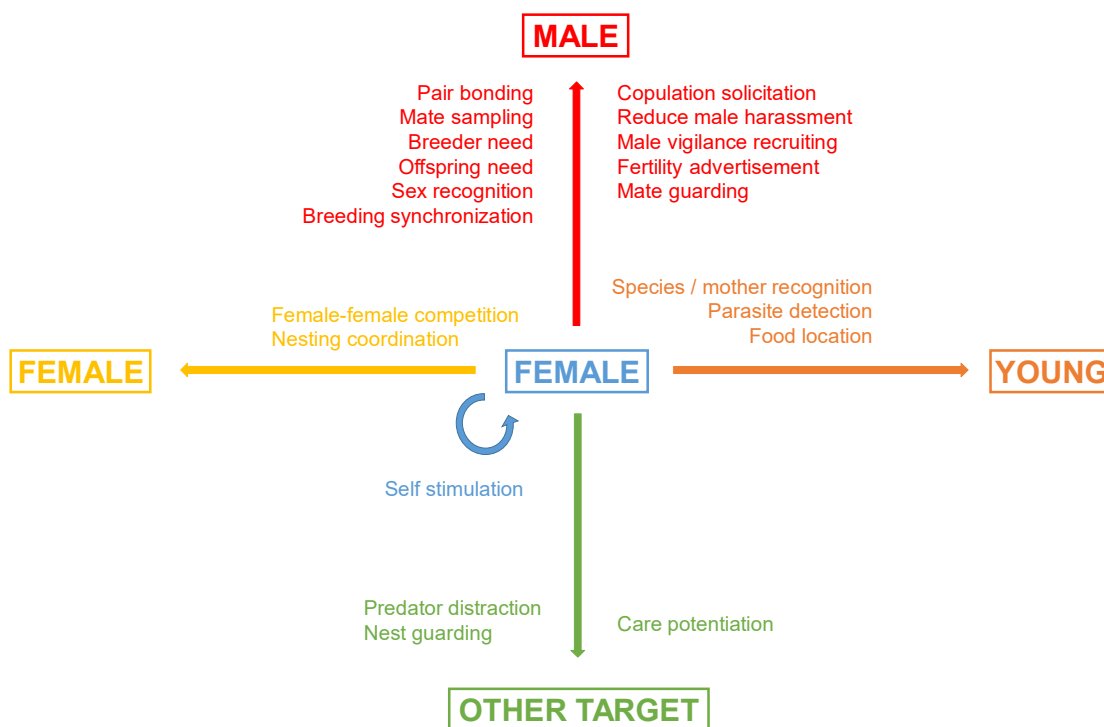
Dans l'ensemble, ces résultats montrent que les femelles canari combinent un signal visuel et une vocalisation (TSF) pour solliciter l'accouplement. Cette vocalisation pourrait constituer une bonne mesure alternative aux postures de sollicitation à l'accouplement pour mesurer les préférences des femelles.

### Les fonctions des cris des femelles chez les oiseaux

L'étude que je viens de décrire m'a permis de constater le manque de connaissance et de consensus sur les fonctions des cris typiques des femelles chez l'oiseau. J'ai donc entrepris une recherche bibliographique approfondie afin 1) de recenser les principales hypothèses à propos des cris typiques ou spécifiques des femelles chez l'oiseau, 2) de clarifier les principales prédictions émanant de ces

hypothèse et 3) de décrire les études appuyant ces hypothèses. Cette recherche bibliographique fut réalisée avec Pauline Salvin et Gérard Leboucher. Nous avons identifié environ une vingtaine d'hypothèses et nous les avons regroupées en fonction du récepteur supposé (voir graphique plus bas). Cette recherche bibliographique a été publiée dans la revue *Advances in the Study of Behavior* (Amy et al 2018).

La plupart des hypothèses cherchant à expliquer les fonctions des cris des femelles chez l'oiseau ne sont pas mutuellement exclusives. Un cri peut avoir plusieurs fonctions à un moment donné ou à différentes étapes du cycle reproducteur. En revanche il ne semble qu'aucune de ces hypothèses ne puisse expliquer, à elle-seule, la diversité des cris spécifiques observées chez les différentes espèces et cette diversité ne résulte probablement pas de la seule sélection sexuelle. Par ailleurs certaines hypothèses ont été testées de façon convaincante alors que d'autres ne sont rapportés que de façon anecdotique. Cette revue de la littérature montre aussi que les mécanismes qui sous-tendent les cris des femelles sont encore moins bien connus que leurs fonctions. La compréhension des cris des femelles passera aussi par la compréhension de leur ontogenèse, des mécanismes neuroendocriniens et de leurs variations.



**Recensement des hypothèses** à propos des fonctions des cris des femelles chez l'oiseau. Les hypothèses sont groupées selon la cible supposée du cri.

### Consistance des préférences des femelles pour le chant des mâles

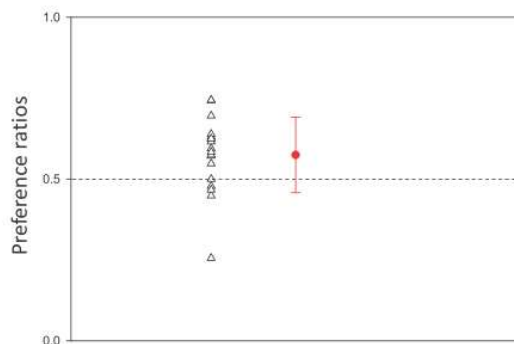
J'ai exposé plus haut une expérience mettant en évidence que les femelles canaris combinaient une posture (PSA) et une vocalisation (TSF) pour solliciter l'accouplement. J'en avait conclu que le comptage de ces vocalisations pourrait constituer une bonne méthode pour évaluer les préférences des femelles canari. La mesure des préférences sexuelles est un enjeu majeur pour comprendre la sélection sexuelle car on rapporte souvent des variations dans les préférences des femelles. Ces variations pourraient simplement être dues à des artefacts issus des différentes méthodes employées et il apparaît nécessaire de les comparer. Chez l'oiseau, justement, plusieurs méthodes sont utilisées pour évaluer les préférences sexuelles que ce soit en laboratoire ou dans la nature, telles que la phonotaxie, les réponses cardiaques, les vocalisations (voir Amy et al 2015) ou encore les postures de sollicitation à l'accouplement. Cette dernière mesure semble fiable car plus une femelle produit des postures de sollicitation à l'accouplement envers un mâle (ou un chant), plus elle préfère ce mâle (ou ce chant). Cette méthode a été utilisée sur plus de 20 espèces d'oiseaux différentes. Cependant cette méthode a pour inconvénient majeur que les femelles doivent être sexuellement réceptives. Pour éviter cette contrainte, certains auteurs ont utilisé les vocalisations des femelles comme un indice de préférences (Nagle et al 2002). D'autres ont utilisé une procédure de conditionnement opérant (Riebel and Slater, 1998) et certaines de ces expériences montrent que les femelles expriment des préférences sans être sexuellement réceptive (Anderson 2009). Avec la méthode du conditionnement opérant, le chant des mâles agit comme renforçateur et les femelles sont supposées activer plus fréquemment la repasse du chant qu'elles préfèrent (Riebel and Slater, 1998). Il est généralement admis que le conditionnement opérant est une mesure fiable des préférences des femelles puisqu'elles expriment cette préférence à travers un choix actif.

L'étude décrite ci-dessous avait pour objectif de comparer, chez 18 femelles canari, les préférences obtenues à partir d'un test de conditionnement opérant avec les réponses vocales des femelles. Cette expérience a été l'occasion de mettre en place une collaboration avec Sébastien Derégnaucourt.



Des femelles réceptives sexuellement étaient placées dans un dispositif, 12 jours de suite, qui leur permettait de choisir entre deux clés. Lorsqu'elles appuyaient sur une des clés, cela déclenchait la diffusion d'un chant attractif (chant A20 que nous avons utilisé dans une précédente expérience). Lorsqu'elles appuyaient sur l'autre clé, cela déclenchait la diffusion d'un chant supposé moins attractif (A10). Chaque jour, le type de chant diffusé était inversé entre les clés afin d'éviter tout biais lié à une préférence pour un côté ou un autre. Par ailleurs, les vocalisations des femelles étaient

enregistrées pendant les tests.



**Ratio de préférence pour le chant A20 sur le chant A10.** Si le ratio est au-dessus de 0.5, cela signifie que le chant A20 était préféré. Les triangles représentent le ratio de chaque femelle. En rouge est représenté la moyenne et l'erreur standard.

Cette étude constituait une partie du travail de thèse de Pauline Salvin que j'ai co-encadrée avec Gérard Leboucher. Les résultats de cette étude ont été publiés dans la revue *Behavioural Processes* (Salvin et al 2018). A la fin des 12 jours de test, les femelles canari avaient appuyé

4624 ± 1070 (moyenne ± erreur standard) fois sur les clés. Nos analyses montrent (voir graphique ci-dessus) que les femelles canari ont appuyé préférentiellement sur la clé qui diffusait le chant le plus attractif (A20) comparé à la clé diffusant le chant moins attractif (A10) et les femelles ont émis plus de TSF lors de la diffusion de chant A20 que de chant A10. Par ailleurs, nos analyses révèlent aussi que les femelles préféraient appuyer plus souvent sur la clé située à droite du dispositif que sur la clé située à gauche du dispositif mais les femelles n'émettaient pas plus de TSA après avoir appuyé sur la clé de droite que sur la clé de gauche. Malgré ce biais les femelles ont tout de même clairement préféré appuyer sur la clé diffusant le chant A20 que sur la clé diffusant le chant A10. Ainsi cette expérience montre que les femelles préfèrent le même type de chant quel que soit la méthode utilisée. Pour conclure, le conditionnement opérant et les vocalisations spécifiques des femelles semblent être des mesures fiables des préférences des femelles dans des conditions de laboratoire.

## Travaux en cours

Nous avons réalisé d'autres travaux visant à mieux comprendre les signaux utilisés par les femelles canari mais ces travaux ne sont pas encore publiés. Je suis actuellement en train de retravailler les articles issus de deux études réalisées pendant la thèse de Pauline Salvin. Ces deux expériences visaient 1) à décrire les signaux échangés par les mâles et les femelles canari pendant les parades et 2) à décrire les effets des signaux multimodaux des femelles sur les mâles canari. Je présenterai aussi une expérience réalisée par Camille Legal que j'ai encadrée dans le cadre de son M2 d'éthologie. Cette étude avait pour objectif de savoir s'il existe des différences interindividuelles stables dans l'expression des signaux utilisées par les femelles canari.

### *Les parades varient en fonction du contact visuel, acoustique et physique*

Les parades sont essentielles à la reproduction chez de nombreux animaux. Il est généralement admis que les parades sont surtout réalisées par les mâles envers les femelles mais d'autres études suggèrent aussi que les parades sont fréquemment réciproques et qu'elles nécessitent une coordination complexe entre le mâle et la femelle. Par ailleurs, les séquences comportementales des parades sont parfois stéréotypées, mais pas toujours, et elles peuvent incorporer des comportements émis en dehors des parades. Enfin, les parades sont souvent constituées de signaux multimodaux : les individus combinent, par exemple, un signal visuel avec un signal acoustique. Les signaux combinés peuvent aussi être émis indépendamment l'un de l'autre tout en restant fonctionnels.

De façon générale, les caractéristiques de l'habitat peuvent altérer la transmission des signaux. Par exemple, le feuillage ou la distance peuvent entraver voir ne pas permettre la transmission d'information visuelle. Sans information visuelle, la transmission d'informations par la modalité acoustique deviendrait essentielle (Perez et al 2015). Les rencontres intersexuelles pourraient donc dépendre des contraintes de l'habitat puisque celles-ci vont limiter ou favoriser certaines modalités par lesquelles les individus peuvent interagir.

Au cours de sa thèse Pauline Salvin a réalisé une expérience dont le but était de caractériser, chez le canari domestique, les séquences comportementales lors de rencontres intersexuelles dans des conditions qui limitaient différemment les modalités par lesquelles les individus étaient amenés à interagir, simulant ainsi différentes contraintes de l'habitat.

Quinze mâles et quinze femelles, sexuellement réceptifs et ayant déjà eu une expérience de la reproduction, ont été appariés au hasard et ont été placés successivement dans 3 conditions différentes qui limitaient les modalités par lesquelles les individus étaient amenés à interagir. Ainsi selon les conditions les couples pouvaient interagir 1) vocalement (VO) 2) vocalement et visuellement (VOVI) et 3) vocalement, visuellement et physiquement (VOVIPH). A partir des enregistrements audio et vidéo nous avons relevé les transitions des comportements. L'ensemble de nos analyses montrent que nos conditions expérimentales ont profondément influencé les échanges entre les mâles et les femelles tant d'un point de vue quantitatif que dans les séquences de comportements. Ainsi lorsque les couples ne pouvaient que s'entendre (VO), les transitions de cris sociaux étaient plus nombreuses par rapport aux deux autres conditions (VOVI et VOVIPH). Il semble que le manque d'interactions visuelle et physique était compensé par de nombreuses interactions vocales comme dans une précédente expérience réalisée sur le diamant mandarin (Perez et al 2015). Lorsque les oiseaux pouvaient se voir et s'entendre sans pouvoir interagir physiquement (VOVI), les parades étaient plus nombreuses que dans les deux autres conditions et les interactions de cris sociaux étaient très stéréotypées : les oiseaux se répondaient fréquemment par le même type de cri. Enfin, lorsque les oiseaux pouvaient interagir physiquement (VOVIPH), les oiseaux copulaient mais il y avait peu de transitions de parades et peu de transitions de cris sociaux bien que ces dernières soient toujours stéréotypées.

Globalement ces résultats montrent que les rencontres intersexuelles sont fortement influencées par les contraintes environnementales limitant les modalités par lesquelles les individus interagissent. Ces rencontres, où mâles et femelles canari participaient activement, se caractérisaient par des enchevêtrements de parades et de cris sociaux.

### Effets des signaux des femelles sur les mâles

Plusieurs de nos études suggèrent que les femelles canari participent activement aux parades en utilisant des signaux multimodaux. A l'instar des signaux unimodaux des femelles, les signaux multimodaux des femelles sont moins étudiés que ceux des mâles et c'est pourquoi j'ai encouragé Pauline Salvin à réaliser plusieurs expériences sur ce sujet.

Les signaux multimodaux sont très répandus dans le règne animal et ils sont utilisés dans des contextes très variés tels que les interactions agressives, la quémante de nourriture ou encore les interactions sexuelles. Dans ce dernier contexte, et comme je l'ai déjà mentionné plus haut, la plupart des études se sont focalisées sur les signaux multimodaux émis par les mâles et certaines d'entre elles suggèrent que l'utilisation de signaux multimodaux pourraient augmenter l'attractivité de l'émetteur (Rybak et al 2002) ; chez les mâles, les signaux multimodaux utilisés lors des parades auraient évolué sous la pression de la sélection sexuelle.

Chez les oiseaux chanteurs où le mâle et la femelle chantent en duo, plusieurs études ont montré comment les deux protagonistes coordonnaient des signaux multimodaux lors des parades (e.g. Barske et al. 2015; Ota et al. 2015) ; ces études suggèrent donc que les mâles et les femelles ajustent leurs comportements et leurs signaux à ceux du sexe opposé. Pour les oiseaux ne formant pas de duo, en revanche, seule une expérience réalisée chez la fauvette grise (*Sylvia communis*) a cherché à comprendre comment les signaux des femelles influençaient les comportements des mâles lors des parades : certains cris et certains comportements incitaient les mâles à chanter tandis que d'autres cris étaient suivis de tentatives de copulation (Balsby & Dabelsteen 2002).

Ainsi puisque les femelles canari combinent un signal visuel avec un signal acoustique pour solliciter la copulation (Amy et al 2015), nous avons réalisé deux expériences visant à comprendre pourquoi les femelles combinent deux signaux pour solliciter l'accouplement et comment les mâles canari ajustent leurs signaux à ces signaux. Si les deux composantes de la sollicitation à l'accouplement sont redondantes, elles peuvent provoquer la même réponse des mâles lorsqu'elles sont présentées indépendamment et provoquer une réponse plus importante si elles sont présentées conjointement (effet de renforcement) ou non (dans ce dernier cas les deux modalités sont équivalentes). Si les deux composantes de la sollicitation à l'accouplement ne

sont pas redondantes, elles peuvent provoquer des réponses différentes lorsqu'elles sont présentées indépendamment.

Dans une première expérience, un groupe de 28 mâles a été stimulé avec deux types de femelle empaillée : la femelle était naturalisée soit 1) dans une posture de sollicitation à l'accouplement, soit 2) dans une posture neutre. Lorsque ces femelles empaillées étaient présentées aux mâles nous diffusions soit a) un trille de sollicitation à l'accouplement soit b) un cri de contact. Dans une seconde expérience, un autre groupe de 19 mâles était exposé aux mêmes combinaisons à l'exception notable que nous utilisons des vidéos de femelles canari (en train de faire une posture de sollicitation à l'accouplement ou non) à la place des femelles empaillées.

Nos résultats montrent que l'utilisation d'oiseaux empaillés ou de vidéos mènent à des résultats contradictoires. Les trilles de sollicitation à l'accouplement ont provoqué plus de chants de mâles que les cris de contact lorsque ces vocalisations étaient associées à une femelle empaillée. En revanche les mâles chantaient plus lorsqu'ils entendaient des cris de contact que des trilles de sollicitation à l'accouplement lorsque ces vocalisations étaient associées à une vidéo. Par ailleurs, les types de femelles empaillées ne semblaient pas influencer les réponses des mâles alors que ceux-ci ont plus chanté lorsqu'ils voyaient une vidéo où une femelle faisait une posture de sollicitation à l'accouplement par rapport à une vidéo où une femelle allait de perchoir en perchoir.

Ces résultats montrent clairement qu'il n'y a pas d'effet de renforcement car jamais nous n'avons observé une réponse plus importante des mâles lorsque les deux composantes de la sollicitation à l'accouplement étaient présentées conjointement. Nos résultats suggèrent plutôt que les femelles pourraient attirer les mâles avec les trilles de sollicitation et les inciter à parader lorsqu'elles se trouvent hors de leur vue. Les postures de sollicitation, quant à elles, pourraient inciter les mâles à parader lorsque les mâles sont plus proches.

### *Variations interindividuelles des signaux des femelles*

Quiconque a observé et entendu des femelles canari solliciter l'accouplement est frappé par les importantes variations interindividuelles. Il est généralement admis que les variations des caractères sexuels secondaires sont des indicateurs fiables de la qualité des individus. Cependant, pour que ces indicateurs soient fiables, ces

variations interindividuelles doivent être stables au moins pendant la période où les individus paraded (Zsebők et al 2017).

A ma connaissance, peu d'études ont cherché à évaluer la stabilité des variations interindividuelles dans l'expression des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux chanteurs. Toutes se sont focalisées sur les différences interindividuelles du chant des mâles (Murphy et al 2008, Zsebők et al 2017, Naguib et al 2019) et, à ce jour, aucune étude n'a porté sur la stabilité des variations interindividuelles des signaux des femelles. J'ai proposé à Camille Legal de tester 1) la stabilité des caractéristiques des postures de sollicitation à l'accouplement (PSA) et des trilles de sollicitation à l'accouplement des femelles canari (TSA) et 2) si ces caractéristiques sont des indicateurs des préférences des femelles. Treize femelles canari ont été quotidiennement stimulées avec deux types de chant de mâles qui différaient par leur attractivité (A20 vs A10). Comme je l'ai déjà mentionné plus haut, les femelles répondent aux chants des mâles en combinant des PSA avec des TSA ou en produisant ces comportements indépendamment l'un de l'autre. A partir des enregistrements audio et vidéo, nous avons relevé l'occurrence des PSA et des TSA et nous avons mesuré plusieurs de leurs caractéristiques. Les analyses montrent que les femelles canari produisent des TSA avec des notes plus longues lorsqu'elles répondent à des chants A20 que lorsqu'elles répondent à des chants A10 mais les autres caractéristiques des PSA (durée, nombre d'éléments) et des TSA (durée, fréquence des notes, taux de note) ne variaient pas en fonction du type de chant. Par ailleurs nos analyses révèlent que, pour l'ensemble de nos mesures, les différences interindividuelles étaient stables lorsque l'on compare les signaux que les femelles produisent en réponse à un chant très attractif à ceux produits à un chant moyennement attractif. Cette étude montre donc que les femelles canari diffèrent, de façon constante, dans les caractéristiques des signaux qu'elles utilisent lors des parades avec les mâles. Il reste donc à comprendre si ces caractéristiques sont de possibles indicateurs de la qualité des femelles (voir perspectives).

## D PROJETS ANNEXES

### Activités reproductrices et chant : le canari domestique comme modèle

Le chant des oiseaux est l'un des signaux les plus complexes dans le règne animal. Il s'avère être un excellent modèle pour étudier les causes proximales et ultimes du comportement et il est étudié par de nombreuses disciplines scientifiques allant de la biologie moléculaire à l'écologie évolutive. Le chant des oiseaux est même devenu l'un des modèles privilégiés pour étudier la sélection sexuelle (Darwin 1871). Ce modèle a ses limites, comme nous l'avons vu plus haut, mais il s'est tout de même avéré fructueux et a constitué un axe important de la recherche menée au Laboratoire d'Ethologie de Nanterre pendant de nombreuses années. En 2012, j'ai pu participer à l'écriture d'un article visant à synthétiser les travaux réalisés au Laboratoire d'Ethologie sur les activités reproductrices des femelles en lien avec le chant des mâles. Cet article a été publié dans la revue "*Advances in the Study of Behavior*". L'une des découvertes majeures du Laboratoire d'Ethologie de Nanterre fut de montrer que les femelles canaris produisent leur parade (la posture de sollicitation à l'accouplement) lorsqu'elles entendent des chants (de mâles canaris) qui contiennent des phrases particulières. Ces phrases ont été appelées phrases A ou phrases sexy et sont caractérisées par la répétition rapide de deux notes couvrant une large bande de fréquence. Les femelles semblent prédisposées à préférer ces phrases sexy mais l'expérience acoustique des femelles peut modifier cette prédisposition, que ce soit une expérience acoustique précoce ou à l'âge adulte. Il semble aussi que la condition physique des femelles canaris puisse altérer leur préférence pour ces chants. Par ailleurs, l'exposition répétée de phrases sexy pendant la reproduction influence la qualité des œufs mais pas la construction du nid ou la ponte en soi. Enfin, si on se place du point de vue de l'émetteur, la production de phrases complexes requiert des aptitudes particulières tant d'un point de vue moteur que nerveux.

### Effet du discours adressé au chien

J'ai eu la chance de collaborer à un projet visant à mieux comprendre la communication interspécifique et les résultats de ce projet ont été publiés dans la revue *Nature Communication* en 2017 (Jeannin et al 2017). La communication

interspécifique peut s'observer chez les fourmis, les primates ou encore les oiseaux mais les recherches se concentrent surtout sur la communication entre les humains et les animaux non humains, et notamment la communication entre le chien et l'humain. Il est notoire que les humains s'adressent à leurs animaux de compagnie de façon spéciale. Ce registre vocal est appelé « Pet-directed speech » (PDS) et il est très similaire à celui que les parents utilisent lorsqu'ils s'adressent à de jeunes enfants (IDS ou « infant-directed speech»). Ces deux registres vocaux partagent certaines caractéristiques prosodiques qui les distinguent du discours adressé à l'adulte (ADS) : une fréquence fondamentale élevée et d'importantes modulations de fréquence. Ces caractéristiques acoustiques du discours adressé à l'enfant permettraient d'attirer l'attention du nourrisson. L'étude menée par Sarah Jeannin avait pour objectif principal d'étudier les effets du discours adressé aux animaux sur l'attention des chiens. Nous avons filmé 44 chiens adultes et 19 chiots lorsqu'ils écoutaient la même phrase qui était prononcée soit dans un registre adressé à l'adulte (ADS), soit dans un registre adressé aux animaux (PDS) ou soit dans un registre adressé à l'enfant (IDS). Ces phrases, préalablement enregistrées, étaient diffusées par un haut-parleur situé devant le chien. Le temps total du regard vers le haut-parleur a été utilisé comme un indicateur de l'attention. Les résultats montrent que les chiens adultes sont plus attentifs à un discours de type PDS que de type ADS et notamment plus la fréquence fondamentale était élevée. Il semble que la prosodie exagérée du discours adressé aux animaux puisse être utilisée comme un indice ostensible pour les chiens et rende la communication plus efficace entre le chien et l'humain.

### Effets maternels et $\beta$ -carotène

J'ai pu contribuer à une étude sur les effets maternels et l'assimilation du  $\beta$ -carotène chez les oisillons de canari domestique. Cette étude a été publiée en 2009 dans la revue *Physiology and Behavior* (Tanvez et al 2009). Les caroténoïdes sont des pigments responsables de la coloration rouge, orange et jaune des plantes et des animaux. Ils peuvent s'avérer bénéfiques de deux façons différentes : ils ont des effets antioxydant et immunostimulant. Néanmoins les animaux ne peuvent pas synthétiser des caroténoïdes *de novo* et doivent les obtenir à travers leur alimentation. Dans une expérience réalisée chez le canari domestique, nous avons cherché à comprendre



comment les femelles transfèrent à leurs oisillons les bénéfices associés à une alimentation enrichie en caroténoïdes. Ce transfert peut se réaliser soit par les œufs soit par le nourrissage des petits. Les femelles canari pouvaient accéder à une nourriture enrichie en  $\beta$ -carotène pendant la formation des œufs et/ou pendant le nourrissage des œufs de tel sorte que l'on puisse constituer 4 groupes d'oisillons qui différaient en fonction de la période pendant laquelle ils pouvaient assimiler le  $\beta$ -carotène : 1) avant l'éclosion (via le jaune), 2) après l'éclosion (via le nourrissage maternel), 3) avant et après l'éclosion et 4) jamais. Des analyses de colorimétrie et de chromatographie réalisées sur des sous-échantillons ont permis de confirmer que les caroténoïdes issus de l'alimentation maternel sont bien transférés au jaune de l'œuf. Nos résultats montrent que les bénéfices liés à une alimentation enrichie en caroténoïdes se transfèrent bien aux oisillons mais les effets physiologiques diffèrent selon la période où les oisillons ont pu assimiler ces caroténoïdes. La croissance des petits était plus importante lorsque les caroténoïdes étaient assimilés avant et après l'éclosion et l'efficacité de l'immunité cellulaire n'augmentait que lorsque le  $\beta$ -carotène était assimilé après l'éclosion.

## **E PERSPECTIVES**

De façon générale, je continuerai mes recherches sur les signaux émis par les femelles pendant les parades. Je chercherai avant tout 1) à approfondir notre compréhension des variations interindividuelles des signaux de sollicitation à l'accouplement et 2) à déterminer comment les mâles perçoivent les variations des signaux des femelles. Par ailleurs, je souhaite 3) comprendre les mécanismes centraux et périphériques de ces signaux. Priorité sera donnée à ces investigations sur les signaux de parade des femelles canari. En parallèle, j'orienterai aussi une partie de mes recherches 4) sur les variations et les fonctions des autres cris chez le canari et 5) sur des études de terrain grâce à la mise en place de nichoirs sur le campus de Nanterre.

**1)** Le travail de Camille Legal durant son master 2 (voir section travaux en cours) a permis de mettre en évidence que les différences interindividuelles des femelles canaris restent stables lorsque l'on compare les signaux qu'elles produisent dans des contextes différents au cours d'un même cycle reproducteur. Si ces signaux sont des

indicateurs de la qualité de l'émettrice alors on devrait aussi observer des différences interindividuelles stables au cours du temps. Au cours de son doctorat, Camille Legal mettra en place une expérience pour déterminer si ces variations restent stables entre deux cycles reproducteurs voire d'une année à l'autre. De surcroit, nous chercherons à déterminer si les caractéristiques des TSA peuvent être un indicateur de leurs qualités reproductrices comme le poids et le nombre d'œufs ou encore la défense du nid.

**2)** Camille Legal poursuivra les études de Pauline Salvin sur la perception des signaux des femelles par les mâles. Elle réalisera, lors de sa thèse, une expérience pour déterminer si les mâles préfèrent certaines caractéristiques des TSA des femelles. A l'aide d'un dispositif de conditionnement opérant, déjà utilisé avec succès sur les femelles canari (Salvin et al 2018), les mâles seront amenés à choisir entre deux TSA de femelles qui différeront par des caractéristiques qui traduisent des différences interindividuelles. Nous mesurerons le nombre d'appui sur chaque type de boutons mais aussi le nombre de vocalisations (chants et cris) émises en réponse aux différentes vocalisations des femelles.

**3)** Il est communément admis que l'apprentissage du chant des mâles nécessite une « circuiterie » neuronale spécialisée tels les noyaux RA, HVC, IMAN, mMAN, Area X, par exemples. On trouve aussi cette circuiterie chez les femelles (même chez celles qui ne chantent pas) mais les noyaux ont bien souvent une taille réduite par rapport aux mâles. Chez les femelles, ces noyaux sont impliqués dans la perception et l'évaluation du chant des mâles mais de récentes études suggèrent que ces noyaux contrôlent probablement les comportements de parade des femelles (Perkes et al 2019). Il a été décrit une voie neuronale connectant le noyau RA aux motoneurones du cloaque chez les femelles canari (Wild & Botelho 2015) et il a été suggéré que ces neurones de RA pourraient être aussi impliqués dans la production des postures et des cris de sollicitation à l'accouplement (Wild & Botelho 2015). Cette hypothèse pourrait être testée à l'aide de techniques d'imagerie cérébrale et d'enregistrements électrophysiologiques de neurones dans les zones d'intérêt. Pour réaliser ce projet, j'ai commencé à établir les premières bases d'un partenariat avec Nicolas Giret (expert de mécanismes neurophysiologiques chez les oiseaux chanteurs) de l'institut de neurosciences de Paris-Saclay (UMR 9197, CNRS) et Annemie Van der Linden du laboratoire de Bio-Imagerie de l'université d'Anvers (Belgique) en déposant un projet

ANR qui n'a malheureusement pas été retenu. Des études pilotes sont désormais envisagées afin d'affiner le projet et de le rendre plus attractif aux experts de l'ANR.

Aussi, je souhaite à l'avenir mettre en place une série d'expériences pour comprendre le contrôle périphérique des parades des femelles. Les postures et les cris de sollicitation à l'accouplement pourraient être contraints par des aspects physiques ou physiologiques. Le but de ces expériences serait d'enregistrer les activités musculaires et cardiaques au moment où les femelles produisent leurs parades.

**4)** J'ai exposé plus haut que les cris des oscines avaient été historiquement moins étudiés que leurs chants. Le projet de thèse de Camille Legal ne se limitera donc pas seulement aux cris de parades de femelles et une expérience sera mise en place afin de caractériser l'ensemble du répertoire vocal des mâles et des femelles canari au cours d'un cycle reproducteur. Cette étude vise à décrire et comprendre le contexte et les fonctions des différentes vocalisations et elle s'appuiera sur les travaux déjà réalisés par Pauline Salvin (voir section Travaux en cours) et par Mulligan et Olsen (1969). L'objectif est non seulement d'analyser les vocalisations propres à chaque sexe mais aussi de caractériser la dynamique des échanges vocaux et leur contexte d'émission au cours des différentes phases du cycle reproducteur comme cela a été observé chez le diamant mandarin (Gill et al., 2015).

Suite à cette expérience, Camille Legal cherchera à établir si les différents cris du répertoire peuvent contenir une signature individuelle qui serait utilisable par les individus récepteurs afin de discriminer l'identité de l'individu émetteur. Pour cela, elle utilisera une procédure de conditionnement opérant de type Go-NoGo au cours de laquelle deux cris de même nature provenant d'individus différents (mais de même sexe) seront diffusés à des sujets. Ceux-ci devront, par exemple, appuyer sur une clé pour arrêter la diffusion de la vocalisation d'un premier individu associée à une punition (jet d'air bref) et laisser la diffusion de la vocalisation d'un second individu associée à une récompense alimentaire. Si l'oiseau testé est en mesure de discriminer les deux cris, nous devrions observer une augmentation du nombre de réponses correctes dépassant le seuil de la chance. En parallèle, les différents cris utilisés seront analysés afin de déterminer si certains paramètres acoustiques peuvent refléter des différences interindividuelles stables.

**5)** Avec le soutien financier de la direction du patrimoine de l'université Paris Nanterre, le LECD est en train de mettre en place des nichoirs pour oiseaux sur le campus de Nanterre. Trente nichoirs destinés au rougegorge sont actuellement en cours d'installation et trente nichoirs destinés à la mésange charbonnière seront installés au cours de l'année universitaire 2021-2022. Ces infrastructures me permettront de réaliser des expériences sur les mésanges charbonnières sur lesquelles j'ai déjà travaillé lors de mon séjour postdoctoral aux Pays-Bas. Après un suivi de l'occupation des nichoirs, j'envisage 1) de travailler à nouveau sur le recouvrement de chant en testant une hypothèse proposée par Searcy & Beecher (2011) et 2) de déterminer les signaux utilisés par les femelles de mésange charbonnière lors des parades.

## Références bibliographiques

Amundsen, T. (2000). Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 149-155.

Amy M., Salvin P. & Leboucher G. (2018). The functions of female calls in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 50, 243-271.

Amy M., Ung D., Béguin N. & Leboucher G. (2017). Personality traits and behavioural profiles in the domestic canary are affected by sex and photoperiod. *Ethology*, 123, 885-893.

Amy M., Salvin P., Naguib M. & Leboucher G. (2015). Female signalling to male song in the domestic canary, *Serinus canaria*. *Royal Society Open Science*, 2, 140196.

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

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

Amy M. & Leboucher G. (2009). Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. *Ethology*, 115, 239-246.

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

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

Anderson, R. C. (2009). Operant conditioning and copulation solicitation display assays reveal a stable preference for local song by female swamp sparrows *Melospiza georgiana*. *Behavioral ecology and Sociobiology*, 64, 215-223.

- Balsby, T. J., & Dabelsteen, T. (2002). Female behaviour affects male courtship in whitethroats, *Sylvia communis*: an interactive experiment using visual and acoustic cues. *Animal Behaviour*, 63, 251-257.
- Barske, J., Schlinger, B. A., & Fusani, L. (2015). The presence of a female influences courtship performance of male manakins. *The Auk: Ornithological Advances*, 132, 594-603.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal behaviour*, 77, 771-783.
- Bell, A. M., & Stamps, J. A. (2004). Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, 68, 1339-1348.
- Beguín, N., Leboucher, G., Bruckert, L., & Kreutzer, M. (2006). Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta ethologica*, 9, 65-70.
- Carere, C., Welink, D., Drent, P. J., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. (2001). Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. *Physiology & behavior*, 73, 427-433.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (2008). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Clutton-Brock, T. (2009). Sexual selection in females. *Animal behaviour*, 77, 3-11.
- Cooney, R., & Cockburn, A. (1995). Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. *Animal Behaviour*, 49, 1635-1647.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Holland, J. O., Tobias, J. A., & Pedersen, S. B. (1997). The signal function of overlapping singing in male robins. *Animal Behaviour*, 53, 249-256.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton University Press.

- Drăgănoiu, T. I., Nagle, L., & Kreutzer, M. (2002). Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 2525-2531.
- Dzieweczynski, T. L., & Perazio, C. E. (2012). I know you: familiarity with an audience influences male-male interactions in Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 1277-1284.
- Dzieweczynski, T. L., & Walsh, M. M. (2011). Audience type and receptivity affect male-female interactions in Siamese fighting fish. *Ethology*, 117, 10-18.
- Eens, M., & Pinxten, R. (1998). Female song for mate attraction: an overlooked phenomenon? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 322-323.
- Exnerova, A., Svádová, K. H., Fučíková, E., Drent, P., & Štys, P. (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 723-728.
- Fucikova, E., Drent, P. J., Smits, N., & Van Oers, K. (2009). Handling stress as a measurement of personality in great tit nestlings (*Parus major*). *Ethology*, 115, 366-374.
- Garamszegi, L. Z., Markó, G., Szász, E., Zsebők, S., Azcárate, M., Herczeg, G., & Török, J. (2015). Among-year variation in the repeatability, within-and between-individual, and phenotypic correlations of behaviors in a natural population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 2005-2017.
- Garamszegi, L. Z., Pavlova, D. Z., Eens, M., & Møller, A. P. (2007). The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*, 18, 86-96.
- Garcia-Fernandez V., Amy M., Lacroix A., Malacarne G. & Leboucher G. (2010). Eavesdropping on male singing interactions leads to differential allocation in eggs. *Ethology*, 116, 662-670.
- Gil, D., & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 133-141.
- Gil, D., Graves, J., Hazon, N., & Wells, A. (1999). Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science*, 286, 126-128.

- Gill, L. F., Goymann, W., Ter Maat, A., & Gahr, M. (2015). Patterns of call communication between group-housed zebra finches change during the breeding cycle. *Elife*, 4, e07770.
- Gracceva, G., Herde, A., Groothuis, T. G., Koolhaas, J. M., Palme, R., & Eccard, J. A. (2014). Turning Shy on a Winter's Day: Effects of Season on Personality and Stress Response in *Microtus arvalis*. *Ethology*, 120, 753-767.
- Groothuis, T. G., & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29, 137-150.
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hoeschele, M., & Sturdy, C. B. (2011). Sometimes slower is better: slow-exploring birds are more sensitive to changes in a vocal discrimination task. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 767-773.
- Haines, C. D., Rose, E. M., Odom, K. J., & Omland, K. E. (2020). The role of diversity in science: A case study of women advancing female birdsong research. *Animal behaviour*, 168, 19-24.
- Hausberger, M., & Black, J. M. (1991). Female song in European starlings: the case of non-competitive song-matching. *Ethology ecology & evolution*, 3, 337-344.
- Hector, A. C. K., Seyfarth, R. M., & Raleigh, M. J. (1989). Male parental care, female choice and the effect of an audience in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 38(2), 262-271.
- Helfer, B., & Osiejuk, T. S. (2015). It takes all kinds in acoustic communication: a new perspective on the song overlapping phenomenon. *Ethology*, 121, 315-326.
- Hogue, M. E., Beaugrand, J. P., & Laguë, P. C. (1996). Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. *Behavioural Processes*, 38, 241-252.
- Hultsch, H., & Todt, D. (1982). Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos B.*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 253-260.



- Jeannin S., Gilbert C., Amy M. & Leboucher G. (2017). Pet-directed speech draws adult dogs' attention more efficiently than Adult-directed speech. *Scientific Reports*, 7: 4980.
- Kear, J. (1965). The internal food reserves of hatching mallard ducklings. *The Journal of Wildlife Management*, 29, 523-528.
- Koolhaas, J. M., De Boer, S. F., Coppens, C. M., & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in neuroendocrinology*, 31, 307-321.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H. & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23, 925-935.
- Krieg, C. A., & Burnett, A. D. (2017). Female House Wrens may Use a Low-Amplitude Call as an Aggressive Signal. *Ethology*, 123, 316-327.
- Langmore, N. E. (1998). Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in ecology & evolution*, 13, 136-140.
- Langmore, N. E., & Davies, N. B. (1997). Female dunnocks use vocalizations to compete for males. *Animal Behaviour*, 53, 881-890.
- Langmore, N. E., Davies, N. B., Hatchwell, B. J., & Hartley, I. R. (1996). Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263, 141-146.
- Leboucher G., Vallet E., Nagle L., Béguin N., Bovet D., Hallé F., Draganoiu T.I., Amy M. & Kreutzer M. (2012). Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the study of behavior*, 44, 183-223.
- Lindsay, D. R., Dunsmore, D. G., Williams, J. D., & Syme, G. J. (1976). Audience effects on the mating behaviour of rams. *Animal behaviour*, 24, 818-821.
- Marler, P. (2004). Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016, 31-44.

Matos, R., & McGregor, P. (2002). The effect of the sex of an audience on male-male displays of Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behaviour*, 139, 1211-1221.

Maynard Smith, J. & Harper, D. (2003). *Animal Signals*. Oxford.

McGregor, P. K., & Peake, T. M. (2000). Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta ethologica*, 2, 71-81.

McGregor, P. K., & Dabelsteen, T. (1996). Communication networks. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 409-425.

McGregor, P. K. (1993). Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340, 237-244.

McGregor, P. K., Dabelsteen, T., Shepherd, M., & Pedersen, S. B. (1992). The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour*, 43, 987-998.

Mulligan, J. A., & Olsen, K. C. (1969). *Communication in canary courtship calls. Bird vocalisation*. Cambridge University Press, Cambridge, 165-184.

Murphy, M. T., Sexton, K., Dolan, A. C., & Redmond, L. J. (2008). Dawn song of the eastern kingbird: an honest signal of male quality? *Animal Behaviour*, 75, 1075-1084.

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

Naguib, M., Diehl, J., van Oers, K., & Snijders, L. (2019). Repeatability of signalling traits in the avian dawn chorus. *Frontiers in zoology*, 16, 1-11.

Naguib, M., & Mennill, D. J. (2010). The signal value of birdsong: empirical evidence suggests song overlapping is a signal. *Animal Behaviour*, 80, e11-e15.

Naguib, M. (2005). Singing interactions in songbirds: implications for social relations. *Animal communication networks*, 300.

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

Odom, K. J., & Benedict, L. (2018). A call to document female bird songs: Applications for diverse fields. *The Auk: Ornithological Advances*, 135, 314-325.

- Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., & Langmore, N. E. (2014). Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5, 1-6.
- Ota, N., Gahr, M., & Soma, M. (2015). Tap dancing birds: the multimodal mutual courtship display of males and females in a socially monogamous songbird. *Scientific reports*, 5, 1-6.
- Patricelli, G. L., & Hebets, E. A. (2016). New dimensions in animal communication: the case for complexity. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12, 80-89.
- Patricelli, G. L., Coleman, S. W., & Borgia, G. (2006). Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. *Animal Behaviour*, 71, 49-59.
- Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., & Borgia, G. (2004). Female signals enhance the efficiency of mate assessment in satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Behavioral Ecology*, 15, 297-304.
- Patricelli, G. L., Uy, J. A. C., Walsh, G., & Borgia, G. (2002). Male displays adjusted to female's response. *Nature*, 415, 279-280.
- Paz-y-Miño C, G., Bond, A., Kamil, A. & Balda, R. P. (2004). Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature* 430, 778–781.
- Peach, H. C., & Thomas, V. G. (1986). Nutrient composition of yolk in relation to early growth of Canada geese. *Physiological Zoology*, 59, 344-356.
- Peake, T. (2005). Eavesdropping in communication. *Animal communication networks*, 13.
- Perez, E. C., Fernandez, M. S. A., Griffith, S. C., Vignal, C., & Soula, H. A. (2015). Impact of visual contact on vocal interaction dynamics of pair-bonded birds. *Animal Behaviour*, 107, 125-137.
- Perkes, A., White, D., Wild, J. M., & Schmidt, M. (2019). Female Songbirds: The unsung drivers of courtship behavior and its neural substrates. *Behavioural processes*, 163, 60-70.

- Price, J. J., Lanyon, S. M., & Omland, K. E. (2009). Losses of female song with changes from tropical to temperate breeding in the New World blackbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1971-1980.
- Price, A. C., & Helen Rodd, F. (2006). The effect of social environment on male–male competition in guppies (*Poecilia reticulata*). *Ethology*, 112, 22-32.
- Qvarnström, A., & Forsgren, E. (1998). Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 498-501.
- Reader, S. (2003). Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Animal biology*, 53, 147-158.
- Riebel, K., Hall, M. L., & Langmore, N. E. (2005). Female songbirds still struggling to be heard. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 419-420.
- Rybak, F., Sureau, G., & Aubin, T. (2002). Functional coupling of acoustic and chemical signals in the courtship behaviour of the male *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 695-701.
- Riebel, K., & Slater, P. J. (1998). Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. *Animal behaviour*, 56, 1443-1453.
- Salvin P., Derégnaucourt S., Leboucher G. & Amy M. (2018). Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response. *Behavioural Processes*, 157: 238-243.
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2011). Continued scepticism that song overlapping is a signal. *Animal Behaviour*, 81, e1-e4.
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2009). Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, 78, 1281-1292.
- Schwabl, H. (1996). Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 114, 271-276.
- Schwabl, H. (1993). Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90, 11446-11450.

- Searcy W.A., & Nowicki, S. (2005). The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press.
- Tanvez A., Amy M., Chastel O. & Leboucher G. (2009). Maternal effects and  $\beta$ -carotene assimilation in canary chicks. *Physiology and Behavior*, 96, 389-396.
- Tanvez, A., Béguin, N., Chastel, O., Lacroix, A., & Leboucher, G. (2004). Sexually attractive phrases increase yolk androgens deposition in Canaries (*Serinus canaria*). *General and comparative endocrinology*, 138, 113-120.
- Townsend, S. W., & Zuberbuhler, K. (2009). Audience effects in chimpanzee copulation calls. *Communicative & integrative biology*, 2, 282-284.
- Ung, D. (2014). " Big brother is watching you": influence de l'information publique, du statut social et des profils comportementaux sur les comportements reproducteurs chez le canari domestique *Serinus canaria* (Doctoral dissertation, Paris 10).
- Ung D., Amy M. & Leboucher G. (2011). Heaven it's my wife! Male canaries conceal extra-pair courtships but increase aggressions when their mate watches. *PLoS ONE*, 6: e22686.
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal behaviour*, 55, 291-297.
- Vallet, E., & Kreutzer, M. (1995). Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal behaviour*, 49, 1603-1610.
- Van Oers, K., Drent, P. J., De Goede, P., & Van Noordwijk, A. J. (2004). Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 65-73.
- Verbeek, M. E., Boon, A., & Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133, 945-963.
- Verbeek, M. E., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48, 1113-1121.

Vignal, C., Mathevon, N., & Mottin, S. (2004). Audience drives male songbird response to partner's voice. *Nature*, 430, 448-451.

Wild, J. M., & Botelho, J. F. (2015). Involvement of the avian song system in reproductive behaviour. *Biology letters*, 11, 20150773.

Zsebők, S., Herczeg, G., Blázi, G., Laczi, M., Nagy, G., Szász, E., & Garamszegi, L. Z. (2017). Short-and long-term repeatability and pseudo-repeatability of bird song: sensitivity of signals to varying environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 1-13.

# Annexes

## 1) Curriculum Vitae

### Formation

2010 - 2011. Master Professionnel de Neuropsychologie clinique. Université de Lille 3.

2004 - 2007. Thèse de doctorat en Neurosciences. Université Paris Nanterre.

1999 - 2004. DEUG, Licence, Maîtrise et DEA de psychologie. Université Paris 8, Paris 13 et Paris Nanterre.

1996-1998. BTS Assistance Technique d'Ingénieur. Lycée Mansart, St Cyr l'école.

### Activités professionnelles

Depuis 2011. Maître de conférences en Neurosciences. Université Paris Nanterre.

2009 - 2010. Assistant Temporaire d'Enseignement et de Recherche. Université Paris Nanterre.

2008 - 2009. Post-doc (Bourse Fyssen) à l'Institut Néerlandais d'Ecologie (NIOO), Heteren, Pays-Bas.

2007 - 2008. Assistant Temporaire d'Enseignement et de Recherche. Université Paris Nanterre.

### Publications dans des revues internationales avec comité de lecture (ACL) :

Salvin P., Derégnaucourt S., Leboucher G. & **Amy M.** 2018. Consistency of female preference for male song in the domestic canary using two measures: operant conditioning and vocal response. *Behavioural Processes*, 157: 238-243.

**Amy M.**, Salvin P. & Leboucher G. 2018. The functions of female calls in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 50: 243-271.

Jeannin S., Gilbert C., **Amy M.** & Leboucher G. 2017. Pet-directed speech draws adult dogs' attention more efficiently than Adult-directed speech. *Scientific Reports*, 7: 4980.

**Amy M.**, Ung D., Béguin N. & Leboucher G. 2017. Personality traits and behavioural profiles in the domestic canary are affected by sex and photoperiod. *Ethology*, 123: 885-893.

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

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

Leboucher G., Vallet E., Nagle L., Béguin N., Bovet D., Hallé F., Draganoiu T.I., **Amy M.** & Kreutzer M. 2012. Studying female reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the study of behaviour*, 44, 183-223.

Ung D., **Amy M.** & Leboucher G. 2011. Heaven it's my wife! Male canaries conceal extra-pair courtships but increase aggressions when their mate watches. *PLoS ONE*, 6(8): e22686.

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

Garcia-Fernandez V., **Amy M.**, Lacroix A., Malacarne G. & Leboucher G. 2010. Eavesdropping on male singing interactions leads to differential allocation in eggs. *Ethology*, 116, 662-670.

Tanvez A., **Amy M.**, Chastel O. & Leboucher G. 2009. Maternal effects and  $\beta$ -carotene assimilation in canary chicks. *Physiology and Behavior*, 96, 389-396

**Amy M.** & Leboucher G. 2009. Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. *Ethology*, 115, 239-246.

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

**Amy M.** & Leboucher G. 2007. Male canaries can visually eavesdrop on conspecific food interactions. *Animal Behaviour*, 74, 57-62.



**Articles dans des revues avec comité de lecture non répertoriées par l'AERES (ACLN) :**

**Amy M.**, Sprau P., de Goede P. & Naguib M. 2012. Effects of personality on vocal responses to alternating and overlapping playback in great tits. *Bioacoustics* 21 (1), 25-26

**Amy M.** & Leboucher G. 2009. L'indiscrétion chez le canari domestique (*Serinus canaria*) dans Nagle L. (coord) *Ethologie, 2007-2008, Les Cahiers de l'ED 139*, 5-17, Publication de l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense.

**Amy M.** 2006. Compte rendu de la conférence du Pr. Giorgio Malacarne : « La nourriture, les réserves énergétiques et le comportement » dans Leboucher G. (coord.) *Ethologie, Les cahiers de l'ED 139*, 81-84. Publication de l'université Paris X.

**Amy M.** 2006. Les quatre questions de Tinbergen dans : Sophie Hamon et Mathieu Amy (coord.) *Linx, La cause : approche pluridisciplinaire*, 54, 27-34.

Hamon S. & **Amy M.** 2006. *La cause : approche pluridisciplinaire. Linx* 54.

**Communications orales sans actes dans un congrès international ou national (C-COM) :**

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.** 2015. Functions of female signals: the copulation solicitation and the mate sampling aid hypotheses in the domestic canary. *XXV International Bioacoustic Congress*. Murnau, Germany, 7-12<sup>th</sup> of September 2015.

**Amy M.**, Salvin P. & Leboucher G. 2015. Fonctions des signaux des femelles chez le canari domestique. *GDR d'éthologie*. Villetaneuse, France, 12-14<sup>th</sup> of October 2015.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.** 2015. Functions of female-specific vocalizations in a songbird. *UFA-DFH meetings. Workshop "Animal communication"*. Nanterre, France, 10-11<sup>th</sup> of October 2015.

Salvin P., Naguib M., Leboucher G. & **Amy M.** 2014. Les signaux des femelles canari *Serinus canaria* en réponse aux chants des mâles. *Colloque SFECA 2014*. Nanterre, France, 8-10<sup>th</sup> of July 2014.

- Amy M.**, Salvin P., Naguib M. & Leboucher G. 2014. Female canaries (*Serinus canaria*) use multimodal signals to solicit copulation. *UFA-DFH meetings: Workshop "Vocal communication"*. Seewiesen, Germany, 15 & 16<sup>th</sup> of December 2014.
- Ung D., Grenna M., **Amy M.**, Malacarne G. & Leboucher G. 2013. Eavesdropping and maternal investment in canaries. *IFE workshop – UFA-DFH meetings*. Nanterre, France, 2-4<sup>th</sup> of October 2013.
- Ung, D., **Amy**, M. & Leboucher, G. 2012. Studying personality over a long period in canaries. VIth european conference on behavioural biology. *"Personality and decision making" symposium*. Essen, Germany, 19-22 July.
- Ung, D., **Amy**, M. & Leboucher, G. 2012. Personality in canaries: is the behavioural syndrome consistent across the reproductive cycle? *Colloque SFECA*. "Open session". Saint Etienne, France, 9-11 May.
- Ung, D., **Amy**, M. & Leboucher, G. 2011. Effets d'audience chez le canari domestique *Serinus canaria*: les mâles modifient leurs interactions avec un tiers en présence de leur femelle. *Colloque SFECA 2011*. "Social behaviours" symposium. Tours, France, 17-18 May.
- Ung, D., **Amy**, M. & Leboucher, G. 2011. Audience effects in male domestic canaries (*Serinus canaria*). *Nanterre-Villetaneuse symposium*. Nanterre, France, 2 February.
- Ung, D., **Amy**, M. & Leboucher, G. 2010. Effects of mate/familiar audience on intra/inter sexual interactions in male domestic canaries (*Serinus canaria*). *V european conference on behavioural biology*. "Audience effect" symposium. Ferrara, Italy. 16-18 July.
- Ung, D., Garcia-Fernandez, V., **Amy**, M., Lacroix, A., Malacarne, G. & Leboucher, G. 2010. Effects of social context and individual traits on communication and reproductive strategies in domestic canaries. *Université Franco-Allemande (DFH)*, *"Behavioural paradigms" symposium*. Seewiesen, Germany, Seewiesen, 7-8 december.
- Amy M.**, Sprau P., de Goede P. & Naguib, M. 2010. Effects of personality on territorial signalling in the greats tits (*Parus major*). *European Conference on Behavioural Biology*. Ferrara, Italie, 15-18th of July 2010.

**Amy M.**, Sprau P., de Goede P. & Naguib, M. 2010. Effects of personality on territorial signalling: A playback experiment with radio-tagged greats tits. *6th Ecology and Behavior Meeting*, Tours, France, 12-16th of April 2010.

**Amy M.** & Naguib M. 2010. Effects of personality of radio-tagged greats tits on territorial signalling in a communication network. *5th topical meeting of the Ethologische Gesellschaft*. Berlin, Germany, 21st - 23rd February 2010.

Naguib M. & **Amy M.** 2009. Personality and territory defense in great tits. *ASAB Winter Meeting*, London, United Kingdom, 3d - 4th December 2009.

Naguib M. & **Amy M.** 2009 Effects of personality on territory defence in great tits. *Annual meeting of the Netherlands Society for Behavioural Biology*. Dalfsen, The Netherlands, 25-27th of November 2009.

**Amy M.**, Sprau P., de Goede P. & Naguib M. 2009. Effects of personality on vocal responses to alternating and overlapping playback in great tits. *International Bioacoustics Council*. Lisbon, Portugal, 14-18th of September 2009.

Naguib M. & **Amy M.** 2009. Effects of personality on song and territory defense in great tits. *ASAB Summer Meeting*, Oxford, United Kingdom, 2nd - 4th September.

Garcia-Fernandez V., **Amy M.**, Lacroix A., Malacarne G. & Leboucher G. 2009. Female canary differential allocation in eggs is influenced by eavesdropping on male-male singing interactions. *International Ethological Congress*. Rennes, France, 19-24th of August 2009.

**Amy M.**, Durant C. & Leboucher G. 2008. Eavesdropping and female canaries' preferences. *Annual meeting of the Netherlands Society for Behavioural Biology*. Dalfsen, The Netherlands, 26-28 novembre 2008.

**Amy M.** & Leboucher G. 2008. Les mâles canari observent clandestinement les interactions pour de la nourriture de leurs congénères. *5<sup>èmes</sup> journées du GDR d'éthologie*. Villetaneuse, France, 15 & 16 mai 2008.

**Amy M.**, Durant C. & Leboucher G. 2007. Change in female canaries' preferences during a cycle for songs previously heard in an interaction. *ASAB Summer Meeting*. Newcastle, U.K., 5-7 septembre 2007

**Amy M.** 2007. Temporalité dans les interactions sociales et l'écoute clandestine chez les oiseaux. *Journée d'étude interdisciplinaire : Temps Interaction Vocalité*, université paris 10 Nanterre, France, le 9 novembre 2007.

**Amy M.**, Monbureau M., Durant C., Gomez D., Théry M. & Leboucher G. 2007. Les femelles canari ne choisissent pas toujours les gagnants. *Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal*. Villetaneuse, France, 18-20 avril 2007.

**Amy M.** & Leboucher G. 2005. Visual eavesdropping in male domestic canary (*Serinus canaria*). Rencontres Scientifiques -Ecologie et Comportement- (C.E.B.C.), Chizé, France, 16-18 mars 2005.

**Amy M.** 2005. Les quatre questions de Tinbergen en Ethologie et la causalité. Journée interdisciplinaire sur la causalité à travers les sciences, université paris 10 Nanterre, France, le 20 juin 2005.

***Communications par affiche dans un congrès international ou national (C-AFF) :***

**Amy M.**, Salvin P. & Leboucher G., What are the functions of calls in female birds? *Animal linguistics: take the leap*. Paris, France, 17/06/19.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.**, Functions of female calls in birds, a review. *Colloque SFECA 2018*, Rennes, France, 19-21/06/18.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.**, Copie de choix de partenaire chez la femelle canari domestique (*Serinus canaria*) ? *Colloque SFECA 2017*, Gif-sur-Yvette, France, 15-17/05/17.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.**, Copie de choix de partenaire chez la femelle canari domestique (*Serinus canaria*) ? *Colloque SFECA 2017*, Gif-sur-Yvette, France, 15-17/05/17.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.**, Acoustic mate copying in the domestic canary (*Serinus canaria*)?, *European Conference on Behavioural Biology*, Université de Vienne, Vienne, Autriche, 12-15/07/2016.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.** 2015. Effects of the vocalizations of the female domestic canaries (*Serinus canaria*) on males and females. *Colloque SFECA 2015*, Université de Strasbourg, Strasbourg, France, 21-23<sup>th</sup> of April 2015.

Ung D., **Amy M.** & Leboucher G. 2013. Audience effects and dominance in canaries. *Colloque SFECA 2013*. Dijon, France, 19-22<sup>th</sup> of October 2013.

Garcia-Fernandez V., Malacarne G., Cucco M., Grenna M., **Amy M.**, Lacroix A. & Leboucher G. 2010. Does the partner's social rank affects egg testosterone allocation of the female? Complementary studies in two bird species. *European Conference on Behavioural Biology*. Ferrara, Italie, 15-18<sup>th</sup> of July 2010.

**Amy M.**, Sprau P., de Goede P. & Naguib M. 2009. Effect of personality on territorial responses to alternating and overlapping playbacks in the great tit (*Parus major*). *16th Benelux Congress of Zoology*. Wageningen, The Netherlands, 28-30<sup>th</sup> of October 2009.

Naguib M., Sprau P., de Goede P. & **Amy M.** 2009. Territory defense and bird personality. *International Ethological Congress*. Rennes, France, 19-24<sup>th</sup> of August 2009.

**Amy M.**, Flörcke C., van Oers K. & Naguib M. 2009. Personality and learning in great tits (*Parus major*). *International Ethological Congress*. Rennes, France, 19-24<sup>th</sup> of August 2009.

**Amy M.** & Leboucher G. 2008. 'Copulation Solicitation Trills' of female domestic canaries. *International Conference on Vocal Communication in Birds and Mammals*. StAndrews, Scotland, 31 Juillet - 2 Août 2008.

**Amy M.** & Leboucher G. 2008. Male and female domestic canaries respond differently during eavesdropping. *Fourth European Conference on Behavioural Biology*. Dijon, France, 18-20 juillet 2008.

**Amy M.** & Leboucher G. 2007. Les mâles canari écoutent clandestinement les interactions de leurs congénères. *Forum des Laboratoires et Entreprises en Sciences Cognitives*, Cité Universitaire de Paris, France, 13 avril 2007.

**Amy M.** & Leboucher G. 2006. Eavesdropping in male domestic canaries. 11<sup>th</sup> International Behavioral Ecology Congress, Tours, France, 23-29 juillet 2006.

Monbureau M., **Amy M.**, Durand C. & Leboucher G. 2006. Sing, don't fight: Female birds don't always prefer more dominant males. 11th International Behavioral Ecology Congress, Tours, France, 23-29 juillet 2006.

**Amy M.**, Monbureau M. & Leboucher G. 2006. Les femelles de canari domestiques observent-elles clandestinement pour choisir un partenaire ? Forum des Laboratoires et Entreprises en Sciences Cognitives, Cité Universitaire de Paris, France, 14 avril 2006.

**Amy M.**, Monbureau M. & Leboucher G. 2005. Visual eavesdropping and mate choice in female domestic canary. Animal Social Learning, St. Andrews, Ecosse, 15-18 juin 2005.

**Amy M.** & Leboucher G. 2004. Eavesdropping on visual cues in male domestic canary (*Serinus canaria*). Second European Conference on Behavioural Biology, Groningen, Pays-Bas, 29 août-01 septembre 2004.

Tanvez A., **Amy M.**, Leboucher G. 2003. Carotenoids, growth and immunity. A feeding experiment in canaries. Second European Conference on Avian Colour Vision and Coloration, Paris, France, 20-22 octobre 2003.

**Amy M.**, Tanvez A., Leboucher G. 2003. Effet du carotène sur le développement et l'immunité des jeunes du canari domestique. Colloque 'jeunes chercheurs en sciences cognitives', Paris, France, 18-20 juin 2003.

#### ***Autres productions (AP) :***

**Amy M.** 2019. Studying female signals in a passerine bird, the domestic canary. *Department f. Integrative Biologie u. Evolution*. Vienne, Autriche, 22 mai 2019.

Salvin P., Leboucher G. & **Amy M.** 2015. Functions of female signals: the mate sampling aid hypothesis in the domestic canary (*Serinus canaria*). Journée de la recherche UFR SPSE, UPOND, Nanterre, France.

Salvin P., Naguib M., Leboucher G. & **Amy M.** 2014. Multimodal signals of females canaries (*Serinus canaria*) in response to male songs. Journée de la Recherche UFR SPSE, UPOND, Nanterre, France.

Ung, D., **Amy, M.** & Leboucher, G. 2013. Audience effects in canaries. *Journées de la recherche de l'UFR SPSE*. Nanterre, France, 11 April.

Ung, D., **Amy, M.** & Leboucher, G. 2012. What drives the expression of audience effects in the domestic canary? *LECC symposium*. Nanterre, France, 18 September.

**Amy M.** 2010. Communication networks in songbirds. *Research Centre in Psychology at the Queen Mary University of London*. London, United Kingdom, 9th of June 2010.

Ung, D., **Amy, M.** & Leboucher, G. 2010. Influence of social information and individual traits on reproductive strategies in the domestic canary (*Serinus canaria*). *LECC symposium*. Nanterre, France, 29 October.

**Amy M.** 2009. Effets of 'personality' on learning and territory defense in the great tits. *Seminar of the department of Animal Population Biology, NIOO-KNAW*. Heteren, The Netherlands, 22th of September 2009.

**Amy M.** 2009. Do female canaries call to say I love you? *Seminar of the department of Animal Population Biology, NIOO-KNAW*. Heteren, The Netherlands, 17 mars 2009.

**Amy M.** 2008. Eavesdropping in the domestic canary *Serinus canaria*. *Seminar of the department of Animal Population Biology, NIOO-KNAW*. Heteren, The Netherlands, 28 octobre 2008.

**Amy M.** 2008. Utiliser les informations fournies par les interactions entre des congénères pour ajuster son comportement : études chez le canari domestique commun (*Serinus canaria*). *Laboratoire d'Ecologie et Neuro-Ethologie Sensorielles de l'université Jean Monnet à St Etienne*, le 18 janvier 2008.

### **Rayonnement et attractivité académiques :**

**Membre de sociétés savantes :** Membre de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (**SFECA**), de l'Association for the Study of Animal Behaviour (**ASAB**) et de Société de Neuropsychologie de Langue Française (**SNLF**).

### **Collaborations scientifiques :**

Sébastien Derégnaucourt, Université Paris Nanterre, LECD, France.

Doris Gomez, Muséum National D'Histoire Naturelles, Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité.

Gérard Leboucher, Université Paris Ouest Nanterre La Défense, LECD, France.

Marc Naguib, Wageningen University, Behavioural Ecology Group, Pays-Bas.(professeur invité en 2017).

Kees van Oers, , Netherlands Institute of Ecology, Department of Animal Ecology, Pays-Bas.

Marc Théry, Muséum National D'Histoire Naturelles, Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité.

**Expertises** (N = 17) pour les revues *Animal Behaviour*, *Behavioral Ecology*, *Current Zoology*, *Behaviour*, *Behavioural processes*, *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *Ethology* et examinateur de thèse.

Membre du **comité de sélection** des postes : 1) 16-MCF-4225-Neuropsychologie, psychologie cognitive et apprentissages, 2) 69 MCF-4287-Neurosciences, 3) 69 MCF-1572 Neurosciences.

Membre du **comité d'organisation et du comité scientifique du colloque SFECA 2014** dont l'organisation du symposium sur les différences individuelles avec Heïko Rodel.

Membre du jury des soutenances de mémoire du M2 Master d'Ethologie fondamentale et comparée (Paris 13) en 2014, 2019 et 2020.

**Interactions avec l'environnement social, économique et culturel :**

L'article publié dans PLoS ONE (Ung, D., Amy, M. & Leboucher, G. 2011) a fait l'objet de **vulgarisation scientifique** dans Futura Sciences par Bruno Scala : "Les canaries font leur show... et s'adaptent à leur public !".

[www.futura-sciences.com/fr/news/t/zoologie/d/les-canaris-font-leur-show-et-sadaptent-a-leur-public\\_32832/](http://www.futura-sciences.com/fr/news/t/zoologie/d/les-canaris-font-leur-show-et-sadaptent-a-leur-public_32832/)



L'article publié dans Animal Behaviour en 2008 (**Amy** et al. 2008) a également fait l'objet de **vulgarisation scientifique** dans l'ouvrage de Michèle Mira Pons « Etonnant bestiaire » chez acte sud junior, voir p24.

### **Encadrements :**

**Co-encadrement de thèse** (40%) avec Gérard Leboucher (60%) de Davy Ung de 2011 à 2014.

**Co-encadrement de thèse** (50%) avec Gérard Leboucher (50%) de Pauline Salvin de 2014 à 2018.

**Co-encadrement de thèse** (50%) avec Sébastien Derégnacourt (50%) de Camille Legal depuis septembre 2020.

### **Encadrement de Master 2 :**

- Pauline Salvin lors de son stage au LECD (Janvier-mai 2014) de M2 d'Ethologie (Paris 13).
- Celina Schmieder lors d'un stage recherche au LECD (novembre 2014) pour Ludwig Maximilians University Munich.
- Camille Legal lors de son stage au LECD (Janvier-mai 2020) de M2 d'Ethologie (Paris 13).
- Davy Ung lors de son stage au LECD (Janvier-mai 2010) de M2 d'Ethologie (Paris 13).

### **Encadrement de M1 :**

- Clémence Boustie lors de son stage au LECD (mars-avril 2021) de M1 d'Ethologie (Paris 13).
- Zoé Ménard lors de son stage au LECD (Avril-mai 2021) de M1 d'Ethologie (Paris 13).
- Garance Barbier lors de son stage au LECD (Avril-mai 2020) de M1 d'Ethologie (Paris 13).
- Laura Bonnet lors de son stage au LECD (Avril-mai 2019) de M1 d'Ethologie (Paris 13).
- Camille Legal lors de son stage au LECD (Avril-mai 2019) de M1 d'Ethologie (Paris 13).

- Pauline Salvin lors de son stage au LECD (Avril-mai 2013) de M1 d'Ethologie (Paris 13).
- Antony Branco-Lopes lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2014) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Nima Lamzaouek lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2015) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Alexandre Delaporte lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2015) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Flora Zucal lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2016) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Maëva Manet lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2016) de M1 Comportement Animal et Humain, université de Rennes 1.
- Julie Altiok lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2017) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Morgane Joly lors de son stage recherche au LECD (Avril-mai 2017) de M1 de psychologie (Paris 10).
- Olivier Delattre pour son stage (avril-juin 2005) de M1 d'éthologie de l'université Paris XIII Villetaneuse.
- Marie Monbureau durant son stage (octobre 2004 - juin 2005) de M2 de psychologie de l'université Paris X Nanterre.
- Françoise Rochette lors de son stage (avril-juin 2005) de M1 de psychologie de l'université Paris 10 Nanterre.
- Stéphanie Le Prieur durant un stage facultatif (avril-juin 2008) au L.E.C.C. de l'université Paris X Nanterre.

**Encadrement de licence :**

- Laura Dejou lors d'un stage facultatif au LECD (mai & juin 2010), licence de biologie Université Paris Orsay.
- Emilie Roubire lors d'un stage obligatoire au LECD (mars & avril 2016) de Licence de psychologie (Paris 10).
- Azélie Hazard lors d'un stage facultatif au LECD (juin 2015) de Licence de Sciences de la vie (Rennes 1).
- Chloé Lepas lors d'un stage facultatif au LECD (juin & juillet 2013) de Licence de psychologie (Paris 10).

- Célestine Robert lors d'un stage facultatif au LECD (juin & juillet 2018) de Licence de psychologie (Paris 10).
- Manon Lefèvre lors d'un stage facultatif au LECD (juin & juillet 2018).
- Laura Dumarché lors d'un stage facultatif au LECD (juin & juillet 2019), licence de biologie Université Paris Orsay.

### **Responsabilités administratives et scientifiques :**

**Membre du conseil de l'UFR SPSE** (sciences psychologiques et sciences de l'éducation) de 2014 à 2018.

**Membre du conseil du SCUIO-IP** (service commun universitaire d'information et d'orientation - insertion professionnelle) depuis 2020.

**Membre du CA de la SFECA** (Société Française pour l'Etude du Comportement Animal) de 2015 à 2018.

**Responsable de l'itinéraire pédagogique recherche** du Master 2 Psychologie Cognitive et Technologies, Neuropsychologie, Neurosciences de 2014 à 2019.

**Responsable de l'équipe pédagogique de sciences du vivant** (équipe de 4 enseignants) au **SUFOM** (service universitaire de formation des maitres) depuis 2011.

#### **Responsable des enseignements (UFR SPSE) :**

- **L1** : CM de Biologie générale de 2011 à 2020.
- **L3** : CM de Pathologies du système nerveux depuis 2013.
- **M1** : CM de Neurosciences depuis 2013.
- **M2 recherche** : Mémoires bibliographique et de recherche de 2014 à 2019.

#### **Responsable des enseignements (SUFOM) :**

- **L3** : Découvrir les sciences du vivant depuis 2020.
- **M1** : CM, TD et TP de sciences du vivant depuis 2011.
- **M2** : TD de didactique des sciences du vivant depuis 2014.