

UNIVERSITÉ PARIS-SUD

ÉCOLE DOCTORALE 419 :
BIOSIGNE

Laboratoire : Institut des Neurosciences Paris-Saclay

THÈSE DE DOCTORAT

SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTÉ

par

Clément CORNEC

Communication chez un oiseau à système socio-sexuel de type lek: Étude des signaux acoustiques et visuels pendant la parade des mâles d'outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata*

Date de soutenance : 28/05 /2015

Composition du jury :

Directeur de thèse :	Thierry AUBIN	DR (CNRS, UMR 9197, Univ. Paris-Sud XI)
Rapporteurs :	David REBY Leonida FUSANI	Senior Lecturer (Univ. of Sussex, Brighton, RU) PR (Univ. of Vienna, Vienne, Autriche)
Examineurs :	Fanny RYBAK Yves HINGRAT Nicolas MATHEVON Pierre LE MARECHAL	MC (UMR 9197, Univ. Paris-Sud XI) Chercheur (RENECO Wildlife Preservation) PR (Univ. Saint-Etienne) PR (UMR 9197, Univ. Paris-Sud XI)

Communication chez un oiseau à système socio-sexuel de type lek: Étude des signaux acoustiques et visuels pendant la parade des mâles d'outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata*

Dans un contexte de sélection sexuelle, les systèmes de communication permettant l'attraction et la stimulation du partenaire sexuel et la compétition entre individus du même sexe sont indispensables. Ceci est particulièrement vrai chez les espèces à système d'appariement polygyne de type lek, où les mâles rassemblés dans l'espace sont en compétition pour l'accès aux femelles. Chez notre sujet d'étude, l'outarde houbara nord-africaine les mâles réalisent des parades incluant des démonstrations visuelles et des vocalisations appelées booms, sur des sites espacés les uns des autres par des distances importantes dans un système qualifié de lek explosé. Notre objectif était d'étudier les systèmes de codage-décodage des informations exprimées durant la parade des mâles chez cette espèce. Nous avons démontré l'existence d'un codage de l'identité individuelle porté par des paramètres visuels et des paramètres acoustiques des vocalisations. Des associations significatives entre des paramètres des booms et des caractéristiques physiques et comportementales des mâles susceptibles de refléter leur qualité, ont également été mises en évidence. Ainsi, les mâles qui produisent les booms les plus graves avaient les masses les plus importantes et paraient le plus intensément. Lorsque des interactions agonistiques étaient simulées expérimentalement en diffusant des leures acoustiques, les mâles avaient des réponses comportementales différentes en fonction de la fréquence des booms diffusés. Ainsi le niveau fréquentiel des booms des autres mâles est effectivement perçu et décodé par les individus en compétition. Par ailleurs, plusieurs paramètres des booms sont génétiquement déterminés et héréditaires, et pourraient porter une information sur l'apparement entre individus. Certains paramètres sont également liés à la consanguinité des individus. Nous avons montré également que les booms sont particulièrement bien adaptés à la communication à grande distance. En effet, les booms sont de très basse fréquence, se propagent à des distances supérieures à 640 m, et les paramètres supportant le codage-décodage de l'information sont résistants à la propagation et produits de manière redondante. Enfin, les signaux acoustiques et des signaux visuels et semblent agir en synergie (multimodalité) ce qui pourraient améliorer l'efficacité de la communication à grande distance. Ainsi notre étude a démontré que des informations complexes sont transmises durant la parade des mâles au travers de signaux acoustiques et visuels au sein d'un réseau de communication à grande distance.

Mots clés: outarde houbara, lek explosé, comportement de parade, signal visuel, signal acoustique, basse fréquence, compétition intra-sexuelle, système de codage/décodage de l'information.

Projet d'accueil: Équipe de communications acoustiques, UMR 9197, Institut des Neurosciences Paris-Saclay, Université Paris-Sud Orsay, F-91405, France; Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco.

Communication in a lekking bird: study of visual and acoustic signals produced during male courtship of the North-African houbara bustard, *Chlamydotis undulata undulata*

In a context of sexual selection, the communication between individuals is essential to optimize both intra-sexual (competition between male) and inter-sexual (mate choice) processes. This is particularly true in species with lek mating systems, where both processes reach their full expression. The North African Houbara bustard, *Chlamydotis undulata undulata*, is a lekking bird where courting males aggregate in a so called ‘exploded-lek’, i.e. where aggregation is detectable only when mapped over a large area. During the breeding season, males perform a conspicuous and spectacular courtship including visual and acoustic (booms) signals. Our aim was to decipher the coding-decoding systems of the courtship in this species. We found that males can be individually discriminated on the basis of visual and acoustic parameters. The booms produced during the courtship are also related to males’ characteristics susceptible to reflect their quality. Individuals who produced the lowest frequency booms were those with the greatest weights and performed the highest intensity courtships. Playback experiment shows that the frequency content of the booms was perceived and decoded by males during agonistic interaction, leading to significantly different behavioural responses according to the frequency of the signals played back. Furthermore, several acoustic parameters of the booms are significantly heritable through genetic transmission and these parameters are also related to the level of inbreeding. Finally, we showed that the booms and the acoustic parameters supporting information are particularly well adapted to the transmission of information at long range as required in a long distance communication network constituted by an exploded lek. First, booms are of very low-frequency and propagate up to 640 m. Second, coding-decoding of information relies on sequentially redundant and propagation-resistant features. Third, acoustic signals are combined with visual signalling (multimodality) which may improve the long distance transmission of the information. This study brought evidence that complex information is conveyed by visual and acoustic signals during the courtship of males within a long distance network.

Key words: houbara bustard, exploded lek, courtship behaviour, visual signal, acoustic signal, low frequency vocalisation, sexual selection, male-male competition, coding-decoding process.

Je tiens à remercier tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de cette thèse. Il me sera très difficile de remercier tout le monde car c'est grâce à l'aide d'un nombre conséquent de personnes que j'ai pu mener à bien cette thèse. De ce fait, pardon à ceux que j'aurais oubliés indépendamment de ma volonté.

Je tiens tout d'abord à adresser mes remerciements à Son Altesse le Sheikh Zayed Bin Sultan Al Nahyan, fondateur de l'Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), un projet de l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC). J'adresse ainsi ma profonde gratitude à Son Altesse le Sheikh Mohammed Bin Zayed Al Nahyan, Prince Héritier d'Abou Dhabi et président de l'IFHC, ainsi qu'à Son Excellence Mohammed Al Bowardi, vice-président de l'IFHC pour leur concours.

L'ECWP est dirigée par RENECO for Wildlife Preservation et mes remerciements vont naturellement à Jacques Renaud, fondateur de RENECO, ainsi qu'à Frédéric Lacroix, directeur général, et Gwénaelle Levesque, directrice du projet ECWP, pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse.

Je souhaite remercier très fortement ces personnes sans qui cette thèse ne serait pas: mes directeurs de thèse, Fanny Rybak, Yves Hingrat et Thierry Aubin. Merci pour la confiance et la liberté accordée tant dans la réalisation des expériences que dans le développement de mes idées tout en me donnant un cadre et une ligne directrice solide. Merci pour votre engouement, votre enthousiasme, votre complémentarité et votre soutien. Merci pour tout le temps consacré (et je sais à quel point le vôtre est précieux) à répondre à mes innombrables questions, merci d'avoir toujours été disponibles. Un grand merci pour votre patience (notamment lors de la correction de mes longs écrits ainsi que pour ma tête dure de breton). Je terminerai, tout simplement, par vous remercier pour m'avoir permis de réaliser cette magnifique expérience et qui plus est dans d'excellentes conditions. Les superlatifs sont nombreux mais sincères. J'espère que l'on pourra rester en contact encore très longtemps...

Je remercie également mes rapporteurs, David Reby et Léonida Fusani, ainsi que l'ensemble des membres de mon jury et de mon comité de thèse, pour avoir pris le temps d'examiner mon travail: Nicolas Mathevon, Pierre Le Marechal, Laurent Nagle et Francesco Bonadonna.

Une thèse n'est généralement pas le fruit d'une seule et même personne mais la participation et le soutien de personnes extérieures sont des conditions sine qua non à son aboutissement. Je tiens donc à témoigner une très grande gratitude envers toutes ces personnes dont l'assistance a été une composante indispensable à la réussite de cette thèse.

Très grand merci à la booming team (Cécile et Mathieu) qui sont la pierre angulaire de ce projet, c'est aussi grâce à vous que tout a commencé. L'acquisition de toutes mes connaissances initiales, qui m'ont permises de devenir un chasseur émérite de boom sauvage, vous est due ; techniques de maniement du micro Gras, l'art du camouflage sous faux rocher, la track du bon candidat...

Énorme merci à ‘papa’ Thibault, là également ma thèse ne serait pas grand-chose sans ta présence et ton aide précieuse (et le mot est faible). Merci pour ton implication sans faille dans ce projet même si tu as fini par succomber au charme de la capture de mâle, les dieux du booming te le pardonneront. Merci pour toutes ces sorties ornitho et soirée chiro, guitare, ... et pour le partage de tes innombrables connaissances.

Un énorme merci à Maël, toi aussi une grande partie des manipulations te sont dues. Merci pour ta bonne humeur, pour les barres de rire, pour ta persévérance (malgré quelques siestes sous l’affut) et pour tous ces périple à travers le Maroc (pour ça je remercie également Simao et Mustapha).

Je tiens également à remercier pour leur aide au combien importante, Mustapha pour les enregistrements ainsi que Ahmed et Houcine pour les expérimentations menées sur Al Baten.

Un énorme merci à Alexandre Robert pour avoir participé à l’analyse des données, pour tous tes conseils avisés et pour ta disponibilité.

Je remercie chaleureusement toutes les personnes de l’ECWP, je ne suis pas prêt d’oublier toutes ces magnifiques rencontres que j’ai pu faire aux centres de Missouri et d’Enjil durant mes années de thèse.

Un grand merci à Gwen pour avoir toujours répondu présente à toutes mes sollicitations, merci pour ta gentillesse et ta disponibilité.

Merci à tous les membres du département écologie. Un grand merci à Sylvain et Éric pour leur accueil au sein de cette équipe, merci pour votre bonne humeur et d’avoir toujours tout mis en œuvre pour que la partie logistique de ma thèse se passe pour le mieux. Merci à tout les techniciens terrains pour leur participation à la prise de données et pour tous les bons moments partagés et il y en a eu beaucoup. Merci à tous, j’ai vraiment adoré vous côtoyer quotidiennement. Une pensée plus que chaleureuse pour tous les autres membres de l’écologie, au combien importante, qui s’affaire derrière leurs écrans (Aziz, Soufiane, ...).

Merci à tout le personnel du département incubation/rearing/élevage (Enjil et Missouri) ayant aidé aux divers enregistrements, merci pour toutes les discussions chaleureuses.

Merci à l’équipe de foot de Missouri pour ces parties sous 40°C.

Un grand merci à l’ensemble de ces personnes qui m’ont apporté leur aide et qui ont animé, durant ces dernières années, la vie quotidienne (extra-professionnelle) des deux centres: de manière non exhaustive, Christelle (pour ta sympathie, pour les ballades et pour ces mails en fin de mois témoignant de mon retard quant aux bilans mensuels), Léo (à ton tour champion), Jesse (thank you for all), Vincent (à bientôt à Trévignon), Clément (pour les sessions baguages), Yves (pour le air guitare sur le baby foot et les jeux de lumière du vendredi soir), Carole (pour ta gentillesse et tous nos délires), Alex (pour ta sympathie constante et pour l’initiation à l’entomologie), Jeff (pour tes conseils avisés), Mathieu (pour le partage de tes connaissances et tous ces bons moments partagés au bureau et en dehors), Nadia (pour ta gentillesse), Juan, Benoit, Johan (maximum intensité), Romain, Jérôme (Inglorious forever), Delphine, Marjorie, Chloé (un très grand merci pour votre aide lors des enregistrements et les nombreuses discussions), Yann, Anne, Charles, la famille Le Loch (plein de réussite pour la suite) et l’ensemble des vétérinaires, aux membres de l’élevage faucon, aux membres de l’équipe gestion et administration pour votre gentillesse et votre disponibilité (Isabelle, Jean Marc, Stéphane, ...), à toute l’équipe informatique (merci de m’avoir dépanné à plusieurs

reprises) et à toute les personnes de l'équipe maintenance (merci également de m'avoir aidé quand mon matos faisait des siennes).

Bien évidemment un énorme merci à tous les membres de l'équipe de Communications Acoustiques. Merci à tous les permanents (Isabelle, Hélène, Olivier, Chloé), merci pour votre grande richesse scientifique et humaine, pour toutes les discussions sérieuses ou non, partagées avec chacun d'entre vous, pour vos conseils toujours précieux, pour votre gentillesse et votre disponibilité de tous les instants. Merci à tous les thésards de cette équipe, Juliette qui aura été présente durant tout mon parcours, impossible de résumer toutes ces années de cohabitation tellement on aura partagé de bons moments, merci pour tout ça, je te souhaite bien évidemment et sincèrement le meilleur pour la suite; Juliana, désolé d'avoir torturé tes lapins et merci pour les sessions scotch et Shakira, et pas d'angoisse ta thèse va magnifiquement bien se passer ; Merci à Anjara pour ta bonne humeur quotidienne, je te souhaite bon courage pour la suite de ta thèse; Un grand merci à Nicole et Sandor, j'ai été plus que ravi de passer un petit bout de temps en votre présence. Un grand merci à Max et Sol. Merci à tous les étudiants croisés durant ces trois années au sein de l'équipe.

Tout simplement merci pour la convivialité et la bonne ambiance qui règne au sein de cette équipe. Je terminerais par des excuses pour avoir revisité tout le répertoire des plus grands artistes de la chanson francophone.

Merci à tous les autres thésards du laboratoire pour le soutien et le bon temps passé ensemble.

Merci à Tom Martin et Brian Preston pour la correction anglaise des articles.

Un grand merci, à toutes ces connaissances et rencontres magnifiques que j'ai pu faire en terre marocaine, pour votre hospitalité et gentillesse extraordinaire, merci de m'avoir fait découvrir et aimer ce pays et sa culture.

Je remercie également tous mes amis, ceux de BZH et d'ailleurs, de plus ou moins longue date, qui le sont restés malgré les distances importantes et les contacts qui l'ont été beaucoup moins. Merci pour votre soutien. A toutes ces personnes, scientifiques ou non, rencontrées au cours de ces années de thèse, avec qui j'espère garder le contact le plus longtemps possible. À ces magnifiques rencontres faites dans la capitale, merci pour le 'smile' apporté (pour la dédicace : 'rajoutons des années à notre vie mais surtout de la vie à nos années').

Je dédie cette thèse à toute ma famille, mes parents, ma sœur qui m'ont toujours encouragé dans tout ce que j'ai pu entreprendre et accepté de me voir m'éloigner ces dernières années. Merci pour tous ce que vous me donnez et m'apportez quotidiennement.

Au petit Axel.

Théodore Monod (1902 – 2000)



« La nature n'est ni morale ni immorale, elle est radieusement, glorieusement, amoral. »

« Il y a une certaine saveur de liberté, de simplicité... une certaine fascination de l'horizon sans limites, du trajet sans détour, des nuits sans toit, de la vie sans superflu. »

« Là-bas, c'est une nature dont nous exigeons un esclavage, une nature élaguée, mutilée, muselée, taillée, alignée, asservie ; ici, nous ne sommes que des hôtes, sans la moindre voix au chapitre, ignorés avec une sereine indifférence, ou provisoirement tolérés ; ici, ce n'est pas en notre honneur que fonctionne la machine et nous n'y sommes guère le centre du monde ; il est bon, parfois, de se l'entendre répéter par quelque coin de nature sauvage, vierge, et qui ne ment pas. »

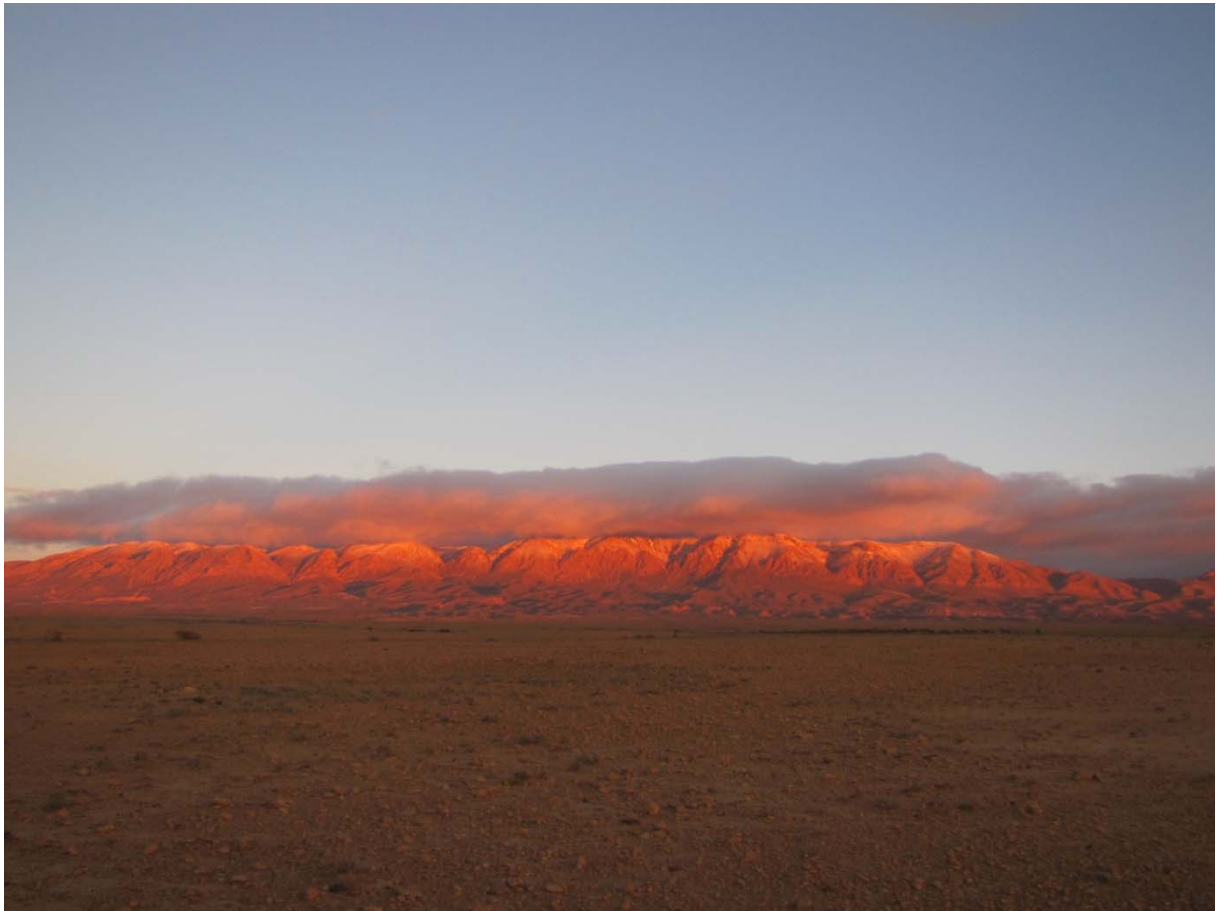
Introduction Générale	13
1. Sélection sexuelle	14
1.1. Systèmes d'appariement	15
1.1.1. La monogamie	15
1.1.2. La polygynie	16
1.1.2.1. <i>Le harem</i>	16
1.1.2.2. <i>La polygynie basée sur la défense des ressources</i>	16
1.1.2.3. <i>Le lek</i>	16
1.1.3. La polyandrie	18
1.1.4. La polygynandrie	18
1.2. Sélection inter-sexuelle pré-copulatoire	19
1.2.1. L'évolution des préférences des femelles	19
1.2.1.1. <i>Emballement fisherien</i>	19
1.2.1.2. <i>Théorie des « bons gènes »</i>	20
1.2.1.3. <i>La théorie des « good-genes as heterozygosity »</i>	21
1.2.1.4. <i>Compatibilité génétique</i>	21
1.2.1.5. <i>Biais sensoriel</i>	21
1.2.2. Les bénéfices des préférences	22
1.2.2.1. <i>Bénéfices directs</i>	22
1.2.2.2. <i>Bénéfices indirects</i>	22
1.3. Compétition intra-sexuelle pré-copulatoire	22
1.4. Mécanismes post-copulatoires	23
1.4.1. Sélection par les femelles	23
1.4.2. Compétition entre mâles	24
2. Communication dans un contexte de sélection sexuelle chez les oiseaux	24
2.1. Communication animale : généralités	25
2.2. Les signaux visuels	26
2.2.1. Les mécanismes à l'origine des couleurs chez les oiseaux	26
2.2.2. Les traits colorés	27
2.2.3. Les structures morphologiques	28
2.2.4. Les mouvements et les postures de parade	29
2.2.5. Signaux visuels multimodaux	30
2.3. Les signaux acoustiques	31
2.3.1. Les vocalisations des oiseaux : chants et cris	31

2.3.2. Codage de l'information et identité spécifique	32
2.3.3. Codage de l'information et identité de groupe	33
2.3.4. Codage de l'information et identité individuelle	33
2.3.5. Information sur la condition physique et physiologique	34
2.3.6. Information sur la constitution génétique	36
2.3.6.1. <i>Information sur le degré d'apparentement</i>	36
2.3.6.2. <i>Information sur le degré d'hétérozygotie</i>	37
3. Objectif de la thèse	37
Matériel et Méthode	41
1. Modèle d'étude	42
1.1. Taxonomie	42
1.2. Biologie	44
1.2.1. Aspect morphologique	44
1.2.2. Habitat	44
1.2.3. Régime alimentaire	45
1.2.4. Mouvements	46
1.2.5. Reproduction	47
1.2.5.1. <i>Système reproducteur</i>	47
1.2.5.2. <i>Du côté des mâles</i>	48
1.2.5.2. <i>Du côté des femelles</i>	51
1.3. Statut et conservation	54
2. Zones d'études	56
2.1. Expériences en milieu naturel	56
2.2. Expériences en captivité	58
3. Enregistrement des séquences de booms	60
3.1. Enregistrement en milieu naturel	60
3.1.1. Période d'enregistrement	60
3.1.2. Matériel d'enregistrement	60
3.1.3. Sélection des sujets à enregistrer	61
3.1.4. Installation des kits d'enregistrement	62
3.1.5. Durée des enregistrements	62
3.1.6. Conditions d'enregistrement	62
3.2. Enregistrement en captivité	63
4. Analyses acoustiques	64

4.1. Mesures dans le domaine fréquentiel	64
4.2. Mesures dans le domaine temporel	65
4.3. Estimation de la modulation de fréquence	65
5. Mesures de la durée des comportements de parade en milieu naturel	66
6. Mesures effectuées sur des individus captifs	66
7. Expériences de propagation	67
7.1. Signaux diffusés	68
7.2. Procédure de diffusion	68
7.3. Analyse des signaux propagés	69
7.4. Mesures climatiques et bruit de fond	69
8. Expériences de diffusion de leurres acoustiques et visuels	70
8.1. Signaux diffusés	70
8.1.1. Signaux acoustiques	70
8.1.2. Leurre visuel	71
8.2. Procédure de diffusion	72
8.3. Réponses comportementales mesurées	73
Résultats	75
Chapitre 1 - Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the houbara bustard.	76
Chapitre 2 - The meaning of Boom calls in a lekking bird: identity or quality information?	91
Chapitre 3 - Vocalizations carry information on kinship and individual inbreeding in a lekking bird	139
Chapitre 4 - Booming far: the long-range vocal strategy of a lekking bird.	163
Discussion	201
1. La parade: structure et niveaux d'information	202
1.1. Information spécifique	202
1.2. Information individuelle ou signal de qualité ?	203
1.2.1. Polymorphisme inter-individuel des signaux de la parade	204
1.2.2. Des paramètres conditions dépendants	204
1.2.3. Les mâles signalent-ils leur qualité plutôt que leur identité ?	205
1.2.4. Des signaux de qualité utilisés lors des interactions agonistiques entre mâles	206
1.3. Information sur l'apparentement	207
1.4. Information sur le coefficient de consanguinité	208

2. Transmission de l'information	209
2.1. Espace actif du signal	209
2.2. Un système de codage/décodage de l'information adapté à la communication grande distance	210
2.3. Position de l'émetteur	212
2.4. Rythme circadien de l'activité de parade	213
2.5. Signal multimodal : augmentation des probabilités de détection	213
Perspectives	215
1. Organes et mécanismes impliqués dans la production des booms	216
2. Les signaux visuels	217
3. Étude de la multimodalité	217
4. Un réseau de communication	218
5. Comparaisons inter-spécifiques	219
6. Quels enseignements pour la conservation de l'espèce ?	220
Références	221
Annexe	258

Introduction Générale



1. Sélection sexuelle

La sélection sexuelle a été définie par Darwin, dès 1859 puis en 1871 dans ses ouvrages « l'origine des espèces » et « la descendance de l'homme et la sélection sexuelle », comme un processus permettant: « l'évolution d'un caractère qui confère à l'individu qui le porte un avantage sur les autres individus de la même espèce et du même sexe à travers les processus liés à la reproduction uniquement ».

La sélection sexuelle peut être un facteur majeur d'évolution de certains traits héréditaires en apparence désavantageux pour la survie de l'individu. Les traits nommés caractères sexuels secondaires (traits morphologiques et/ou comportementaux), par opposition aux caractères sexuels primaires qui sont procréatifs (les organes génitaux), ne jouent pas un rôle direct et nécessaire dans l'acte de copulation mais peuvent conférer un avantage reproductif aux individus qui les portent, dans la compétition pour l'accès aux partenaires sexuels. Ces traits sont bien souvent sexuellement dimorphiques et sont également variables entre individus du même sexe.

Darwin distingue deux mécanismes moteurs à l'origine du processus de sélection sexuelle (1871): « La sélection sexuelle... dépend de l'ardeur, du courage, de la rivalité des mâles autant que du discernement, du goût et de la volonté de la femelle ».

Ainsi la sélection intra-sexuelle est le résultat de la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles et la sélection inter-sexuelle résulte du choix actif des femelles pour des mâles dont l'attractivité est souvent signalée par les caractères sexuels secondaires. Dans ces deux cas de figure, les femelles constituent la ressource limitante. Mais comment expliquer cette asymétrie entre protagonistes de sexe opposé menant majoritairement à une compétition entre mâles et à une sélection de la part des femelles ?

Il faudra attendre les travaux de Fisher (1915) et de Bateman (1948) pour apporter un élément de réponse au paradigme de l'asymétrie de la sélection sexuelle. Bateman (1948), lors d'une expérience menée sur des drosophiles, observa que les mâles sont non discriminants et que leur potentiel reproductif est limité par le nombre de femelles avec lequel ils s'accouplent. Les femelles, en revanche, ont un potentiel reproductif limité par la qualité des mâles avec lesquels elles s'accouplent. Il expliqua ces résultats par l'anisogamie qui se traduit par la production d'un nombre restreint de gamètes de grande taille, les ovocytes, avec une grande quantité de réserves par les femelles et d'un grand nombre de petits gamètes, les spermatozoïdes, pauvres en réserve par les mâles. Chez les mâles, le potentiel reproductif est

fonction du nombre de spermatozoïdes qui fécondent des ovocytes. Leur succès reproducteur est maximisé en produisant un grand nombre de zygotes. Chez les femelles, le potentiel reproductif est limité par le nombre d'ovocytes qu'elles produisent, et leur succès reproducteur est maximisé par la qualité des zygotes, ce qui souligne l'importance du choix du partenaire sexuel. Une dimension supplémentaire est apportée au principe d'anisogamie par Trivers en 1972 qui propose que la direction et la force de la sélection sexuelle soient liées à l'ensemble de l'investissement parental contribuant à la survie et à la valeur sélective de la descendance, comme par exemple, les soins parentaux tels que la couvaison, le nourrissage des jeunes et leur défense contre les prédateurs. Le sexe limitant est alors le sexe qui investit le plus dans la reproduction et les soins parentaux, et n'est pas systématiquement le sexe femelle. Cela fournit une base théorique explicative à l'évolution et au maintien de l'inversion des rôles entre les sexes: les mâles investissant d'avantage dans leur progéniture exercent un choix sur les femelles qui elles, sont en compétition pour l'accès aux mâles (Clutton-Brock & Vincent 1991).

1.1. Systèmes d'appariement

L'importance de la sélection sexuelle est fortement liée au système d'appariement au sein duquel la compétition entre individus du même sexe et le choix par les individus du sexe opposé s'expriment.

Au sens strict, le système d'appariement se définit comme le nombre de partenaires sexuels par individu au cours d'un épisode reproductif. Il est influencé par différents facteurs, telles la manière dont les individus accèdent à leurs partenaires reproducteurs, la durée des liens sociaux entre partenaires et l'implication relative de chaque sexe dans les soins parentaux (Reynolds 1996). On distingue 4 grandes catégories de systèmes d'appariement.

1.1.1. La monogamie

La monogamie sociale est l'appariement entre un mâle et une femelle. Si la relation sexuelle est exclusive entre les deux partenaires, la monogamie est également génétique (Gowaty 1996). L'association mâle-femelle peut être effective pendant une partie ou pendant toute la saison de reproduction, pendant plusieurs saisons de reproduction consécutives, voire pendant toute la vie des protagonistes. Les deux parents participent généralement de manière plus ou moins égale à l'élevage des jeunes. Si le sexe ratio n'est pas biaisé en faveur d'un sexe, tous les individus ont accès à la reproduction et, les pressions sélectives liées à la sélection

sexuelle sont moins fortes. Il peut exister un choix réciproque entre mâles et femelles, et les femelles peuvent dans certains cas exprimer de manière analogue des caractères sexuels secondaires (Clutton-Brock 2009; Kraaijeveld et al. 2007). La majorité des espèces d'oiseaux sont socialement monogames (90 %, Bennett & Owens 2002).

1.1.2. La polygynie

Dans les systèmes polygynes, les mâles s'accouplent avec plusieurs femelles et ne prennent généralement pas part aux soins des jeunes.

1.1.2.1. Le harem

Le harem (« Female defence polygyny » en anglais) est basé sur la défense d'un groupe de femelles par un mâle dominant détenant un quasi monopole sexuel sur les femelles du groupe (Emlen & Oring 1977).

1.1.2.2. La polygynie basée sur la défense des ressources

Dans un système polygyne avec défense de ressources (« resource based polygyny »), les mâles défendent et monopolisent des ressources concentrées, limitées et cruciales pour la reproduction, que les femelles réceptives viennent exploiter (Emlen & Oring 1977).

1.1.2.3. Le lek

Le terme Lek signifie « jeux » en suédois et a été utilisé pour la première fois par Selous (1906, 1907) lors de ses travaux sur le système social des Combattants variés *Philomachus pugnax*. Bien que peu commun, ce système polygyne est taxonomiquement répandu et concernerait 6% des espèces d'oiseaux (Höglund & Alatalo 1995; Ligon 1999; Sherman 1999). Selon Bradbury (1981), quatre critères importants sont requis pour définir ce système d'appariement:

- Les mâles sont agrégés spatialement dans des zones où se déroulent les comportements de parade.
- L'investissement des mâles dans la reproduction se limite à la fertilisation des femelles qui élèvent seules leurs jeunes.
- Le lek ne contient aucune ressource critique pour la reproduction des femelles.
- Les femelles peuvent choisir librement entre les mâles des leks leurs partenaires sexuels. Ce dernier critère a été largement débattu (Höglund & Alatalo 1995).

D'une manière générale, au sein d'un ou plusieurs leks, les femelles visitent plusieurs mâles avant de s'accoupler. Leur choix se base sur des caractéristiques morphologiques et comportementales (parades) des mâles et dans certains cas sur le choix effectué précédemment par d'autres femelles (phénomène de copiage).

Ainsi, le lek est caractérisé par l'existence d'une forte compétition entre mâles et par un choix très sélectif des femelles, engendrant une sélection sexuelle intense (Höglund & Alatalo 1995).

Les leks sont souvent classés en deux grandes catégories: les leks dit classiques et les leks dit diffus ou explosés (Höglund & Alatalo 1995). Dans le premier cas l'agrégation des mâles est dense, avec de faibles distances spatiales de l'ordre de quelques mètres entre les mâles. Cette structure spatiale se retrouve par exemple chez certains tétraonidés, limicoles et paradisiers (Höglund & Alatalo 1995). Dans le second cas, l'agrégation est plus lâche et les distances entre les mâles sont beaucoup plus importantes (Emlen & Oring 1977; Foster 1983; Oring 1982), de sorte que la structuration spatiale n'est souvent visible qu'après cartographie (Bradbury 1981). Ce système existe notamment chez une majorité d'espèces d'oiseaux de la famille otididae (Morales et al. 2001; Raihani et al. 2006).

Différentes hypothèses, non mutuellement exclusives, pourraient expliquer la formation et le maintien des leks (Bradbury 1981; Bradbury & Gibson 1983; Höglund & Alatalo 1995; Ligon 1999; Wiley 1991).

- Le modèle du hotspot (Bradbury & Gibson 1983): les mâles se regroupent au sein de zones de forte densité de femelles ce qui accroît la probabilité de rencontrer des femelles réceptives. Ces zones peuvent par exemple correspondre aux chevauchements de domaines vitaux de plusieurs femelles (Bradbury et al. 1986).
- Le modèle de la préférence des femelles (Bradbury 1981): l'agrégation des mâles est liée aux préférences des femelles pour des groupes de mâles plutôt que des mâles solitaires afin de minimiser les coûts associés à la recherche de partenaire et faciliter l'évaluation simultanée de plusieurs mâles. Ainsi le lek améliorerait la détectabilité des mâles reproducteurs et faciliterait l'orientation des femelles. La taille des leks est souvent corrélée au nombre de visites de femelles (Höglund & Alatalo 1995). Les visites simultanées de plusieurs femelles facilitent des comportements de copiage.
- Le modèle du hotshot (Beehler & Foster 1988): les mâles moins attractifs et/ou moins compétitifs s'aggrègent à proximité de mâles fortement attractifs appelés mâles 'hotshot' dans le but d'obtenir des copulations. Robel et Ballard (1974) ont montré que l'éviction

expérimentale des mâles dominants aboutissait à une déstructuration de l'agrégat chez le tétras des prairies *Tympanuchus cupido*.

Une version alternative de ce modèle et du modèle de la préférence des femelles a été proposée par Kokko et Lindström (1996), intégrant l'influence de la sélection de parentèle. Les mâles les moins attractifs pourraient augmenter la taille des leks en s'associant à un mâle 'hotshot' apparenté. Les femelles étant préférentiellement attirées vers les leks de taille conséquente, la fréquence des copulations augmente directement la valeur sélective des mâles choisis, et indirectement celle des mâles non-choisis via le transfert de gènes d'un individu apparenté (« inclusive fitness », mais voir Sæther 2002).

- Le modèle du « trou noir » (Clutton-Brock et al. 1992; Stillman et al. 1993): les femelles se déplacent entre les territoires des mâles et l'aggrégation spatiale est la structure qui augmente le plus les chances des mâles d'être visités par des femelles et de s'accoupler (Clutton-Brock et al. 1992).

1.1.3. La polyandrie

Dans ce système, les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles. Ce système d'appariement existe chez certaines espèces où le rôle des sexes est inversé telles plusieurs espèces de la famille des jacanidés (Butchart et al. 1999; Jenni & Collier 1972). Dans un cadre de polyandrie dite coopérative, une association stable entre une femelle et plusieurs mâles se met en place, suivant une hiérarchie sociale. Chaque mâle a l'opportunité de s'accoupler avec la femelle et participe à l'élevage des jeunes (Ligon 1999). Ce régime est peu commun: on le retrouve par exemple chez la buse des Galápagos *Buteo galapagoensis* (Delay et al. 1996; Faaborg et al. 1995). Les femelles peuvent monopoliser une ressource nécessaire aux mâles ou monopoliser directement les mâles qui deviennent la ressource limitante ou accepter des copulations avec de multiples partenaires (Emlen & Oring 1977).

1.1.4. La polygynandrie

Il s'agit d'un système communautaire de promiscuité sexuelle sans restriction où chaque individu, mâle comme femelle, se reproduit au sein d'une même saison de reproduction, avec plusieurs autres individus du sexe opposé. Il n'existe pas de règle quant à quel sexe va assurer les soins parentaux. On le trouve par exemple chez le moqueur des savanes *Mimus gilvus* en région tropicale (Botero et al. 2009), l'accenteur alpin *Prunella colaris* en région tempérée (Hartley et al. 1995) ou encore chez la tégalle de Latham *Alectura lathamii* endémique d'Australie (Elliot 1994).

Il est important de noter que monogamie, polygynie ou polyandrie strictes sont rares. Ainsi, chez les oscines, il existe peu d'espèces génétiquement monogames et les copulations hors-couple sont fréquentes (extra pair copulation - EPC) (Griffith et al. 2002). En fait, le système d'appariement génétique de nombreuses espèces socialement monogames et présentant un haut degré de fidélité au partenaire au cours de la saison de reproduction est plus proche de la promiscuité: mâles et femelles s'accouplent avec plusieurs partenaires (Edly-Wright et al. 2007; Houtman 1992; Kempenaers et al. 1999). Le taux de copulations hors-couples peut varier considérablement à la fois entre les espèces et entre les individus (Lehtonen et al. 2009; Poesel et al. 2006; Reudink et al. 2009). Chez les espèces en lek, on observe souvent un certain degré de polyandrie (paon bleu *Pavo cristatus*, Petrie et al. 1992; bécasseau roussâtre *Tryngites subruficollis*, Lanctot et al. 1997; Combattant varié, Lank et al. 2002). La polyandrie peut être favorisée chez ces espèces afin d'assurer un meilleur taux de fertilité (Krokene et al. 1998) et/ou d'obtenir des avantages génétiques conférés à la descendance (Bradbury & Gibson 1983). La polyandrie, suggérée chez le paon bleu, semble avoir évolué par le biais de la compétition entre femelles (Petrie et al. 1992).

1.2. Sélection inter-sexuelle pré-copulatoire

La sélection inter-sexuelle intervient lorsqu'une pression sélective est exercée sur les individus d'un même sexe par les choix effectués par les individus de sexe opposé. Dans la vision commune de la sélection sexuelle, ce sont les mâles qui sollicitent les femelles, et ce sont les femelles qui exercent un choix entre les mâles. Les femelles de gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca*, par exemple, évaluent jusqu'à neuf mâles chanteurs avant d'en sélectionner un en vue d'une copulation (Dale et al. 1990, 1992). Selon le système d'appariement de l'espèce, la sélection sera exercée par l'un des deux sexes, voire par les deux (Clutton-Brock 2007).

1.2.1. L'évolution des préférences des femelles

1.2.1.1. Emballément fisherien

Décrite par le mathématicien Ronald Aylmer Fisher, cette théorie permet d'expliquer l'évolution de caractères sexuels secondaires extravagants. L'hypothèse de l'emballément fisherien (run-away process, Fisher 1915, 1930) présuppose qu'il existe une covariation génétique entre un trait exprimé par les mâles et la préférence des femelles. L'héritabilité des caractères sexuels secondaires et des préférences sont les conditions *sine qua non* du

processus d'emballage fisherien (Kirkpatrick & Hall 2004; Mead & Arnold 2004; Pomiankowski & Iwasa 1998). À l'origine, un trait des mâles conférant un avantage et soumis à la sélection naturelle devient l'objet d'une préférence par les femelles. Au fur et à mesure des générations les allèles codant le trait conférant un avantage en termes de survie vont dominer dans la population au même titre que la préférence, déterminée génétiquement, des femelles pour le trait en question. Ainsi le trait favorisé initialement par la sélection naturelle devient également favorisé par la sélection sexuelle, et choisir un mâle portant le trait de préférence entraîne que ce trait sera transmis aux descendants mâles favorisant de fait un meilleur succès reproducteur. En conséquence, le poids de la sélection sexuelle s'accroît parallèlement à l'augmentation de la fréquence de la préférence au sein de la population (Andersson 1994; Kirkpatrick & Ryan 1991). Il s'ensuit une covariance positive entre les allèles codant pour des formes exagérées de préférence chez les femelles et des traits exagérés chez les mâles. En d'autres termes, le trait et la préférence s'ajoutent parallèlement. Le processus d'emballage fisherien se stabilise lorsque l'avantage reproductif est contre sélectionné par le désavantage en termes de survie (Kirkpatrick 1982; Lande 1981).

1.2.1.2. *Théorie des « bons gènes »*

La théorie des « bons gènes » (Trivers 1972), propose que des « ornements », c'est-à-dire des traits phénotypiques ou comportementaux, coûteux à produire et/ou à maintenir deviennent des cibles de choix des femelles (Andersson 1994). Ces préférences sont apparues au cours de l'évolution car ces traits sont le reflet de la qualité des mâles qui les portent (Johnstone 1995) et sont transmis à la progéniture. L'idée d'évolution de préférences pour des ornements désavantageux sera poussée plus en avant par Amotz Zahavi (1975, 1977) dans sa théorie du handicap. Les individus ayant une « qualité » génétique supérieure peuvent exprimer des traits coûteux (dits handicapants) pour leur survie, tandis que les individus de qualité moindre ne seraient pas en mesure d'exprimer de tels traits (Grafen 1990). Ces ornements sont qualifiés comme honnêtes car ils reflètent la qualité génétique du porteur qui pourra être transmise à la descendance. Les coûts associés à la production et au maintien du trait sont alors contrebalancés par les avantages gagnés en accédant préférentiellement à la reproduction.

La théorie de l'emballage fisherien et la théorie des bons gènes ont été opposées. Cependant certains auteurs suggèrent de ne pas faire la distinction entre ces deux théories (Eshel et al. 2000; Kokko & Monaghan 2001) et de les regrouper au sein du modèle Fisher-Zahavi.

1.2.1.3. La théorie des « good-genes as heterozygosity »

La théorie des « good-genes as heterozygosity » (Brown 1997, 1999) prédit que les caractères sexuels secondaires (ornements, parade) et l'hétérozygotie des mâles seraient corrélés. Sachant que les mâles hétérozygotes présentent un avantage reproducteur (qualité de la descendance, Höglund et al. 2002; Slate et al. 2000), selon Brown (1997, 1999) les « bons gènes » que les femelles recherchent lors de la sélection du partenaire seraient en fait l'hétérozygotie de ce dernier.

1.2.1.4. Compatibilité génétique

L'hypothèse de la compatibilité génétique avance que les femelles devraient s'accoupler avec les mâles les plus génétiquement dissemblables et/ou non apparentés, dont les allèles sont complémentaires des leurs, diminuant la probabilité des effets délétères associés à la consanguinité (Lynch & Walsh 1998) et augmentant la valeur sélective de la descendance (Kempnaers 2007; Mays & Hill 2004; Neff & Pitcher 2005; Tregenza & Wedell 2000; Trivers 1972; Zeh & Zeh 1996, 1997). Effectivement, le croisement entre individus consanguins augmente la probabilité d'association d'allèles récessifs transmis par chaque parent dans le génome de la descendance et donc le risque de leur expression. C'est la dépression de consanguinité ou dépression endogamique. A la différence des théories des « bons gènes » et des « good-genes as heterozygosity » selon lesquelles les bénéfices pour la progéniture sont fonction de la contribution haploïdique des mâles seuls, dans le cas de la compatibilité génétique les bénéfices résultent de l'association diploïdique du génotype du mâle et du génotype de la femelle.

1.2.1.5. Biais sensoriel

Une autre alternative expliquant l'évolution des préférences des femelles est le modèle de l'exploitation sensorielle ou du biais sensoriel (Endler & Basolo 1998; Ryan 1998; Ryan et al. 1990; Ryan & Rand 1990). La préférence des femelles pour certains ornements peut résulter de biais sensoriels préexistants qui auraient évolué sous des pressions de sélection associées à d'autres contextes que celui de la reproduction comme par exemple la recherche de nourriture ou l'évitement de prédateur (voir Endler & Basolo 1998 pour une description détaillée de l'origine des biais). Les mâles dont les traits ressemblent aux stimuli dont la perception est favorisée par le biais sensoriel chez les femelles seraient plus susceptibles d'attirer leur attention et pourraient bénéficier d'un succès reproducteur plus conséquent.

1.2.2. Les bénéfiques des préférences

1.2.2.1. Bénéfices directs

En étant sélectives, les femelles peuvent obtenir des bénéfiques directs correspondant à l'ensemble des avantages en termes de survie et de fécondité acquis par les femelles en fonction de leurs choix (Reynolds & Gross 1990). Les avantages peuvent être de divers ordres et concernent notamment : 1) les soins parentaux (Buchanan & Catchpole 2000; Hoelzer 1989; Keyser & Hill 2000), 2) l'accès aux ressources (Alatalo et al. 1986; Boggs 1995), 3) la protection contre les prédateurs (Gowaty & Buschhaus 1998; Trail 1985), 4) le pouvoir fertilisant (quantité et qualité spermatique, « functional fertility hypothesis », Møller 1992; Møller & Erritzøe 1998; Sheldon 1994), et 5) l'évitement de maladies sexuellement transmissibles et infections parasitaires (Borgia & Collis 1989; Clayton 1991a, b).

1.2.2.2. Bénéfices indirects

Chez de nombreuses espèces les femelles n'acquièrent ni territoire, ni protection et ni soins parentaux de la part des mâles dont souvent la seule contribution dans la reproduction est d'ordre génétique (« non-resource-based mating systems »). Dans ce cas, les femelles effectuent leurs choix sur la base de traits phénotypiques reflétant un caractère héritable de la qualité des mâles qui sera transmis à leurs descendants (Jennions et al. 2001; Kirkpatrick & Barton 1997; Møller & Alatalo 1999). Les bénéfiques concernent ainsi la valeur sélective de la descendance et peuvent être de divers ordres: 1) augmenter l'attractivité de la progéniture (théorie du « sexy sons »; Fisher, 1915, 1930), 2) augmenter la viabilité de la progéniture (Trivers 1972), 3) optimiser la diversité génétique afin d'éviter les risques liés à la consanguinité (Zeh & Zeh 1996, 1997) ou au contraire de réduire ceux associés à la dépression d'exogamie (« Outbreeding depression », Bateson 1983).

1.3. Compétition intra-sexuelle pré-copulatoire

La compétition se met en place lorsqu'une ressource est limitée dans le temps et dans l'espace. Dans un contexte de reproduction, les partenaires sexuels, généralement les femelles, constituent la ressource limitée pour les mâles en compétition.

La compétition peut se traduire par des affrontements directs. Dans ce contexte, l'évolution de caractères conférant un avantage défensif ou offensif, nommés armements, est favorisée. Ainsi les individus aux armements les plus développés ou les individus les plus gros, les plus forts, les plus motivés, les plus expérimentés sont plus à même de sortir victorieux des

confrontations et d'augmenter leur succès reproducteur (Bradbury & Vehercamp 2011). Chez les oiseaux, les confrontations physiques directes sont souvent rares et la compétition prend alors une forme plus subtile, à distance, sur la base de caractères (morphologiques, comportementaux) reflétant la condition physique, physiologique, motivationnelle, des individus et donc leur capacité compétitive. Le rôle de tels caractères est déterminant dans l'issue des interactions agressives puisque leur évaluation par les protagonistes permet d'estimer leurs chances de sortir victorieux de la confrontation et donc de décider s'ils doivent poursuivre ou éviter le conflit (Bradbury & Vehrencamp 2011). Ainsi plus la « capacité à combattre » des rivaux est analogue, plus ils interagissent, permettant une estimation plus précise jusqu'à la résolution du conflit par la rétraction d'un des individus (Enquist & Leimar 1983; Enquist et al. 1990). De la même manière que les armements, le succès reproducteur des individus est généralement fonction de l'expression des caractères reflétant leur capacité compétitive. En facilitant la résolution des conflits, les caractères permettent d'éviter toute dépense énergétique superflue et tout autre préjudice lié aux confrontations physiques directes.

La résolution de l'ensemble des conflits mène, *in fine*, chez un grand nombre d'espèces, à une structuration hiérarchisée linéairement (notion de statut ou de rang), régissant les futures interactions sociales (rôle de dominant et de dominé) entre les acteurs de la compétition (Appleby 1983; Bonabeau et al. 1996; Chase 1982, 1986; Dugatkin 1997; Hock & Huber 2007, 2009; Van Doorn et al. 2003). La hiérarchisation est la conséquence de la somme des interactions agonistiques successives impliquant l'ensemble des protagonistes en compétition pour les mêmes ressources.

1.4. Mécanismes post-copulatoires

Les systèmes d'appariement de type polyandre ou polygynandre ouvrent la voie à des mécanismes de sélection inter-sexuelle et de compétition entre mâles existant après la copulation (Birkhead & Møller 1998; Eberhard 1996).

1.4.1. Sélection par les femelles

Les femelles peuvent avoir une influence sur le sperme qui fertilisera leurs gamètes (Birkhead 1998; Birkhead & Pizzari 2002; Eberhard & Cordero 1995; Pizzari & Birkhead 2000; Wedekind 1994). Elles peuvent par exemple jouer sur le temps de copulation ou encore éjecter une partie ou la totalité du sperme reçu (Davies 1983; Pizzari & Birkhead 2000).

Le choix du partenaire continuerait dans les voies génitales (vagin, tubules de stockage, infundibulum, membrane périvitelline) de la femelle par une sélection des spermatozoïdes décrite sous le terme de choix cryptique (Thornhill 1983, 1984). La survie et la mobilité des spermatozoïdes sont sous le contrôle de diverses barrières physicochimiques et/ou immunologiques (leucocytes, anticorps anti-sperme) présentes dans le vagin et le col de l'utérus qui assureraient que la fertilisation soit effectuée par le sperme de certains mâles, en relation avec la compatibilité entre les gènes de la femelle et ceux du mâle (Birkhead et al. 1993; Zeh & Zeh 1997).

Certains auteurs suggèrent que la sélection maternelle pourrait également intervenir après la fécondation lors du clivage et de l'implantation du zygote, lors de la croissance embryonnaire (avortement) voir même lors de l'élevage des jeunes (infanticide sélectif, hypothèse de l'allocation maternel différentielle, Burley 1988; Sheldon 2000).

1.4.2. Compétition entre mâles

Après l'acte copulatoire, la compétition entre mâles persiste pour la fertilisation du ou des ovocytes durant un cycle de reproduction donné (Birkhead & Møller 1992). Il existe, tout d'abord, divers mécanismes permettant aux mâles d'empêcher les femelles de s'accoupler plusieurs fois (Simmons & Siva-Jothy 1998), comme par exemple les comportements de gardiennage, les bouchons à sperme, les dommages physiques sur le tractus génital femelle, le transfert d'inhibiteurs de la réceptivité des femelles ou de répulsifs vis-à-vis des mâles. Mais, la compétition a surtout lieu au niveau spermatique, au sein du tractus génital de la femelle (Birkhead & Møller 1998; Møller & Birkhead 1989; Parker 1970; Smith 1984). Elle se manifeste par l'ensemble des mécanismes physiologiques, biochimiques et/ou morphologiques conduisant à augmenter les chances d'un mâle de supplanter les autres mâles dans la fertilisation des ovocytes (Birkhead & Hunter 1990; Stockley 1997).

2. Communication dans un contexte de sélection sexuelle chez les oiseaux

Dans un contexte reproducteur, la mise en œuvre de systèmes de communication est un prérequis indispensable à l'attraction, la stimulation et le choix du partenaire (sélection inter-sexuelle), et à la compétition entre individus du même sexe (sélection intra-sexuelle).

2.1. Communication animale : généralités

L'ensemble des interactions animales reposent sur des échanges d'informations entre individus émetteurs et individus récepteurs dans le cadre de systèmes de communication. Ces systèmes de communication reposent sur la chaîne de transmission de l'information (Shannon & Weaver 1949), où un individu émetteur produit un signal, support physique de l'information, qui se propage dans le milieu et qui est perçu par un individu récepteur. Ce dernier va décoder le signal et interpréter l'information qu'il contient (Green & Marler 1979). Cela va induire une modification de l'état physiologique de l'individu récepteur et/ou l'expression de comportements au travers desquels il ajuste sa conduite, innée et/ou acquise, dans l'environnement qui l'entoure (Maynard Smith & Harper 2003). Les capacités à produire et décoder un signal sont dépendantes des capacités physiologiques et anatomiques des individus émetteurs et récepteurs, elles mêmes plus ou moins déterminées génétiquement. Comme le bénéfice pour l'émetteur est fonction de la réponse du récepteur, les propriétés sensorielles et cognitives du récepteur exercent de fortes pressions de sélection sur les propriétés du signal émis. Réciproquement, la sélection naturelle avantage les récepteurs capables de décoder l'information contenue dans le signal (Johnstone 1997). Une communication n'est pas exclusivement intra-spécifique mais peut également s'établir entre individus d'espèces différentes (exemple des alarmes inter-spécifiques, Bradbury & Vehrencamp 2011). Pour que la communication soit qualifiée de « communication vraie », il est nécessaire que les intérêts des individus qui communiquent convergent, c'est-à-dire que le partage d'informations bénéficie à l'émetteur et au récepteur (Simmons 2003).

L'expression de nombreux comportements fondamentaux impliquant la coopération de deux ou plusieurs individus, tels la recherche de nourriture, de partenaires sexuels, les comportements agonistiques, de dominance et territoriaux, les relations parent-jeune, l'évitement de prédateurs, l'expression d'un état émotionnel, impliquent la mise en œuvre de systèmes de communication (Bradbury & Vehrencamp 2011; Hauser 1997; Leroy 1979). En fonction du contexte dans lequel un signal est produit, un individu émetteur peut communiquer un large panel d'informations concernant ses caractéristiques propres comme, de manière non exhaustive, son identité spécifique, de groupe, individuelle, son sexe, son âge, sa toxicité et/ou palatabilité, son statut social, sa masse corporelle, son état de santé, sa réceptivité reproductive, son état physiologique et émotionnel, sa localisation, etc. Des informations concernant l'environnement peuvent aussi être échangées, comme par exemple

la présence de prédateur ou de nourriture, d'eau, de refuge ou d'autres ressources, etc. (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Les signaux de communication relèvent de cinq catégories physiques: les signaux tactiles, chimiques, visuels, électriques et acoustiques/vibratoires. Chaque catégorie possède des propriétés physiques de transmission propres en termes de directionnalité, de rayon d'action, de localisation, de durée et de persistance. Au sein du règne animal, les systèmes de communication et les signaux mis en œuvre sont très diversifiés. Leur évolution a été conditionnée par des pressions sélectives liées à des contraintes intrinsèques (comme par exemple la morphologie ou l'anatomie de l'émetteur), des contraintes extrinsèques abiotiques (le milieu : air, eau, l'habitat ; fermé, ouvert) et biotiques (prédation, parasitisme), propres à chaque taxon (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Chez les oiseaux, la communication entre individus conspécifiques dans un contexte de sélection sexuelle repose en grande partie sur deux canaux sensoriels privilégiés: le canal visuel et le canal acoustique.

2.2. Les signaux visuels

2.2.1. Les mécanismes à l'origine des couleurs chez les oiseaux

Un signal lumineux est caractérisé par différents paramètres: sa brillance correspondant à l'intensité du signal lumineux, sa teinte correspondant à la longueur d'onde ou fréquence de la lumière et sa saturation correspondant à la pureté de la fréquence dominante. Le spectre visible des oiseaux est plus large que celui de l'homme puisque les oiseaux sont sensibles aux rayonnements ultraviolets contrairement à l'œil humain qui les filtre avant qu'ils atteignent les photorécepteurs (Cuthill et al. 2000; Hart 2001; Ödeen & Håstad 2003). Chez les oiseaux, il existe deux mécanismes physiques, qui peuvent agir seuls ou de façon combinée, à l'origine de la production des couleurs: la coloration pigmentaire et la coloration structurale.

La coloration pigmentaire repose sur la présence, au niveau du plumage ou des parties nues des oiseaux de molécules qui absorbent certaines longueurs d'onde et en transmettent d'autres (Stradi et al. 1995). Les caroténoïdes et la mélanine sont les plus répandus chez les oiseaux (Fox & Vevers 1960; Griffith et al. 2006), mais d'autres pigments telles les porphyrines peuvent également avoir un rôle particulier dans la communication (Bradbury & Vehrencamp 2011). Les couleurs jaune, orange, rouge, noire et blanche sont d'origine pigmentaire, et plus rarement les couleurs bleu et verte.

La coloration structurale est créée par l'interaction physique entre la lumière et des microstructures situées au sein du tégument (au niveau des écailles, des plumes et de la peau) qui altèrent les propriétés de réflexion de la lumière selon leur indice de réfraction (Prum & Torres 2003). Les ultraviolets, le bleu, le violet et le turquoise, ainsi que les couleurs iridescentes (couleurs changeantes avec l'angle d'incidence et selon l'éclairage, Land 1972; Osorio & Ham 2002) ont la plupart du temps une origine structurale chez les oiseaux (Auber 1957).

2.2.2. Les traits colorés

Chez les oiseaux, les colorations pigmentaires et structurales peuvent véhiculer des informations primordiales dans un cadre de sélection sexuelle. Les traits colorés peuvent également être caractérisés par leurs caractéristiques spatiales incluant par exemple leur taille, leur forme, les motifs et les contrastes de coloration.

De nombreuses études ont démontré que les traits colorés à base de caroténoïdes peuvent être des indicateurs honnêtes de la condition et de l'immunocompétence des individus puisque leur expression est grandement influencée par divers stress environnementaux (stress alimentaire, infection parasitaire) (Hill & McGraw 2006). En effet, les caroténoïdes, qui ont également des propriétés anti-oxydantes, sont associés au fonctionnement de certaines composantes du système immunitaire et sont impliqués dans la croissance embryonnaire (Bendich & Olson 1989; Chew & Park 2004). Dans la mesure où ils ne sont pas synthétisables par les vertébrés (exception voir Moran & Jarvik 2010) et sont disponibles en quantité limitée dans la nourriture, il existe un compromis entre leur allocation dans l'élaboration d'un signal coloré ou dans le système immunitaire ou pour un processus de détoxification (Von Schantz et al. 1999). Il a aussi été montré que dans certains cas les couleurs mélaniques pouvaient être influencées par la condition nutritionnelle des individus (Poston et al. 2005; Veiga & Puerta 1996). Il existe par ailleurs, entre individus, un dimorphisme de zones ou de tâches mélaniques du plumage reflétant le statut de dominance des mâles, on parle dans ce cas de « badge de statut » (Dawkins & Krebs 1978; Rohwer 1975). La taille de ces badges de statut est positivement corrélée avec le taux de testostérone circulant (Bokony et al. 2008; Ducrest et al. 2008; Gonzalez et al. 2002; Strasser & Schwabl 2004), taux influençant également les comportements agressifs des individus. Une étude a également montré que chez la mésange charbonnière, la taille du badge dépend de la charge parasitaire (Fitze & Richner 2002). Enfin, le maintien des couleurs structurales semble également être dépendant de la condition nutritionnelle des individus au moment de la mue

(Keyser & Hill 1999; McGraw et al. 2002) et de la charge parasitaire (Doucet & Montgomerie 2003; Hill et al. 2005). Par ailleurs, l'expression de marques colorées a été corrélée chez certaines espèces à la dominance (Senar 1999), la viabilité (Sheldon et al. 1999), la qualité du territoire (Keyser & Hill 2000), l'investissement parental (Hill 1991; Siefferman & Hill 2003; Silva et al. 2008). Ainsi à travers un choix basé sur ces traits colorés, les femelles pourraient obtenir des bénéfices directs et des bénéfices indirects (Siefferman & Hill 2003; Silva et al. 2008) et de nombreuses études montrent que les mâles les plus colorés ont un succès reproducteur plus important (Blount et al. 2003; Hill 1991; Johnsen et al. 1998; Siefferman & Hill 2003). La taille du badge peut également être un critère de choix pour les femelles (exemple du merle bleu de l'Est *Sialia sialis*, Siefferman & Hill 2003). Chez les espèces à lek, l'expression de traits colorés, cibles de la sélection inter-sexuelle, est liée à différents paramètres de la condition des mâles, comme les défenses immunitaires ou encore la taille ou le poids (Doucet & Montgomerie 2003; Stein & Uy 2006).

Chez de nombreuses espèces, les interactions agonistiques aussi sont modulées par des traits colorés (Alonso-Alvarez et al. 2004; Mateos & Carranza 1997; Rémy et al. 2010) reflétant la dominance ou la capacité compétitive des individus (Pryke et al. 2001). Les individus portant les plus grands badges de statut pourraient ainsi avoir un avantage lors des interactions agonistiques (Gonzalez et al. 2002; Møller 1987, 1988; Studd & Robertson 1985).

La coloration du plumage pourrait également véhiculer des informations sur l'identité spécifique, de groupe ou individuelle, le degré d'hétérozygotie, le sexe ou encore l'âge des individus (Dale et al. 2001; Doucet & Meadows 2009; Foerster et al. 2003).

2.2.3. Les structures morphologiques

D'autres types de signaux visuels peuvent être utilisés comme indicateurs de qualité dans un cadre de sélection sexuelle. C'est le cas d'ornements coûteux à développer lors de l'ontogenèse, ou affectant l'aérodynamisme (Andersson 1994; Møller & Höglund 1991; Parsons 1990; Tazzyman et al. 2013). Ainsi, chez de nombreuses espèces la présence de rectrices exagérément développées semble résulter de la sélection sexuelle. La queue a un rôle primordial dans la locomotion et une taille de rectrices exagérée réduit l'efficacité des individus dans les déplacements pour rechercher la nourriture et/ou pour échapper aux prédateurs. La taille de la queue peut refléter divers aspects de la qualité des individus comme chez la sterne de Dougall *Sterna dougallii*, où la taille des rectrices est corrélée avec l'âge et la masse corporelle des individus (Palestis et al. 2012). L'expression de cet ornement est condition-dépendante, et est un critère de choix pour les femelles (Andersson 1982; Palestis et

al. 2012; Pryke et al. 2001; Pryke & Andersson 2002, 2005; Tazzyman et al. 2013) et est impliquée dans la compétition mâle-mâle (Savalli 1994).

Chez les espèces en lek, l'expression de traits morphologiques comme la taille de la queue ou des ergos, peut être liée aux défenses immunitaires (Bucholz 1995; Von Schantz et al. 1996), à la taille ou au poids des individus (Andersson 1989), ou encore à leur succès reproducteur (Andersson 1989, 1992; Endler et al. 2010; Ligon et al. 1998; Mateos & Carranza 1995; Von Schantz et al. 1989).

2.2.4. Les mouvements et les postures de parade

Une dernière catégorie de signaux visuels regroupe tous les mouvements, postures et/ou gestuelles produits au cours de la parade nuptiale de nombreuses espèces d'oiseaux. Définie par Darwin (1871) comme étant la capacité à répéter de manière intense des mouvements comportementaux qui requièrent un investissement énergétique considérable, les coûts associés à leur production leur font jouer un rôle important dans la sélection sexuelle (Vehrencamp et al. 1989). La vigueur de la parade est liée à la condition physique et/ou physiologique des individus (Bradbury & Vehercamp 2011; Byers et al. 2010) et seuls ceux en bonne santé, ou se trouvant dans des conditions nutritionnelles optimales, pourront supporter les dépenses énergétiques imposées par un comportement de parade soutenu et les coûts additionnels induits par une diminution du temps consacré à la recherche alimentaire (Costa & Macedo 2005; Cotton et al. 2004; Cowles & Gibson 2015). Ainsi, la variance inter-individuelle de ces traits comportementaux est souvent supérieure à celle des traits morphologiques (Nooker & Sandercock 2008) et les femelles choisissent préférentiellement les mâles dont l'activité de parade est intense (Byers et al. 2010; Tazzyman et al. 2013).

De plus la réalisation de mouvements complexes requiert une coordination motrice très précise, proche des limites autorisées par les caractéristiques anatomiques et physiologiques des individus (Barske et al. 2011; Clark 2009). Ces mouvements complexes nécessitent la bonne condition physique des individus. Ils nécessitent également l'utilisation des systèmes sensoriels, neurologiques et musculo-squelettiques dont le développement juvénile est sensible au stress physiologique (Bradbury & Vehercamp 2011). C'est pourquoi, la performance motrice est souvent liée à la survie des individus, comme notamment leurs capacités à échapper aux prédateurs et à rechercher de la nourriture (Byers et al. 2010). Ainsi les performances motrices des mâles ont été considérées comme reflétant leur condition et leur qualité, et seraient souvent utilisées comme critère de choix par les femelles (Byers et al. 2010). Enfin, chez de nombreuses espèces à lek, l'expression de mouvements et postures de

parade est souvent corrélée à la masse (Alonso et al. 2010; Morales et al. 2003), à la condition physiologique (Barske et al. 2011), ou encore de l'âge des individus (Alonso et al. 2010). Il a également été montré que le taux de parade était corrélé à la qualité spermatique (proportion de spermatozoïdes motiles) des individus chez le grand tétras *Tetrao urogallus* (Mjelstad 1991).

Ainsi les performances motrices des mâles, la complexité (Barske et al. 2011; Fusani & Schlinger 2012), la fréquence et l'intensité des parades (Coleman et al. 2004; Durães et al. 2009; Fiske et al. 1998; Höglund & Lundberg 1987; Patricelli & Krakauer 2010; Vehrencamp et al. 1989) ont été considérées comme reflétant leur condition et leur qualité, et seraient souvent utilisées comme critère de choix par les femelles (Byers et al. 2010).

2.2.5. Signaux visuels multimodaux

Un nombre grandissant d'études mettent en évidence que le choix des femelles peut être basé sur plusieurs signaux visuels combinés lors des parades complexes (Zanollo et al. 2013). Les comportements de parade sont ainsi souvent associés à des patches de coloration sur les parties du corps en mouvement permettant d'attirer d'avantage l'attention des femelles (Galván 2008). Chez les espèces en lek, de nombreux traits visuels des mâles sont souvent associés à un nombre plus important de copulation: la coloration du plumage et les performances de la parade chez le manakin à col d'or *Manacus vitellinus* (Barske et al. 2011; Fusani & Schlinger 2012; Stein & Uy 2006), la taille ou la symétrie des ornements et l'intensité de parade chez la grande outarde *Otis tarda* (Alonso et al. 2010; Morales et al. 2003), chez l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* (Jiguet & Bretagnolle 2014) et chez l'euplecte de Jackson *Euplectes jacksoni* (Andersson 1989, 1992), la coloration du plumage et des caractéristiques de traits ornementaux chez le jardinier satiné *Ptilonorhynchus violaceus* (Doucet & Montgomerie 2003). Ces multiples traits pourraient refléter différents aspects de la qualité des mâles et offrir ainsi plusieurs informations (hypothèse du message multiple, Candolin 2003; Hebets & Papaj 2005) ou alors refléter un seul aspect de manière redondante (hypothèse du signal redondant, Candolin 2003; Hebets & Papaj 2005; Kervinen et al. 2015). Par ailleurs, un signal pourrait améliorer la détectabilité d'un second signal (hypothèse du signal amplificateur Candolin 2003; Hebets & Papaj 2005) comme on peut l'envisager chez la grande outarde (Olea et al. 2010).

2.3. Les signaux acoustiques

2.3.1 Les vocalisations des oiseaux : chants et cris

D'un point de vue physique un signal acoustique correspond à une perturbation mécanique transitoire des molécules du milieu sous forme d'ondes induisant des alternances successives de pressions élevées (augmentation de la densité des molécules) et faibles (diminution de cette densité) au cours de leur propagation (Lefebvre 1994). Un son peut être caractérisé par trois variables principales, l'amplitude, la fréquence et le temps, qui servent de support au codage de l'information dans le signal.

Les vocalisations produites par les oiseaux sont usuellement classées en deux catégories: les chants et les cris, termes les plus souvent retenus dans la littérature. Cette distinction est d'ordre taxonomique, la production de chants étant plutôt considérée comme la particularité des oscines (ou oiseaux chanteurs), groupe de l'ordre des passeriformes. Les chants diffèrent des cris par leurs complexités syntaxiques, bien que cela ne soit pas toujours le cas (exemple du chant de la cisticole des joncs *Cisticola juncidis*, McGregor et al. 1990). De plus contrairement aux cris déterminés généralement génétiquement, la production de chant résulte d'un processus d'apprentissage préalable, caractéristique différenciant les oscines des autres espèces d'oiseaux (Kroodsma & Miller 1996). Les psittaciformes (perroquets) et les trochiliformes (colibris) produisent également des vocalisations apprises par imitation (Baptista & Schuchmann 1990; Gaunt et al. 1994; Pepperberg 1994). Les chants sont généralement produits dans un contexte territorial. Ils jouent un rôle majeur dans l'attraction et la stimulation des partenaires sexuels (Catchpole & Slater 2008). Les cris peuvent être de contact ou de séparation, de rassemblement, de menaces, d'alarme, de détresse, indiquant une source de nourriture, d'eau ou un perchoir sûr et favorable, ect. Les vocalisations non apprises, produites durant la saison de reproduction et remplissant des fonctions similaires aux chants sont également considérées comme des cris. Ces cris, à l'instar des chants, sont plutôt l'apanage des mâles, tout au moins dans les régions tempérées.

Des études pionnières ont montré l'importance des signaux acoustiques dans la compétition sexuelle, et notamment dans la défense du territoire. Des mâles ont été retirés de leurs territoires respectifs et remplacés par des haut-parleurs diffusant leurs chants. Ces territoires sont restés d'avantage vacants pendant la durée de la diffusion des chants tandis que les territoires sans haut-parleur étaient régulièrement visités par d'autres mâles (chez le bruant à gorge blanche *Zonotrichia albicollis*, Falls 1988; le rossignol progré *Luscinia luscinia*, Goransson et al. 1974; la mésange charbonnière *Parus major*, Krebs 1977). Par ailleurs, les

territoires de mâles de carouge à épaulettes *Agelaius phoeniceus* rendus muets, par une incision dans les sacs aériens, étaient d'avantage visités par des mâles intrus (Peek 1972). De nombreuses études ont par la suite corroborés ces résultats, et il est dorénavant admis que les chants, ou des vocalisations correspondantes chez les non-oscines, sont des manifestations intégrantes du comportement territorial chez les oiseaux. Le rôle des vocalisations dans l'attraction du partenaire a été montré de manière expérimentale, par exemple par Eriksson & Wallin en 1986 chez le gobe-mouche noir. Après avoir capturé les couples installés et ré-introduit uniquement les femelles sans les mâles, les auteurs ont placé des nichoirs contenant ou non des haut-parleurs diffusant les chants de mâle. Les nichoirs contenant des haut-parleurs étaient d'avantage visités par les femelles.

Les pressions de sélection s'exerçant sur les vocalisations liées à la compétition entre individus du même sexe d'une part et au choix par les individus du sexe opposé d'autre part ont favorisé la sélection de signaux sonores codant des informations permettant d'optimiser le succès reproducteur des émetteurs et récepteurs des deux sexes (Catchpole 1982, 1987, 2000). Les vocalisations peuvent ainsi porter des informations sur l'identité spécifique, de groupe et/ou individuelle de l'émetteur, sur le sexe, l'âge, la condition physique, neurologique et physiologique, la constitution génétique, la motivation, l'état émotionnel, etc.

2.3.2. Codage de l'information et identité spécifique

Les coûts associés à une mauvaise discrimination entre individus conspécifiques et hétérospécifiques se traduisent notamment par une perte de temps et d'énergie en réponses agonistiques dirigées envers des individus ne représentant pas une menace réelle pour la ressource défendue (territoire, partenaire) et la production d'une progéniture hybride non viable (West-Eberhard 1983). Ces coûts exercent ainsi une pression de sélection intense à la fois chez l'émetteur et le récepteur sur la transmission et la perception sans ambiguïté de signaux transmettant une information sur l'identité spécifique. Par ce fait, d'une espèce à l'autre, il existe une très grande diversité de structure entre les signaux acoustiques exprimés. La reconnaissance spécifique se traduit par une absence de réponse envers les chants ou les cris émis par des individus hétérospécifiques, minimisant ainsi les interactions et maintenant une barrière reproductive entre taxons sympatriques phylogénétiquement proches, comme cela a été démontré chez plusieurs espèces (Catchpole & Salter 2008). La forme des syllabes, la longueur des notes, la gamme fréquentielle, ou encore la modulation de fréquence sont des paramètres acoustiques codant l'information sur l'identité spécifique chez divers espèces

(Becker 1982; Beletsky et al. 1980; Brenowitz 1982; Dabelsteen & Pedersen 1992, 1993; Mathevon & Aubin 2001).

2.3.3. Codage de l'information et identité de groupe

Il existe des variations vocales entre groupes au sein d'une même espèce. Les variations peuvent être d'origine génétique et apparaître à la suite d'une adaptation locale conférant un bénéfice pour la valeur sélective des individus. Par exemple, une structure acoustique répondant aux contraintes de propagations imposées par le milieu peut se mettre en place (Seddon 2005). Ces variations géographiques permettent aux femelles d'identifier les mâles appartenant à leur population et de s'apparier préférentiellement avec ces mâles, favorisant ainsi le maintien et le développement de l'adaptation. Les variations peuvent également être d'ordre culturelle, conséquence des processus d'apprentissage des chants: on parle alors de dialectes (Catchpole & Slater 2008; Kroodsma 1996, 2004; Lemon 1975; Mundinger 1982; Thielcke 1969). Les dialectes seraient notamment impliqués dans les interactions territoriales. En effet, chez de nombreuses espèces, la diffusion de chants d'une population éloignée induit une réponse comportementale moins forte de la part des mâles que la diffusion de leur propre dialecte (exemple du bruant à couronne blanche, Baker et al. 1981; Milligan & Verner 1971; Petrinovich & Patterson 1981; du bruant proyer *Miliaria calandra*, McGregor 1983; du cardinal rouge *Richmondena cardinalis*, Lemon 1967; de la grive mauvis *Turdus iliacus*, Bjerke 1984). L'hypothèse est que les femelles sélectionneraient préférentiellement les mâles issus de leur propre population (Catchpole & Slater 2008; Wright & Dorin 2001), ces derniers constitueraient donc une menace plus grande que les mâles étrangers (Rothstein & Fleischer 1987).

2.3.4. Codage de l'information et identité individuelle

Une signature individuelle est favorisée notamment par l'idiosyncrasie neurologique, morphologique et/ou physiologique impliquée dans la production des signaux qui tend à générer des signaux dont les caractéristiques sont propres à chaque individu. La reconnaissance individuelle dépend également des capacités du récepteur à percevoir les variations individuelles et à discriminer parmi les signaux produits par différents individus (Tibbetts & Dale 2007). Une large littérature documente l'existence d'une discrimination vocale individuelle chez de nombreuses espèces d'oiseaux (Falls 1982; Catchpole & Slater 1995) et la valeur sélective associée dans la reconnaissance entre partenaires sexuels ou dans un contexte de territorialité (Catchpole & Slater 2008; Ratcliffe & Otter 1996). Par exemple,

l'information sur l'identité individuelle est, dans bien des cas, une composante majeure dans la stabilisation des interactions entre mâles territoriaux. Ainsi, les mâles territoriaux résidents se montrent moins hostiles envers leurs voisins qu'envers des étrangers pénétrant au sein de leurs territoires (Briefer et al. 2008; Lambrechts & Dhondt 1995; Stoddard 1996; Weary et al. 1992). Tout individu conspécifique étranger est potentiellement à la recherche d'un territoire ou d'un partenaire sexuel à la différence des individus voisins possédant un territoire et un partenaire sexuel et ne constituant pas de menace réelle. La tolérance pour les individus voisins, nommée l'effet du « cher ennemi » (« dear enemy », Fisher 1954) diminue ainsi les coûts associés à la dépense d'énergie et à la confrontation physique directe pour la défense du territoire (Temeles 1994).

2.3.5. Information sur la condition physique et physiologique

Un nombre pléthorique d'études ont mises en évidence des relations entre certaines caractéristiques acoustiques et divers aspects de la condition des individus. Par exemple lorsqu'un apport alimentaire est fourni artificiellement à des mâles de gobemouche noir, ceux-ci ont une activité de chant plus importante, montrant que l'activité de chant est consommatrice d'énergie et qu'elle dépend de la condition des individus (Alatalo et al. 1990). De plus, parce que l'expression de certains paramètres acoustiques peut être liée à des contraintes de natures mécaniques, neurologiques, physiologiques et génétiques, ces paramètres peuvent potentiellement constituer des indicateurs fiables des capacités et de la constitution intrinsèques des individus. Ainsi le taux d'émission des vocalisations peut être fonction du taux de testostérone (Hagelin 2001) et de la condition nutritionnelle des mâles (Alatalo et al. 1990). La taille du répertoire des chants peut dépendre de l'âge (Mountjoy & Lemon 1995). La taille et la masse corporelle des individus peut influencer l'amplitude des vocalisations (Brumm 2009) ainsi que leur fréquence (Appleby & Redpath 1997; Barbaud et al. 2000; Hardouin et al. 2007; Mager et al. 2007; Miyazaki & Waas 2003). La fréquence des vocalisations peut aussi être corrélée avec le taux de testostérone (Cynx et al. 2005; Fusani et al. 1994) ou à la charge parasitaire (Appleby & Redpath 1997). Plusieurs études ont également mises en évidence qu'un stress nutritionnel chez l'adulte ou durant la phase d'apprentissage du chant chez le juvénile peut avoir des répercussions majeures sur le développement de zones cérébrales impliquées dans la production des chants telles le HVC (acronyme de « high vocal center ») ou le RA (noyau robuste de l'archipallium) et sur la taille et la complexité du répertoire (Buchanan et al. 2003, 2004; Nowicki et al. 2002). D'autres facteurs environnementaux tels le taux de parasitisme peuvent avoir des conséquences

similaires (Spencer et al. 2005). Ainsi la production de certains paramètres acoustiques ou de certains types de vocalisations atteignant la limite physiologique et/ou physique de l'individu (Geberzahn & Aubin 2014; Nowicki et al. 1992; Podos 1996, 1997; Suthers & Goller 1997; Ten Cate et al. 2002) peut renseigner les femelles sur les capacités et la « qualité » de l'émetteur. Qualité qui pourra être transmise à la descendance. Il a été montré que les caractéristiques des vocalisations, liées à la condition des mâles qui les expriment, semblent être préférées par les femelles, comme par exemple le rythme d'émission (Catchpole 1986; Hoi-Leitner et al. 1995), la taille du répertoire (Neubauer 1999), la production de trilles (Ballentine 2009; Ballentine et al. 2004), la production de basse fréquence ou de signaux de longue durée (Beani & Dessi-Fulgheri 1995; Kempnaers et al. 1997). Par ailleurs, les signaux condition-dépendants pourraient être des indicateurs de la capacité compétitive des individus, liée à la force physique, la taille, la masse, les réserves énergétiques, l'expérience ou la motivation, et donc jouer un rôle primordial dans la résolution des conflits agonistiques (Catchpole & Salter 2008; Marler & Slabbekoorn 2004). Pour qu'un tel système de résolution de conflit soit évolutivement stable, une condition *sine qua non* est que les signaux soient honnêtes. La fiabilité d'un signal peut être garantie si sa production est contrainte morphologiquement et/ou physiologiquement. Par exemple, les comportements et signaux agressifs tel le taux d'émission des chants (Galeotti et al. 1997) sont fréquemment contrôlés et activés par les hormones androgènes, qui ont par ailleurs des effets immunosuppresseurs. Il peut ainsi exister un compromis d'investissement entre le développement des signaux et du système immunitaire (Folstad & Karter 1992). Il a aussi été suggéré qu'un taux important d'émissions sonores serait un indicateur de la motivation des individus à combattre (Benedict et al. 2012). Il existe également une relation négative, chez certains taxons, entre la taille des individus et la fréquence de leurs vocalisations (Bradbury & Vehrencamp 2011), causée par l'allométrie existant entre la gamme fréquentielle du signal sonore et la longueur/largeur de l'appareil vocal, elle-même contrainte par la taille de l'émetteur. Des études comparatives entre espèces mettent également en évidence une relation entre la taille des individus et la fréquence de leurs vocalisations (Badyaev & Leaf 1997; Bertelli & Tubaro 2002; Tubaro & Mahler 1998). Cette relation n'est cependant pas systématiquement retrouvée lorsque l'étude est menée à un niveau intra-spécifique (Appleby & Redpath 1997; Cardoso et al. 2008; Hardouin et al. 2007; Mager et al. 2007; Miyazaki & Waas 2003). Chez de nombreuses espèces d'oiseaux une relation entre le niveau fréquentiel des vocalisations et la masse de l'émetteur a également été mise en évidence (Galeotti et al. 1997; Genevois & Bretagnolle 1994; Hardouin et al. 2007; Mager et al. 2007; Miyazaki & Waas 2003). Des études réalisées

sur le plongeon imbrin *Gavia immer* (Mager et al. 2007) et sur le petit-duc scops *Otus scops* (Hardouin et al. 2007) montrent que les mâles modulent leur réponse territoriale en fonction du niveau fréquentiel des vocalisations diffusées pour simuler l'intrusion de mâles de différentes capacités compétitives. Ces changements de réponse mettent en évidence que la fréquence des vocalisations est bien un paramètre pris en compte lors des interactions agonistiques.

Les différentes recherches réalisées sur les espèces en lek, en lien avec la sélection sexuelle, se sont principalement focalisées sur l'étude des traits ornementaux et des caractéristiques de la parade et les signaux acoustiques ont fait l'objet d'un nombre beaucoup plus limité d'études. Ces études montrent cependant que ces signaux produits durant la parade des mâles jouent un rôle essentiel dans l'attraction des femelles comme cela a été démontré chez le Manakin fastueux *Chiroxiphia linearis* (Maynard et al. 2014), chez le Jardinier satiné (Loffredo & Borgia 1986), ou encore chez le tétras des armoises *Centrocercus urophasianus* (Gibson 1989; Gibson & Bradbury 1985). Certains auteurs suggèrent aussi l'implication de signaux acoustiques dans le choix des femelles chez le paon bleu (Dakin & Montgomerie 2011; Yorzinski et al. 2013). Une étude récente a mis en évidence la production d'infrasons lorsque les mâles font vibrer leur queue et que ce signal semble avoir une fonction à la fois dans la sélection inter-sexuelle et dans la compétition intra-sexuelle (Freeman & Hare 2015). De nombreuses espèces à lek produisent aussi des sons non-vocaux notamment par les turbulences créées par le passage de l'air entre les rémiges ou les rectrices, caractéristique exploitée par les bécassines (Van Casteren 2010) ou les colibris (Clark & Feo 2008; Hunter 2008) ou par la création d'une zone de surpression par un battement très rapide des ailes aboutissant à la production d'un claquement de forte intensité comme cela a été décrit chez les manakins (Bostwick 2000, 2006). Ces sons non-vocaux peuvent potentiellement être également impliqués dans les processus de la sélection sexuelle.

2.3.6. Information sur la constitution génétique

2.3.6.1. Information sur le degré d'apparentement

L'identification et le traitement différent des individus apparentés et des individus non-apparentés existent chez plusieurs taxons (Hepper 1991). Chez un grand nombre d'espèces d'oiseaux, la discrimination des apparentés basée sur les chants ou les cris a été mise en évidence dans divers contextes comme la coopération entre individus apparentés lors de la reproduction (Hatchwell et al. 2001; McDonald & Wright 2011; Price 1998, 1999; Sharp et al. 2005), l'évitement de la compétition entre individus proches génétiquement (Akçaya et al.

2013) et l'évitement de croisements consanguins (McGregor & Krebs 1982). Chez certaines espèces, notamment nidicoles, les paramètres supportant une information sur la parenté sont appris pendant une période juvénile par association, puis utilisés à l'âge adulte (Hatchwell et al. 2001; Komdeur et al. 2004; Sharp et al. 2005). Par ailleurs, l'existence d'une discrimination d'individus apparentés chez certaines espèces en l'absence de période d'apprentissage préalable suggère que d'autres mécanismes pourraient intervenir dans le processus de discrimination telle la comparaison des phénotypes, ce qui implique que les caractéristiques acoustiques prises en compte lors de la discrimination soient hérissables (Hauber & Sherman 2001; Petrie et al. 1999).

2.3.6.2. Information sur le degré d'hétérozygotie

Chez certaines espèces, le choix des femelles est corrélé avec l'expression de certaines caractéristiques du chant des mâles (taille du répertoire), expression elle-même dépendante du degré d'hétérozygotie des individus (phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*, Marshall et al. 2003; bruant chanteur *Melospiza melodia*, Reid et al. 2005), en accord avec la théorie des « good genes-as-heterozygosity ». Chez le mésite monias *Monias benschi* une relation entre le degré d'hétérozygotie et la longueur et l'amplitude des trilles du chant suggère que ces traits pourraient être pris en compte par les femelles, et par les mâles lors des interactions agonistiques (Seddon et al. 2004).

3. Pourquoi l'outarde houbara ?

Le système socio-sexuel de l'outarde houbara nord-africaine, un oiseau non Oscine, est qualifié de lek exposé (Hingrat et al. 2004): les mâles réalisent des comportements de parade spectaculaires sur des sites espacés par des distances importantes (Hingrat et al. 2008). Ces parades incluent des démonstrations visuelles et des vocalisations particulières appelées 'booms'. Fait assez rare chez les oiseaux, ces vocalisations présentent la caractéristique d'être de très basse fréquence (Gaucher et al. 1996), les rendant aptes à une communication acoustique à grande distance (Wiley & Richards 1978). Les vocalisations produites dans le cadre de sélection sexuelle par des oiseaux non-chanteurs ont fait l'objet d'un nombre limité d'études en comparaison avec les chants des Oscines.

Les espèces à lek sont des modèles privilégiés pour l'étude des signaux de communication utilisés et des informations transmises dans un cadre de sélection sexuelle. En effet, les

pressions de sélection exercées sur les systèmes de communication sont particulièrement importantes au sein de ces systèmes d'appariement où il existe une forte compétition entre individus du même sexe et un choix exercé par les individus de l'autre sexe. Ces pressions de sélection contribuent à l'évolution de parades nuptiales où s'expriment de nombreux caractères sexuels secondaires morphologiques et comportementaux (Trail 1990). La grande majorité des travaux menés à ce jour sur les parades et leurs implications dans la communication concerne les espèces à lek dit classique. Par contre, les systèmes de communication régissant les interactions sociales au sein d'organisations spatiales particulières comme les leks explosés sont encore actuellement peu connus. Au sein des leks explosés, les distances importantes séparant les mâles exigent des systèmes de communication particuliers, permettant l'échange d'information à grande distance. Il est ainsi fondamental de tenir compte de cette pression de sélection supplémentaire agissant sur la transmission de l'information et donc sur l'évolution des signaux de communication. Étonnamment, chez les espèces à leks, le canal sensoriel acoustique a fait l'objet d'un nombre plus limité d'études que le canal visuel. Pourtant, les signaux visuels peuvent être rapidement limités par la luminosité ambiante et les obstacles physiques (topographie, végétation).

La sélection sexuelle est une combinaison complexe entre compétition intra-sexe et sélection inter-sexuelle. Ainsi, le succès reproducteur des individus dépend aussi des relations entre compétiteurs (Höglund et al. 1997). Il a ainsi été montré chez plusieurs espèces à lek que le choix des femelles était influencé par la place hiérarchique (mâles dominants) et/ou la position spatiale des mâles au sein des leks (mâle au centre des leks), caractéristiques résultant directement de la compétition entre les mâles (Höglund & Alatalo 1995). D'une manière générale, les systèmes de codage-décodage des informations transmises par les signaux échangés entre les mâles sont susceptibles d'avoir un rôle fondamental dans la mise en place de l'organisation spatiale du lek pendant la saison de reproduction, mais ont rarement été envisagés. Pourtant, il a été montré que les traits ornementaux et comportementaux, condition-dépendants, joueraient un rôle majeur dans la résolution des conflits et la stabilisation des relations entre les mâles chez certaines espèces (Alonso et al. 2010; Andersson 1993), mais les mécanismes de décodage de l'information sur la capacité compétitive des mâles restent encore mal connus. Une reconnaissance individuelle pourrait également permettre une stabilisation des interactions sociales entre les mâles de sites de parade adjacents. Ainsi, il existe chez certaines espèces des variations inter-individuelles de coloration, ou de traits comportementaux (Fusani et al. 2007; Lank & Dale 2001), mais leur

implications dans une reconnaissance individuelle n'a jamais été démontrée. Il a également été montré que des mâles apparentés s'établissent au sein d'un même lek, chez plusieurs espèces (Krakauer 2005; Petrie et al. 1999; Shorey et al. 2000) mais une fois de plus les mécanismes et les signaux utilisés par les mâles pour se regrouper restent méconnus.

Au sein des leks, en l'absence de bénéfices directs, le choix des femelles semble se baser exclusivement sur des caractères sexuels secondaires (morphologiques et/ou comportementaux). Ces caractères sexuels peuvent transmettre divers types d'informations importantes dans la sélection inter-sexuelle telles des informations sur la qualité (Gibson & Bradbury 1985) ou sur la constitution génétique des mâles (Ryder et al. 2010). Cependant, les signaux effectivement utilisés par les femelles et le codage des informations n'ont pas toujours été précisément décrits. Le codage de telles informations dans les signaux des mâles chez l'outarde houbara peut être envisagé.

Depuis 1995, l'Emirates Center for Wildlife Protection (<http://www.ecwp.org/>) poursuit l'objectif de stabiliser des populations d'outardes dans leur habitat naturel dans le nord de l'Afrique via des mesures de protection des populations dans la nature et des renforcements en relâchant des individus élevés en captivité (Lacroix 2003, Hardouin et al. 2014, 2015). Ce contexte était idéal pour effectuer des mesures et des expérimentations sur le terrain ainsi qu'en captivité.

Dans un tel cadre, l'objectif de ce travail de thèse a été de réaliser une analyse des signaux produits par les mâles, de décrypter les informations potentiellement codées par ces signaux, d'étudier leur propagation dans le milieu et d'observer leurs effets sur le comportement des individus récepteurs dans le cadre de la compétition intra-sexuelle. Cette problématique a été abordée 1) selon une approche analytique, reposant sur l'analyse des signaux et leur mise en relation avec différents caractères morphologiques, physiologiques et génétiques des mâles et 2) selon une approche expérimentale, reposant sur la réalisation de tests comportementaux des fonctions et des systèmes de codage de l'information des signaux. Mon travail s'articule en 4 chapitres.

Chapitre 1: Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the houbara bustard.

Afin de comprendre le rôle des booms dans les relations entre individus, une première étape essentielle a été d'analyser en détail leurs structures acoustiques. De plus, la durée de deux phases de la parade au cours desquelles des signaux visuels sont potentiellement exprimés a

été quantifiée pour la première fois en condition naturelle. Il s'agissait de déterminer les paramètres visuels et acoustiques potentiellement importants dans le codage de l'information sur l'individualité.

Chapitre 2: The meaning of Boom calls in a lekking bird: identity or quality information?

Pour qu'un individu acquière la possibilité de discriminer les vocalisations d'un individu familier, il est nécessaire que les paramètres individualisés des vocalisations soient stables dans le temps. Dans ce cadre, nous avons cherché à savoir, si les paramètres codant l'individualité étaient constants au cours de la saison de reproduction. Nous avons aussi déterminé si les signaux acoustiques pouvaient refléter la qualité des mâles en tant que compétiteurs, en recherchant si des relations existent entre les paramètres acoustiques des booms et des caractéristiques physiques, physiologiques et comportementales des mâles. Une expérience de playback a par la suite permis d'estimer si les variations de paramètres acoustiques entre mâles codaient une information sur la 'qualité' des antagonistes.

Chapitre 3: Vocalizations carry information on kinship and individual inbreeding in a lekking bird.

Si les paramètres acoustiques des booms sont génétiquement déterminés et héritables, les booms peuvent également potentiellement fournir une information sur la constitution génétique de leur émetteur et du lien d'apparentement qu'il partage avec d'autres individus de la population. Dans ce cadre, nous avons étudié les liens potentiels existant entre la structure acoustique des booms et le degré d'apparentement des individus.

Chapitre 4: Booming far: the long-range vocal strategy of a lekking bird.

Il s'agissait de comprendre comment le système de communication entre mâles peut être fiable malgré les distances conséquentes séparant les individus. Pour cela nous avons réalisé des expériences de propagation permettant d'estimer les capacités théoriques de transmission des vocalisations dans l'habitat naturel de l'outarde. Nous avons également étudié les systèmes de codage/décodage de l'information à grande distance, par des expériences de playback de signaux acoustiques, associés à la présentation de signaux visuels (multimodalité).

Matériel et Méthode



1. Modèle d'étude

1.1. Taxonomie

Les outardes (Otididae) sont des oiseaux de l'ancien monde que l'on retrouve d'Eurasie jusqu'en Australie avec la plus grande diversité existant en Afrique. Cette famille, autrefois classée au sein de l'ordre des Gruiformes, est désormais la seule représentante de l'ordre Otidiformes (Hackett et al. 2008). Réparties au sein de 11 genres distincts, on considère à l'heure actuelle 26 espèces d'outardes. Répandu à travers une large bande du paléarctique avec une distribution s'étendant des îles Canaries jusqu'aux steppes de la Chine, le genre *Chlamydotis* comprend deux espèces distinctes longtemps considérées comme espèces polytypiques. Une récente révision taxonomique (Tobias et al. 2010) basée sur des divergences génétiques notamment au niveau du codage du cytochrome c (Broders et al. 2003; D'Aloia 2001; Gaucher et al. 1996; Pitra et al. 2002, 2004), des différences comportementales notamment au niveau de la parade des mâles (Gaucher et al. 1996) et morphologiques, et de distribution des populations (Cramp & Simmons 1980), a mené à la reconnaissance de deux espèces congénériques: l'outarde houbara asiatique et l'outarde houbara nord-africaine (Figure 1).



Figure 1 : L'outarde houbara nord-africaine *Chlamydotis undulata undulata* (à gauche), et l'outarde de Macqueen *Chlamydotis macqueenii* (à droite).

L'outarde houbara asiatique est aussi appelée outarde de Macqueen, *Chlamydotis macqueenii* (Gray 1832). Cette espèce est partiellement migratrice. Les populations résidentes s'étendent de l'Est de la vallée du Nil en Egypte, sur la péninsule Arabe, au sud de l'Asie centrale (Iraq, Iran, Pakistan) jusqu'à l'ouest de l'Inde (Figure 2). Les populations migrantes hivernent dans les mêmes régions mais se reproduisent en Asie Centrale (Ouzbékistan et Kazakhstan), en

Mongolie et en Chine (Figure 2) (Combreau et al. 2011; Gao et al. 2009; Goriup 1997; Judas et al. 2006).

L'outarde houbara nord-africaine, *Chlamydotis undulata* (Jacquin 1784), est subdivisée en deux sous-espèces: *Chlamydotis undulata undulata* (Jacquin 1784) est présente sur une frange de régions semi-arides à arides nord-sahariennes (de part et d'autre de l'isohyète des 200 mm) allant des côtes atlantiques du Maroc et de Mauritanie à l'ouest de la vallée du Nil en Egypte (Figure 2) et *Chlamydotis undulata fuertaventurae*, endémique des îles Canaries (Rothschild & Hartert 1894) et dont les populations sont majoritairement recensées sur les îles de Fuerteventura et de Lanzarote (Carrascal et al. 2006, 2008).

Les populations des deux espèces monophylétiques *C. macqueenii* et *C. undulata* semblent avoir des aires de répartition disjointes et sont donc allopatriques (Collar 1996). Ceci est également le cas pour les populations insulaires de la sous espèce *C. u. fuertaventurae* et continentales de la sous espèce *C. u. undulata*.

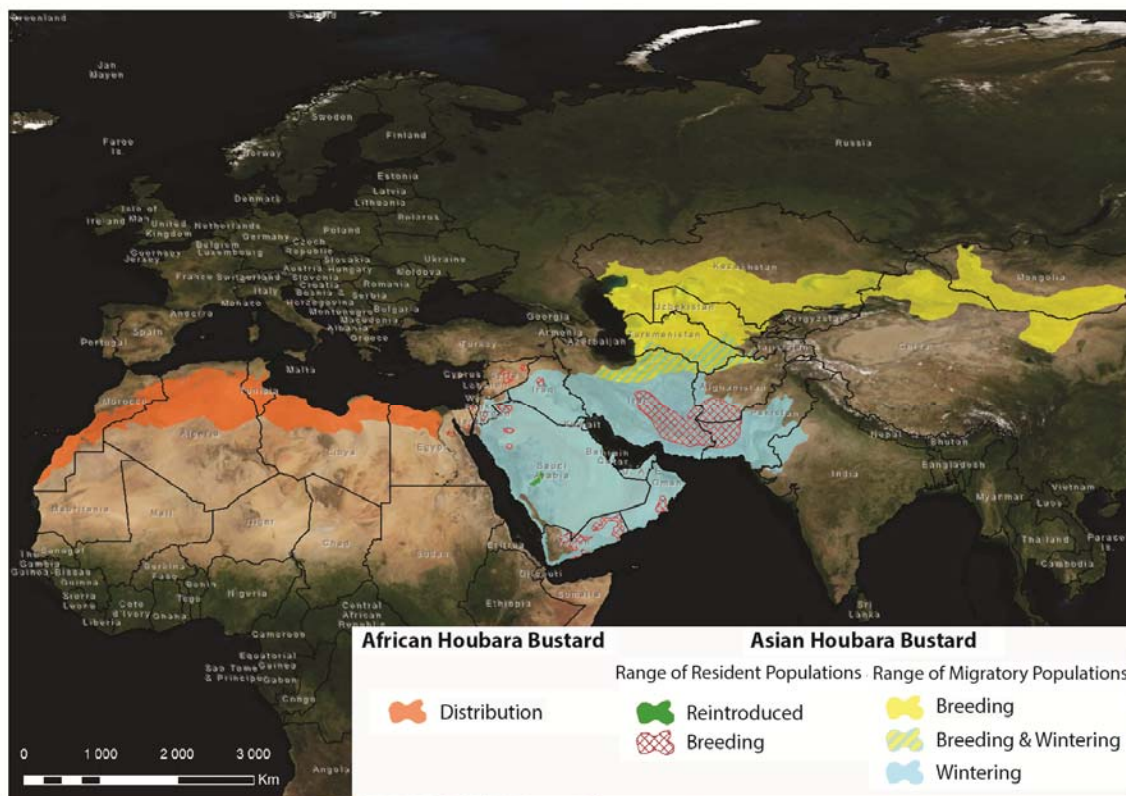


Figure 2: Carte de distribution des espèces *Chlamydotis macqueenii* et *Chlamydotis undulata undulata*.

1.2. Biologie

1.2.1. Aspect morphologique

L'outarde houbara nord-africaine est un oiseau de taille moyenne (55-65 cm de hauteur et 125-151 cm d'envergure), au plumage cryptique mimant les tons de la steppe (Figure 1). Les adultes possèdent un ventre blanc et un dos chamois sable avec des mouchetures brun sombre. Les ailes sont digitées avec une tache blanche sur la main, nettement visible en vol. Une longue bande noire composée de plumes filamenteuses et érectiles descend de chaque côté du cou, de la base de la tête jusqu'à la poitrine. Un dimorphisme sexuel est observé avec des mâles plus grands et plus gros que les femelles (1800 – 2200 g pour les mâles contre 1200 – 1700g pour les femelles). Lors de la mue pré-reproduction qui est partielle contrairement à la mue post-reproduction, les mâles acquièrent de longues plumes ornementales, filamenteuses et érectiles noires et blanches sur la calotte de chaque côté du cou et sur le haut de la poitrine, qu'ils érigent dans tous les sens, ce qui lui a valu le nom de « ruffed bustard ».

1.2.2. Habitat

L'outarde houbara fréquente usuellement des milieux steppiques, de type reg et hamada, à végétation rase et clairsemée. L'espèce est notamment présente au sein des plaines à *Stipa* et *Artemisia* des hauts plateaux de l'oriental marocain et d'Algérie. Cependant on la retrouve également en bordure des zones désertiques du Sahara occidental (Collar 1996).

A l'échelle plus locale, la topographie du milieu semble avoir un impact majeur sur la distribution des outardes puisque les individus sélectionnent préférentiellement des zones ouvertes offrant une visibilité importante pour repérer les prédateurs (rapaces, renard), mais également leurs congénères (Hingrat et al. 2007b; Le Cuziat 2005b). L'utilisation de milieux ouverts est une caractéristique propre à de nombreuses espèces d'outardes (outarde de Macqueen, Launay et al. 1997; Yang et al. 2002, 2003; grande outarde, Lane et al. 2001; Osborne et al. 2001; outarde canepetière, Silva et al. 2004). Les variations locales et saisonnières de la disponibilité des ressources trophiques animales et végétales vont également conditionner la répartition spatiale des individus (Hingrat et al. 2007b). Les régions semi-arides à arides occupées par l'espèce sont caractérisées par une faible couverture végétale composée principalement de plantes vivaces buissonnantes (surtout halophytes) et d'arbustes épars adaptés aux conditions extrêmes. Les caractéristiques topographiques influencent l'hydrologie de surface et la rétention de l'eau et donc les cortèges floristiques associés. Ainsi les densités de végétation les plus importantes sont trouvées au sein des

dépansions et le long des oueds. L'émergence des plantes annuelles va quant à elle dépendre des précipitations locales. La répartition des proies animales consommées par l'outarde est quant à elle grandement dictée par leurs phénologies. Lors du pic d'émergence au printemps, la distribution des proies animales est homogène au sein du biotope alors qu'elle est probablement d'avantage confinée aux zones à plus fort couvert végétal en hiver (Hingrat et al. 2007a). Par ailleurs, les individus exploitent les milieux de manière différentielle en fonction de leur sexe en raison de besoins différents lors de la reproduction (Hingrat et al. 2007b). En effet, pendant la saison de reproduction les femelles privilégient les zones ayant une végétation relativement dense, offrant une quantité de nourriture importante et la discrétion nécessaire à l'élevage des jeunes (Hingrat et al. 2007b). Les mâles sélectionnent des sites de parade légèrement surélevés à végétation clairsemée permettant une bonne visibilité (Hingrat et al. 2008). En dehors de la saison de reproduction, les individus deviennent grégaires et forment des groupes mixtes composés de femelles, de mâles et de juvéniles, qui exploitent le même habitat. Enfin la pression anthropique joue également un rôle clé dans la distribution des populations d'outarde houbara (Le Cuziat 2005a, b). L'augmentation de l'activité pastorale, la sédentarisation des nomades, l'intensification de l'agriculture sont autant de facteur entraînant la perte d'habitat favorable. Il est également prédit que ces perturbations risquent d'être exacerbées par les changements climatiques à venir. Les travaux réalisés sur les habitats de l'outarde (Frenette Dussault et al. 2013) et sur sa niche écologique (Monnet 2014) prédisent une intensification de l'aridité conduisant à des modifications importante des communautés végétales (désertification) et une restriction de l'aire de distribution de l'espèce.

1.2.3. Régime alimentaire

L'outarde houbara nord-africaine est qualifiée d'omnivore, consommant aussi bien des plantes que des invertébrés et des petits vertébrés selon un régime alimentaire opportuniste et généraliste qui varie en fonction des besoins trophiques (Jacquet 1998) et en fonction des variations locales et saisonnières dans la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires (Bourass et al. 2012a, 2012b). L'occurrence respective de la part végétale et animale dans le régime alimentaire de l'outarde semble suivre un cycle annuel. Ainsi en dehors de la saison de reproduction, les outardes consomment d'avantage des éléments végétaux: feuilles, fleurs, fruits, jeunes pousses mais également les graines et les bulbes des plantes annuelles ou géophytes (Bourass et al. 2012a, 2012b). L'outarde houbara peut également s'alimenter dans les champs cultivés (Bourass et al. 2012a; Le Cuziat et al. 2005a;

Medina 1999). La fraction animale devient majoritaire lors de la saison de reproduction, durant laquelle de nombreuses proies de divers groupes taxonomiques se trouvent en abondance et durant laquelle les besoins énergétiques sont accrus en raison des dépenses énergétiques importantes liées notamment à la parade chez les mâles et à la ponte et au nourrissage des jeunes chez les femelles. La fraction animale est composée en grande majorité par des insectes, notamment des fourmis et des Coléoptères qui atteignent leur pic d'abondance au printemps (Bourass et al. 2012b; Hingrat et al. 2007a). On retrouve également des Orthoptères, des Lépidoptères, des Isoptères et des Gastéropodes dans le régime alimentaire de l'outarde houbara asiatique, ainsi que des petits vertébrés (geckos, rongeurs, lézards, serpents, poussins et œufs d'oiseaux) (Tourenq et al. 2003). L'activité alimentaire suit un rythme circadien où l'aube et le crépuscule constituent les périodes de plus grande activité (Jacquet & Launay 1997). La présence d'espèces nocturnes (scorpions, solifuges, certaines araignées) dans les estomacs d'outardes témoigne également d'une recherche alimentaire active durant la nuit (Bourass et al. 2012a). L'outarde houbara est adaptée aux environnements arides et semble capable de survivre sans boire, l'apport hydrique étant assuré uniquement par le biais de l'alimentation (Collar 1996).

1.2.4. Mouvements

L'outarde houbara nord-africaine est généralement décrite comme sédentaire. Cependant, seuls les mâles restent cantonnés toute l'année à une même zone, avec des domaines vitaux annuels de plus faible superficie (17 km² en moyenne) que ceux des femelles (146 km² en moyenne). Ces dernières présentent souvent des domaines vitaux multimodaux et effectuent des mouvements saisonniers entre leur aire de reproduction et une ou plusieurs aires d'hivernage (Hingrat et al. 2004). De plus, alors que les mâles montrent une grande fidélité inter-annuelle envers leur aire de reproduction, notamment envers leur site de parade, les femelles montrent une fidélité moins marquée et sont susceptibles de sélectionner des sites de ponte successifs (pontes de remplacement ou pontes interannuelles) distants de plusieurs dizaines ou centaines de km (ECWP données non publiées). Cette dispersion des femelles reproductrices (« breeding dispersal ») joue probablement un rôle prépondérant dans les flux génétiques entre les populations. En effet, la dispersion natale est de faible amplitude et est biaisée en faveur des mâles, contrairement aux modalités de dispersion communément observées chez les espèces en lek (Hardouin et al. 2012). Ainsi, les femelles sont davantage philopatrides, mais dispersent par la suite au cours de leur vie reproductive alors que les mâles une fois établis sur une aire de reproduction y seront fidèles toute leur vie.

1.2.5. Reproduction

1.2.5.1. Système reproducteur

La saison de reproduction de l'outarde houbara nord-africaine s'étale de janvier à fin juin début juillet. Dès le mois de janvier, les mâles quittent peu à peu les groupes hivernaux qu'ils composaient avec les femelles et les juvéniles pour rejoindre leur territoire de parade. Les sites de parade des mâles sont agrégés dans l'espace. La contribution des mâles dans l'investissement reproducteur est limitée exclusivement à la fertilisation des femelles qui pondent et élèvent leurs jeunes seules. Ainsi, selon ces critères, un système socio-sexuel de type lek a été décrit chez l'outarde houbara nord-africaine (Hingrat et al. 2004; Hingrat et al. 2007b). Cependant, à la différence des leks dit classiques où les mâles parquent à quelques mètres les uns des autres (Bradbury 1981), chez l'outarde houbara, deux sites de parade contigus sont espacés l'un de l'autre par une distance moyenne de 550 mètres (Hingrat et al. 2008). Ces grandes distances entre les mâles offrent la possibilité aux femelles d'exploiter les habitats et les ressources trophiques situés entre deux mâles voisins. Dans ces conditions, le système est appelé « resource-based lek » (Alexander 1975). Cependant, il a été montré que chez l'outarde nord-africaine, durant la période de reproduction, les ressources trophiques semblent uniformément distribuées entre les différents habitats et les mâles ne semblent pas monopoliser cette ressource au sein de leurs territoires de parade (Hingrat & Saint Jalme 2005). Par ailleurs, les femelles occupent des habitats différents de ceux des mâles: les zones d'alimentation, de repos et de nidification sont situées à l'extérieur des leks (Hingrat et al. 2007b; Hingrat & Saint Jalme 2005). L'agrégation plus lâche que dans les leks « classiques » et l'absence de sélection des ressources au sein du lek par les femelles sont les caractéristiques d'un système d'appariement de type lek « explosé » (Hingrat et al. 2008), qui est retrouvé chez une grande majorité d'espèces d'outardes (Höglund & Alatalo 1995; Morales et al. 2001; Raihani et al. 2006).

Une étude menée par Hingrat et al. (2008) montre que les leks où s'aggrègent les nombres les plus importants de mâles sont trouvés dans des zones où la densité de femelles en dehors de la saison de reproduction est la plus importante suggérant que l'origine du lek chez l'outarde houbara repose sur le modèle du « hotspot ». Néanmoins, un nombre non négligeable de mâles (près de 30%) parquent en dehors des leks, en solitaire et semblent donc se reproduire suivant une stratégie alternative (Hingrat et al. 2008).

1.2.5.2. Du côté des mâles

➤ Site de parade

La parade du mâle est un comportement spatialement localisé au sein de zones restreintes nommées « site de parade ». Les mâles s'établissent, pour parader, sur des zones ouvertes légèrement surélevées à faible couvert végétal (Hingrat et al. 2008) pouvant offrir une bonne visibilité et permettant de repérer et de se faire repérer de loin par leurs congénères. Le substrat du sol pourrait aussi être un critère de sélection par les mâles puisqu'ils paraded préférentiellement sur des surfaces planes couvertes de gravier de faible granulation contenant le moins d'obstacles possibles (Hingrat et al. 2008). La taille des sites de parade diffèrent selon la topographie du site et la variabilité individuelle du comportement de parade (Bourget 2007). En effet, les mâles sont plus ou moins mobiles durant leur parade: là où certains se déplacent sur plusieurs dizaines de mètres, d'autres restent confinés à une zone de quelques mètres. Ainsi, dans certains cas extrêmes, les mâles tournent inlassablement autour d'une touffe de végétation, une pierre ou un micro-relief, qui constitue leur site de parade (observations personnelles). Dans la nature, les mâles s'établissent sur un site de parade à l'âge de 2,1 ans en moyenne (Hardouin et al. 2014). Dès le mois de janvier, les plus précoces quittent les groupes hivernaux composés des deux sexes et de juvéniles afin de rejoindre leur site de parade. Ce changement de comportement semble lié à des variations hormonales, notamment l'augmentation importante des concentrations de testostérone et de LH qui atteignent leurs valeurs maximales en janvier (Saint Jalme et al. 1996). L'activité de parade et la spermatogenèse sont liées à leurs concentrations (Saint Jalme et al. 1994).

Les mâles sont généralement fidèles à leurs sites de parade tout au long de la saison de reproduction mais également d'une année sur l'autre. Il a cependant été montré qu'un même mâle peut occuper plusieurs sites de parade voisins mais un seul est majoritairement occupé tout au long de la saison (Bourget 2007). Par ailleurs, la même étude a montré que certains sites sont occupés par plusieurs mâles alternativement. Ces résultats soulignent l'importance de la compétition entre les mâles pour les sites de parade qu'ils défendent « passivement » en y paradant intensément (Lek attendance, Höglund & Alatalo 1995). Néanmoins, si les confrontations directes entre mâles sont rares, des comportements agonistiques sont également exprimés au-delà des sites de parade (observations personnelles), sur une zone plus large où le mâle se nourrit et se repose en dehors des heures de parade. Ainsi, il arrive qu'un propriétaire d'un site de parade ait à chasser des mâles opportunistes passant à proximité: dans ce cas il poursuit les intrus, ailes légèrement tombantes laissant apparaître les premières

primaires noires et blanches tout en poussant des cris territoriaux rauques (Figure 3, observations personnelles).



Figure 3: Illustration d'un mâle produisant des cris territoriaux rauques.

➤ Comportement de parade

Comme chez beaucoup d'espèces d'outardes, les parades des mâles houbara sont particulièrement complexes et démonstratives et expriment potentiellement de nombreux signaux via plusieurs canaux de communications, notamment visuels et acoustiques, pouvant porter des informations multiples (Gaucher et al. 1996). Les comportements de parade, exprimés de janvier à juin, ont été décrits en condition de captivité par Gaucher et al. (1996).

La parade, que nous nommerons « mouvement », correspond à une succession de mouvements et de postures, organisés en phases distinctes interdépendantes les unes des autres, réalisés suivant un cycle précis. On distingue 3 phases.

La phase de marche lente: les plumes ornementales noires du cou et blanches de la poitrine sont érigées à leur maximum et le mâle débute une marche lente et stéréotypée en tenant la tête haute, le bec levé vers le ciel (Figure 4). Cette phase dure en moyenne 25 ± 14 s (Landsmann & Guillemain 2010).

Puis il passe à une phase de course, en cercle, en huit, en ligne ou en zig-zag, d'une durée moyenne de 17 ± 4 s (Landsmann & Guillemain 2010). Au début de cette phase, le mâle balance brusquement sa tête en arrière et la repose entre ses ailes. Les plumes ornementales blanches de la poitrine se dressent dans toutes les directions lui donnant l'aspect d'une boule blanche. Les plumes occipitales blanches de la crête sont également érigées, créant une continuité avec les plumes de la poitrine. Les plumes filamenteuses noires sont quant à elles rabattues et étalées de chaque côté des ailes, créant un contraste fort avec les plumes blanche

(Figure 4). Dans cette position, le mâle effectue une course en soulevant ses pattes de manière exagérée. Cette phase de la parade peut être visible pour l'œil humain sur des distances conséquentes proches du kilomètre (Hingrat & Saint Jalme 2005).

Le mâle termine le cycle de parade par la phase de « booming » : il s'arrête brusquement et jette sa tête en avant, puis se tient vertical, « la tête rentrée dans les épaules ». Gonflé, plumes ornementales ébouriffées, il émet une série de signaux sonores graves appelée « booms » (Figure 4). La durée moyenne de cette phase est de 12 ± 6 s (Landsmann & Guillemain 2010). Les mâles ont longtemps été considérés comme presque silencieux et produisant des cris faibles ou insignifiants durant leurs parades. Gaucher et al. (1996) ont été les premiers à décrire ces booms. Bien que n'ayant pas le matériel adéquat pour l'enregistrement de sons de très basse fréquence, les auteurs ont tout de même mis en évidence un niveau fréquentiel particulièrement bas, avec une fréquence moyenne de 110 Hz. Ces auteurs ont également montrés que les booms sont composés d'une fondamentale et de plusieurs harmoniques légèrement modulés en fréquence selon une pente descendante.

Si la parade est interrompue, le mâle reprend toujours à la première phase. Entre les cycles les mâles adoptent une posture statique, qui est une phase de transition entre deux de parade: Immobile, plumes ornementales filamenteuses, noires et blanches érigées ou au repos.

La nuit, où en condition de visibilité limité (comme par temps de brouillard, observation personnelle), les mâles privilégient la phase de booming et les phases de marche et de course sont supprimées (Landsmann & Guillemain 2010). Ainsi, les mâles peuvent parader durant des heures, principalement à l'aube et au crépuscule (Hingrat et al. 2004), mais sont également actifs durant la nuit (Landsmann & Guillemain 2010).



Figure 4: Représentation des différentes phases de la parade des mâles d'outarde houbara avec à gauche la phase de marche lente, au centre la phase de course et à droite la phase de booming.

Si une femelle est présente à proximité du site de parade, le mâle court en ligne dans sa direction. A quelques mètres de la femelle, il entame une parade pré-copulatoire au cours de laquelle il balance sa tête de droite à gauche en direction de la femelle (Figure 5). A chaque balancement de tête, il effectue un claquement de bec tout en faisant un pas en avant vers la femelle. Les plumes ornementales noires sont élevées de chaque côté du cou. Les plumes occipitales et les plumes ornementales blanches de la poitrine sont également érigées. Si la femelle n'est pas réceptive, elle prendra la fuite, en course ou en vol. Si la femelle est réceptive, elle reste aux côtés du mâle. Il est intéressant de noter que certaines femelles réceptives, avant copulation, peuvent elles-mêmes effectuer des parades incomplètes (phase de course uniquement) qui pourraient contribuer à la stimulation entre partenaires sexuels. Puis débute la phase de copulation: la femelle se positionne dos au mâle et s'accroupit cou tendu vers l'avant. Le mâle positionne ses pattes de chaque côté de la femelle tout en lui assenant des coups de bec sur la tête. Puis il pose ses tarse sur le dos de la femelle qui bascule alors brusquement son croupion vers le haut permettant aux cloaques de rentrer en contact. Les observations d'accouplement en conditions naturelles sont extrêmement rares et se sont produites moins d'une dizaine de fois en 15 années de suivi (Hingrat, communication personnelle).



Figure 5: Mâle effectuant une parade pré-copulatoire.

1.2.5.2. Du côté des femelles

En captivité, les femelles sont matures sexuellement à l'âge de 1 - 2 ans. Dans la nature l'âge moyen d'entrée en ponte est de 1,6 an (Hardouin et al. 2014). Le cycle reproducteur des femelles peut être subdivisé en trois phases successives: la recherche et le choix du ou des partenaire(s) sexuel(s), la ponte et la couvaison, et l'élevage des jeunes.

➤ Recherche et choix du partenaire sexuel

Des études menées en captivité ont montrées que la parade sexuelle est un indicateur de l'état de santé des mâles et son intensité covarie avec la qualité spermatique (Chargé et al. 2010). Les femelles semblent prendre en compte les signaux exprimés pendant la parade puisqu'elles allouent différenciellement l'énergie dans leurs œufs en fonction de l'intensité de parade des mâles qu'elles ont observées (Loyau & Lacroix 2010). En choisissant les mâles à l'activité de parade la plus soutenue, elles améliorent la valeur sélective de leur progéniture (Chargé et al. 2011). Ces études suggèrent qu'une sélection pré-copulatoire basée sur des traits exprimés pendant la parade est susceptible d'opérer chez l'outarde houbara. En condition naturelle, peu d'informations sont disponibles concernant la recherche du partenaire sexuel puisque les observations d'accouplement y sont extrêmement rares. Des analyses de paternité d'œufs aux nids ont toutefois révélées un taux de polyandrie élevé (Lesobre 2010).

➤ Ponte et couvaison

La saison de reproduction (correspondant donc ici à la période de ponte) des femelles commence fin février au plus tôt, et dure jusqu'à juin/juillet avec un pic de ponte situé à la mi-mars. C'est une période de reproduction relativement longue dans des milieux arides soumis à de fortes variations environnementales saisonnières et interannuelles. Chez les oiseaux, ces variations environnementales, notamment les conditions climatiques conditionnent la reproduction des femelles de manière directe: contrôle du cycle endocrinien et la maturité des gonades chez les oiseaux et indirecte: influençant la biomasse de nourriture disponible (Lloyd 1999). Ainsi, chez les femelles d'outarde houbara, les pics de ponte sont corrélés avec l'augmentation des concentrations de progestérone et d'hormone lutéinisante lesquelles semblent elles-mêmes synchronisées avec les variations saisonnières de température et les précipitations locales (Saint Jalme et al. 1996). L'impact de la disponibilité en ressource trophique sur l'investissement des femelles reste à explorer.

Les femelles pondent généralement 2 à 3 œufs, parfois 4, qu'elles couvent en moyenne pendant 23 jours (Gaucher 1995). Les pontes de remplacement en cas d'échec sont communes et de même, en cas de succès précoce de la couvée, les femelles peuvent engager une deuxième ponte (Hingrat et al. 2004). Les œufs sont déposés souvent à proximité d'une touffe de végétation fournissant de l'ombre et une protection contre le vent, à même le sol au sein d'une cuvette grattée peu profonde ne comprenant aucun matériau rajouté (Hingrat et al. 2008). Les œufs sont ovales, cryptiques, de couleur allant du brun au vert avec des mouchetures noires les rendant très difficilement discernables du substrat (Figure 6). Les femelles établissent en général leurs nids dans des zones plus ou moins fermées, composées de plantes vivaces suffisamment hautes pour permettre de dissimuler la couvée et de quitter discrètement le nid (Hingrat et al. 2008). Une distribution agrégative des nids a été mise en évidence (Hingrat et al. 2008), qui pourrait s'expliquer par la préférence unanime des femelles pour un habitat type, par la fidélité inter-annuelle aux aires de nidification ou par un comportement de « copiage » ou une attraction mutuelle entre femelles (Danchin et al. 1998). Ces agrégats de nids sont généralement retrouvés en périphérie de lek, notamment en bordure des leks comportant les nombres de mâles les plus importants (Hingrat et al. 2008). De manière intéressante un taux de parasitisme intra-spécifique élevé (25%) a été constaté (Lesobre 2010) suggérant l'existence de stratégies alternatives encore inconnues.

➤ Elevage des jeunes

Les poussins sont nidifuges, ils quittent le nid très rapidement et accompagnent la femelle qui les nourrit principalement avec des arthropodes constituant un apport en protéines nécessaire à leur croissance. A cette période, les femelles et les poussins émettent de nombreuses vocalisations. Les jeunes commencent à voler à l'âge d'un mois mais deviennent complètement indépendants à environ 2 à 3 mois, âge auquel ils se dispersent (Hardouin et al. 2012). Avant l'âge de l'envol, les jeunes sont particulièrement vulnérables et sont des proies faciles pour les prédateurs (renards, rapaces et corvidés principalement). Durant cette période, la survie des poussins repose essentiellement sur leur capacité à se figer et à rester immobiles à la moindre menace et sur leur duvet chamois doré avec des mouchetures noires et sépia leur offrant un camouflage efficace dans la végétation environnante (Figure 6).



Figure 6: Nid de femelle d'outarde houbara avec oeuf et poussin à l'éclosion.

1.3. Statut et conservation

Bien que les densités sur l'ensemble de l'aire de distribution des deux espèces sont méconnues, nombreux auteurs s'accordent sur le fait que les effectifs du genre *Chlamydotis* ont subi une baisse drastique durant ces dernières décennies (Collar 1980; Goriup 1997, 1999). Cette baisse serait de l'ordre de 25% durant les 20 années précédant 2004 selon l'IUCN 2014 (International Union for Conservation of Nature).

Les deux espèces du genre *Chlamydotis* sont reconnues à l'heure actuelle comme « Vulnérable » dans la Liste rouge de l'IUCN (2014), correspondant à un risque élevé d'extinction à l'état sauvage. Par ailleurs, les populations du Nord-Ouest de l'Afrique de l'Outarde houbara sont inscrites sur l'Annexe I de la CMS (Convention de Bonn), les populations asiatiques sont inscrites sur l'Annexe II (au 23 février 2012). Les deux espèces *C. undulata* et *C. macqueenii* sont inscrites dans l'annexe I de la CITES (au 25 septembre 2012). Une activité cynégétique non contrôlée, exercée par les fauconniers des pays de la péninsule arabique, associée à un braconnage intensif des individus sauvages revendus au marché noir et destinés aux entraînements des faucons, sont les deux causes majeures du déclin des populations d'outarde houbara nord-africaine et asiatique (Bailey et al. 1998, 2000; Combreau et al. 2001; Goriup 1997; Tourenq et al. 2004, 2005; Riou et al. 2010). À ces deux causes s'ajoutent la dégradation et la perte d'habitats favorables liées à l'intensification de l'agriculture et l'urbanisation croissante (Chammem et al. 2003; Goriup 1997; Lavee 1985; Saint Jalme & Van Heezik 1996).

Face à ce déclin, plusieurs programmes de conservation et de protection ont été créés. Les premiers projets visant à renforcer directement les populations sauvages par des relâchés d'oiseaux nés en captivité voient le jour dans les années 80 comme le NWRC (National Wildlife Research Center, Arabie Saoudite), ou le NARC (National Avian Research Center, Emirats Arabes Unis). C'est dans cette lancée que le Sheikh Zayed Bin Sultan Al Nahyan, alors président des Emirats Arabes Unis, décide de mettre en place une « stratégie de gestion durable » de l'outarde houbara nord-africaine et de créer avec l'accord des autorités marocaines, en 1995, un centre de recherche et de conservation, l'ECWP (Emirates Center for Wildlife Propagation) dans l'oriental marocain. En 2009 deux centres d'élevage supplémentaires sont créés à la demande de l'actuel président des Emirats Arabes Unis, le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center Abu Dhabi (SKHBC-AD) et le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center Kazakhstan (SKHBC-KAZ), qui élèvent respectivement les formes résidentes et migrantes de l'espèce asiatique. En 2006 l'International Fund for Houbara Conservation est créé à Abu Dhabi afin de représenter l'ensemble de ces centres (www.houbarafund.org) qui sont gérés par Reneco Wildlife Preservation (www.reneco.org).

Au Maroc, l'ECWP vise à concevoir et appliquer une stratégie de conservation ayant pour but premier un renforcement et une préservation pérennes des populations sauvages d'outardes houbara nord-africaine tout en permettant la persistance de la fauconnerie traditionnelle (Lacroix 2003). Afin de répondre à ces ambitions, l'ECWP a progressivement constitué un élevage conservatoire: une première station d'élevage a été créé à proximité de la ville de Missouri en Octobre 1995, puis une deuxième station en 2005, située à Enjil. La reproduction artificielle exercée au sein de ces deux stations d'élevage permet le renouvellement des stocks de reproducteurs captifs. Les élevages conservatoires permettent également de renforcer les populations sauvages via des lâchers réguliers dans le milieu naturel d'individus issus de l'élevage. En parallèle aux efforts d'élevage, des mesures visant à la protection de l'espèce dans son milieu naturel ont également été mises en œuvre (Hardouin et al. 2014, 2015).

2. Zones d'études

Mes travaux de thèse, observations et expérimentations, ont été réalisées au Maroc, à la fois en milieu naturel et en captivité dans les centres d'élevage d'Enjil et de Missour de l'ECWP.

2.1. Expériences en milieu naturel

Mes observations et expérimentations en milieu naturel se sont, pour la grande majorité, déroulées au sein de la plaine d'Al Baten (Figure 7). Cette plaine est située dans l'oriental marocain (33.23°N, 03.94°W) (Figure 8). Elle s'étend du piémont du moyen Atlas jusqu'à la rivière de la Moulouya, entre les villes de Missour et de Outat el Haj, sur une superficie de 663 km². Son altitude est comprise entre 800 m et 1700 m a.s.l. suivant un gradient Sud-Est/Nord-Ouest. Son climat est méditerranéen sub-désertique avec un taux de précipitations annuelles moyen inférieur à 200 mm. Les hivers y sont froids et les étés particulièrement chauds. La zone est légèrement vallonnée notamment à l'approche du Moyen Atlas et sa surface est limoneuse (zones d'épandage) et caillouteuse (reg) créée par des processus d'érosion, notamment liés à des phénomènes de désagrégation mécanique et de déflation éolienne. Cette surface est traversée par un réseau pluvial constitué d'oueds de tailles variables et de lignes de drainage, inondés temporairement lors des épisodes pluvieux.



Figure 7: Photographie de la plaine d'Al Baten.

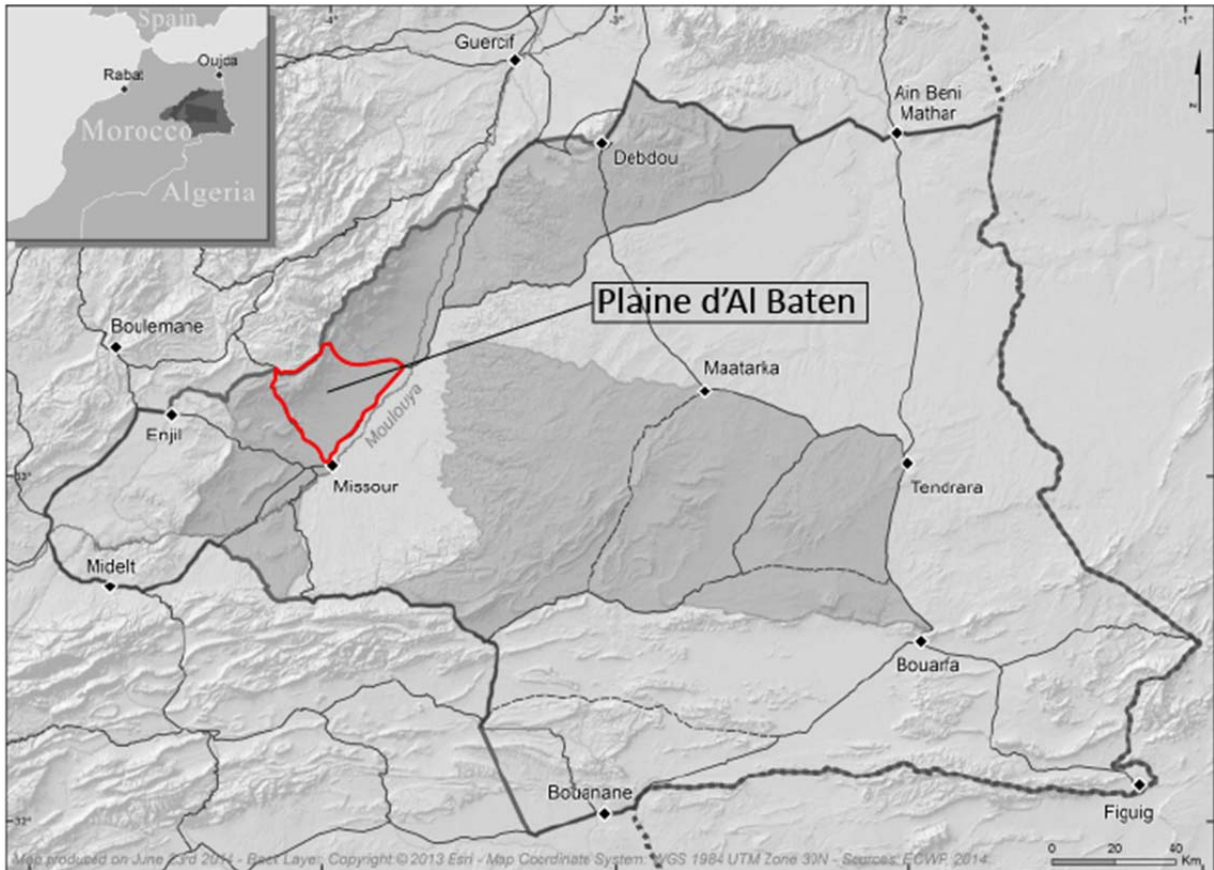


Figure 8: Emplacement de la zone d'étude de l'ECWP au sud-est du Maroc. Les aires grisées représentent les zones non chassées (Hardouin et al. 2015). En rouge est délimitée la plaine d'Al Baten.

Sur les surfaces limoneuses et de type reg, la végétation est steppique, clairsemée et principalement ligneuse. Le jujubier sauvage *Ziziphus lotus*, le Lycium du Pujos *Lycium intricatum subsp. pujosii*, plusieurs espèces de soudes *Salsola pl. sp.*, le tamaris d'Afrique *Tamarix africana*, l'arroche marine *Atriplex halimus*, l'harmel *Peganum harmala*, la stipe à petites fleurs *Stipa parviflora*, l'*Hammada scoparia*, l'*Helianthemum lipii*, le *Retama sphaerocarpa* dominent le cortège végétal de la zone jusqu'à 1000 m d'altitude. Au-delà, ce sont l'alfa *Stipa tenacissima L.* et l'Armoise *Artemisia herba-alba Asso* qui dominent. La végétation se densifie au sein des zones temporairement inondées. On retrouve également des Pistachiers de l'Atlas *Pistacia atlantica Desf.* devenus rares car surexploités (bois de chauffage).

Al Baten abrite une population nicheuse d'outardes houbara protégée de la chasse depuis 1996 (Lacroix 2003) mais qui reste cependant sous l'emprise d'une pression pastorale intensive et croissante. En effet, cette zone est exploitée par des bergers résidents et des nomades qui y font pâturer leurs troupeaux (chèvres, moutons et dromadaires). On y retrouve

également quelques cultures irriguées (oliviers, arbres fruitiers et céréales), en constante extension en raison de la mécanisation de l'agriculture et de forage de puits.

Depuis 2002, chaque année, de la mi-janvier à la mi-juin, les mâles en comportement de parade sont recensés et les coordonnées géographiques de leurs sites de parade sont notées selon un protocole standardisé consistant à des observations circulaires effectuées au sein d'un quadrillage de mailles de 2 x 2 km soit 96 points couvrant l'ensemble de la zone. Chaque point d'observation était effectué toutes les deux semaines.

2.2. Expériences en captivité

Le centre d'élevage principal créé en 1995 à Missouri, comprend 4477 cages individuelles accueillant les adultes reproducteurs (Figure 9). Un autre centre, le centre d'Enjil, situé à 65 km du centre de Missouri, comprend 6464 cages individuelles. Ces cages sont disposées en rangées en extérieur. Elles ont, dans la grande majorité des cas, une dimension de 2 x 2 x 2 mètres.

La nourriture et l'eau sont fournies aux oiseaux tous les jours ad libitum. Les individus mâles et femelles sont pesés à plusieurs reprises au cours de l'année. Durant la période de reproduction, l'activité de parade des mâles est contrôlée quotidiennement à raison d'un passage (le matin, en début d'après-midi et en soirée).

Les mâles sont en contact visuel et auditif les uns les autres mais sont séparés visuellement des femelles qui occupent une unité d'élevage différente. La reproduction s'effectue par insémination artificielle. Le sperme d'un mâle est collecté en moyenne tous les 3 à 4 jours (Saint Jalme et al. 1994). Un mannequin de femelle est présenté au mâle qui approche en effectuant une parade pré-copulatoire avant de copuler avec le mannequin. L'éjaculat est recueilli dans une boîte de Pétri placé sous le cloaque du mâle lors de l'éjaculation puis est transféré immédiatement dans un tube Eppendorf (Saint Jalme & Van Heezik 1996). Cette technique de collecte de sperme permet d'obtenir une quantité de semence proche de celle obtenue lors de copulation naturelle. Le sperme collecté est ensuite analysé en laboratoire afin de déterminer les mesures suivantes : 1- le volume de l'éjaculat, obtenu via la pesée du tube Eppendorf avant et après avoir recueilli l'éjaculat; 2- un score reflétant la motilité spermatique de 0 à 5, attribué après observation sous microscope optique (grossissement x 100) de chaque éjaculat (0; motilité nul, 1 et 2 respectivement 25% et 50% de spermatozoïdes mobiles, 3; entre 50% et 80% de spermatozoïdes mobiles et 4; plus de 80% de spermatozoïdes mobiles); 3- le nombre de spermatozoïdes, déterminé après dilution dans du diluant Lake 7.1. (Lake &

Ravie 1984) à partir d'un spectrophotomètre à une longueur d'onde de 600 nm. La vitalité spermatique et le nombre de spermatozoïdes morphologiquement normaux (sur 100 spermatozoïdes) sont obtenus après coloration à l'éosine-nigrosine et observation sous microscope optique au grossissement x 1000 (Lindsay et al. 1999). Contrairement aux autres mesures qui sont déterminées pour chaque éjaculat, la vitalité spermatique et le nombre de spermatozoïdes morphologiquement normaux sont évalués une seule fois au cours de la saison de reproduction.

Le sperme est ensuite utilisé au cours des trois heures qui suivent son prélèvement pour l'insémination des femelles. L'insémination s'effectue selon un programme génétique basé sur l'apparentement moyen entre les individus, évalué par une analyse généalogique (analyse du pédigrée) (Ballou & Lacy 1995) permettant de maintenir une diversité génétique importante (Lesobre 2008). Une moyenne de 30 millions de spermatozoïdes est utilisée lors de l'insémination. Les œufs sont par la suite collectés de manière journalière afin de stimuler des pontes de remplacement. Ces collectes représentent une moyenne de six œufs par femelle par saison de reproduction. Les œufs sont ensuite placés au sein d'un incubateur à une température de 37,5 à 37,8 °C et un taux d'humidité permettant d'atteindre une perte de masse de 13 à 18 % vis-à-vis de la masse initiale de l'œuf au cours de la période d'incubation qui dure 23 jours. Les œufs sont mirés aux jours 8 et 15 post-incubation afin de détecter toute mortalité embryonnaire. En cas de mortalité et de non-éclosion après 23 jours, les œufs sont ouverts afin d'évaluer le stade de développement de l'embryon. Quatre différents scores sont ainsi attribués selon l'issue de la ponte : 1- échec précoce (pas de développement embryonnaire visible) ; 2- mortalité embryonnaire précoce (avant 3 jours d'incubation) ; 3- mortalité embryonnaire tardive (après 3 jours d'incubation) ; 4- succès d'éclosion.

Dès l'éclosion, les poussins sont transférés dans des bâtiments spécialisés. Les poussins sont nourris à la main selon un protocole spécifique d'imprégnation vis-à-vis de l'homme qui varie en fonction du devenir des poussins, qui sont soit destinés à intégrer la population captive de reproducteur soit à être relâchés afin de renforcer les populations sauvages.



Figure 9: Vue aérienne de l'Emirates Center for Wildlife Propagation: élevage et volières.

3. Enregistrement des séquences de booms

3.1. Enregistrement en milieu naturel

3.1.1. Période d'enregistrement

Des enregistrements en milieu naturel ont été effectués en vue de décrire la structure acoustique des booms et d'analyser les paramètres acoustiques susceptibles de porter la signature individuelle (**chapitre 1**). Les booms enregistrés ont également servi pour les expériences de playback et de propagation (**chapitre 2 et 4**). Ces enregistrements ont été effectués en 2010 et en 2011 de février à fin mai au cours de la saison de reproduction. 252 séquences de booms pour un total de 1623 booms ont été enregistrées chez 27 mâles (18 en 2010 et 19 en 2011).

3.1.2. Matériel d'enregistrement

Les booms étaient enregistrés avec un microphone unidirectionnel Gras 46 AE (réponse fréquentielle: 3,15 Hz à 20 kHz +/- 2 dB) muni d'une boule anti-vent et connecté à un enregistreur Marantz PMD670 (réponse fréquentielle: 0 Hz à 20 kHz +/- 0,5 dB, fréquence d'échantillonnage; 22,05 kHz). L'ensemble du dispositif était dissimulé dans un « faux rocher » (Figure 11). Le microphone était fixé à une hauteur correspondant à celle de la tête de l'oiseau.

3.1.3. Sélection des sujets à enregistrer

Afin d'optimiser nos chances d'enregistrement, nous avons pris en compte divers critères lors de la sélection des sujets potentiels. Il s'agissait de mâles dont la présence sur les sites de parade et dont l'activité de parade ont été vérifiées à plusieurs reprises au préalable. En général, étaient privilégiés les oiseaux les moins farouches, ayant des sites de parade très marqués (accumulation de fientes et/ou piétinement important dû aux courses répétées sur le site) témoignant d'une activité de parade importante sur un site restreint (Figure 10) et les individus bagués et/ou équipés d'un émetteur (radio ou satellite) facilitant leur identification et étant référencés dans la base de données de l'ECWP. Cependant, ce dernier critère concernait peu d'individus sur la zone d'Al Baten aux dates où les enregistrements ont été effectués. Aucun mâle paradant à une distance inférieure à 3 km des routes, ou proche d'une source de perturbation d'origine anthropique (troupeau, habitation) n'a été enregistré, afin de minimiser le bruit de fond. Dans la mesure du possible, nous avons tenté de sélectionner les mâles selon une répartition homogène au sein de la zone d'étude.

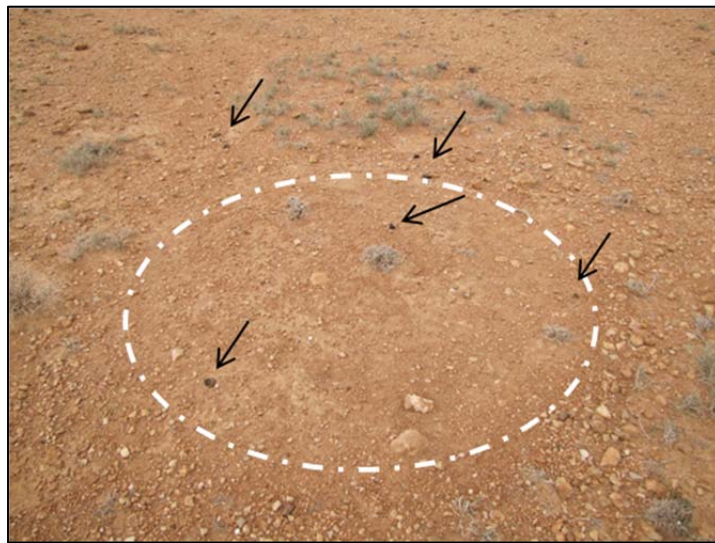


Figure 10: Site de parade marqué avec accumulation de fientes et traces de piétinement important.

Une fois sélectionné, chaque site de parade a été confirmé plusieurs fois avant l'enregistrement afin de repérer les zones d'occupation préférentielle de chaque individu. Dans ce but, l'observateur se positionne entre 300 et 500 mètres du site de parade du mâle focal et observe de manière assidue, tout au long de la matinée, le comportement de parade du mâle sujet. Une fois que le mâle a quitté son site, l'observateur prend les coordonnées GPS

(GPSmap 276C Garmin) des zones où le mâle a été observé en comportement de parade et en fonction, détermine les endroits où les enregistrements pourront être réalisés.

3.1.4. Installation des kits d'enregistrement

Le bon positionnement de chaque micro est fonction des observations de parade antérieures et des indices de présence mais les mâles restent cependant mobiles et peuvent se déplacer de manière conséquente. Ainsi, afin d'optimiser les chances d'enregistrement, trois kits sont positionnés en périphérie des zones de parade préférentielles afin de ne pas interférer avec les comportements de parade. La distance inter-kit est variable et est fonction de chaque site. La disposition du matériel d'enregistrement est achevée au minimum une heure avant le début de la parade soit 3 heures avant le coucher du soleil afin de minimiser les perturbations vis-à-vis des mâles. De même afin de limiter les perturbations, les faux rochers sont intégrés au maximum au paysage (Figure 11).



Figure 11: Kits d'enregistrement. À gauche, un kit installé en périphérie d'un site de parade. À droite, un mâle paradant à proximité d'un kit.

3.1.5. Durée des enregistrements

Les enregistrements ont été réalisés sur l'ensemble de l'activité de parade des mâles, soit une durée moyenne d'enregistrement continu de 14 heures allant de 3 heures avant le coucher du soleil jusqu'au lendemain matin, 3 heures après le lever du soleil.

Si le nombre de vocalisations enregistrées au cours d'une session d'enregistrement était insuffisant, une nouvelle session était réalisée dans les jours suivants.

3.1.6. Conditions d'enregistrement

Afin d'éviter toute perturbation sonore et toute dégradation du matériel, les sessions d'enregistrements étaient annulées lorsque les conditions climatiques n'étaient pas optimales (pluie, vent > 5km/h, brouillard).

3.2. Enregistrement en captivité

➤ Sujets d'étude

Des enregistrements en captivité ont été effectués dans le cadre de 3 expériences distinctes: 1) afin de suivre l'évolution des paramètres acoustiques des booms au cours de la saison de reproduction, 12 mâles ont été enregistrés trois fois au cours de la saison de reproduction en 2012 (**chapitre 2**); 2) afin d'étudier les relations entre les paramètres acoustiques des booms et des traits physiques, physiologiques et comportementaux des mâles, 25 mâles ont été enregistrés en 2012 entre la mi-mars et la mi-avril (**chapitre 2**); 3) afin d'étudier les relations entre les paramètres des booms et des caractères génétiques, 36 mâles ont été enregistrés en 2013 entre la mi-mars et fin avril (**chapitre 3**).

➤ Matériel

L'ensemble des enregistrements a été effectué au centre d'élevage d'Enjil. Les enregistrements sont effectués à l'aide d'un microphone Gras 46 AE (réponse fréquentielle : 3,15 Hz à 20 kHz, +/- 2 dB) muni d'une boule anti-vent et placé sur un trépied à hauteur de l'animal, connecté à un enregistreur Marantz PMD661 (réponse fréquentielle : 0 Hz à 20 kHz +/- 0,5 dB; fréquence d'échantillonnage: 44,1 kHz).

➤ Protocole d'enregistrement

L'ensemble du dispositif d'enregistrement était placé à 1 mètre de la cage du mâle (Figure 12). Aucun comportement d'aversion ou de peur vis-à-vis du matériel d'enregistrement n'a été noté de la part des individus enregistrés. L'expérimentateur se tenait à une vingtaine de mètres de la cage, immobile et notait tout dérangement lié aux individus voisins ou à des personnes chargées de la collecte des mâles et de l'entretien des cages. Les enregistrements effectués au cours de ces périodes de dérangement n'ont pas été intégrés aux analyses. Les enregistrements ont été menés préférentiellement 3 heures après le lever du soleil et trois heures avant le coucher du soleil. Un nombre suffisant de vocalisations a été obtenu durant une seule et même session d'enregistrement pour la majorité des mâles. Afin de minimiser le bruit de fond abiotique, aucun enregistrement n'a été réalisé lors de conditions climatiques non optimales.



Figure 12: Dispositif d'enregistrement placé à 1 mètre de la cage d'un mâle en parade.

4. Analyses acoustiques

Seules les vocalisations de bonne qualité (bon rapport signal-bruit, absence de bruit parasite) ont été isolées et extraites des pistes numériques à l'aide du logiciel GoldWave (version 5.23). Comme toute onde sonore, les booms peuvent être décrits selon trois dimensions: le temps, l'amplitude et la fréquence. L'analyse acoustique a ainsi porté sur différents paramètres dans ces trois dimensions. Les booms ont été analysés à l'aide du logiciel Avisoft-SASlab Pro (R. Specht, version 4.40, Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne). Avant toute analyse, les fichiers étaient sous-échantillonnés dans le but d'obtenir une bonne précision fréquentielle ($F_s = 2756$ Hz, Accuracy = 128), puis filtrés afin de supprimer les bruits parasites (Filtre FFT passe-bas: 0,03 kHz - 0,4 kHz). Un gain numérique de 6 dB a été appliqué sur certaines séquences de faible amplitude lorsque cela était nécessaire.

4.1. Mesures dans le domaine fréquentiel

La densité spectrale est une représentation de l'énergie du signal en fonction des différentes fréquences d'oscillations présentes dans l'onde sonore. Le spectre est obtenu par le calcul de la transformée de Fourier rapide (FFT) sur l'ensemble du signal. Pour chaque boom, les mesures suivantes ont été effectuées:

- Valeurs de la fréquence fondamentale (F_0), des harmoniques (H_1 , H_2 , H_3 , H_4) et leurs amplitudes,

- valeur de la fréquence de plus haute énergie du boom (F_{max}) et son amplitude,
- quartiles, qui représentent les valeurs des fréquences en-dessous desquelles 25, 50 et 75% de l'énergie totale est distribuée (Q_{25} , Q_{50} , Q_{75}),
- quantité d'énergie représentée par les fréquences inférieures à 100Hz ($E < 100\text{Hz}$).

4.2. Mesures dans le domaine temporel

L'oscillogramme donne une représentation du son sous forme d'ondes et suivant deux axes: le temps (en abscisse) et l'amplitude des variations de pression de l'onde sonore (en ordonnée). Pour chaque séquence de booms, les paramètres temporels suivants ont été mesurés:

- Nombre de booms par séquence (NB),
- durée totale de la séquence de boom (DS),
- durée du boom (DB),
- intervalle de temps entre deux booms successifs (DIB).

Le tempo (Temp) correspond au rapport NB/DS.

4.3. Estimation de la modulation de fréquence

Le sonagramme est une représentation tridimensionnelle de la fréquence du son en fonction du temps, l'amplitude étant représentée par une gamme de couleurs qui diffèrent selon l'amplitude. Il repose sur le calcul de la FFT pour chaque pas de temps, correspondant à une fenêtre d'analyse (estimée en points), du signal sonore. La résolution du sonagramme varie en fonction de la taille de la fenêtre d'analyse choisie. Une fenêtre de grande taille minimise la résolution temporelle, tandis qu'une fenêtre réduite diminue la résolution fréquentielle. Dans la mesure où la modulation de fréquence des booms est peu importante, nous avons opté pour une fenêtre importante (taille 1024 points, « Hamming ») afin de maximiser la précision fréquentielle.

Afin d'estimer la modulation de fréquence de chaque boom, la fréquence de début (H_{1d}) et de fin (H_{1f}) du 1^{er} harmonique ainsi que la durée entre ces deux valeurs ont été mesurées sur le sonagramme. La pente de modulation de fréquence (pente MF) correspond au rapport suivant: $((H_{1d}-H_{1f}) / \text{durée de la modulation})$.

5. Mesures de la durée des comportements de parade en milieu naturel

Les durées de la phase de course et de la phase de booming effectuées dans des parades en cercle ou en huit ont été mesurées (**chapitre 1**). Ces deux phases ont été choisies car elles sont sans doute plus coûteuses d'un point de vue énergétique que les autres phases de la parade. De plus, une étude préliminaire a montré que la variance intra-indivuelle de la durée de marche lente était plus importante que celles de course et de booming (Landsmann & Guillemain 2010). Concernant la course, les phases des parades en lignes n'ont pas été estimées car ce type de parade semble être effectué dans des contextes particuliers: lorsque le mâle rejoint un autre site de parade, une femelle, ou d'autres mâles pénétrant dans le territoire.

Ces mesures ont été effectuées en parallèle des sessions d'enregistrements. L'observateur était placé au minimum à 300m du site de parade du mâle, afin de minimiser les dérangements (distance minimum de non dérangement évaluée par l'ECWP pour le protocole de télémétrie). Le choix du point d'emplacement permettait de visualiser parfaitement l'ensemble de la zone de parade du mâle. Les mâles étaient observés à l'aide d'une longue vue Swarovski ATS80 HD 20-60 x 80.

La phase de course a été mesurée chez 15 mâles (4 mâles en 2010 et 11 mâles en 2011, 9 à 15 phases de course par mâle) et la phase de booming chez 10 mâles (en 2011, 15 phases de booming par mâle) au cours d'une période fixe de 3 heures après le lever de soleil. Les mesures ont été mesurées dans la plupart des cas au cours d'une seule matinée. Les prises de données sur 2 matinées consécutives concernent 3 mâles pour la phase de course et 4 mâles pour la phase de booming.

6. Mesures effectuées sur des individus captifs

Certaines données étant difficilement mesurables sur des individus sauvages, nous avons utilisé les données prises de manière routinière par les techniciens du centre d'élevage d'Enjil, sur les mâles captifs ayant été l'objet d'enregistrements. Ces données concernent la morphométrie, certaines mesures de parades et la qualité des éjaculats (**chapitre 2 et 3**). L'âge et le pedigree de l'ensemble des individus enregistrés étaient connus de manière fiable. Les mâles sont pesés plusieurs fois dans l'année et notamment en début de saison de reproduction. Une fois l'âge adulte atteint, la longueur du tarse est mesurée chez tous les individus.

L'activité de parade des mâles est notée journalièrement par le personnel du centre d'élevage. L'activité de parade, mesurée en jours de parade peut être retranscrite en 2 variables: le nombre total de jours où l'individu a été observé en comportement de parade ainsi que le nombre de jours séparant la première et la dernière parade observée durant la saison de reproduction.

Le sperme des mâles, collecté en moyenne deux fois par semaine, est systématiquement analysé en laboratoire afin d'obtenir des informations concernant le volume de l'éjaculat, la motilité spermatique ainsi que le nombre de spermatozoïdes par éjaculat. Le détail sur la mesure de ces données a été décrit précédemment.

7. Expériences de propagation

Etant donné le cycle circadien de l'activité de parade des mâles et les variations journalières des conditions climatiques qui peuvent altérer la transmission des sons, nous avons effectué 4 expériences de propagation à différentes périodes de la journée (**chapitre 4**): en début d'après-midi, période à laquelle les mâles ne paradent pas, au coucher du soleil lorsque les mâles reprennent leur comportement de parade, la nuit et au lever du soleil lorsque l'activité de parade est la plus intense (Figure 13).

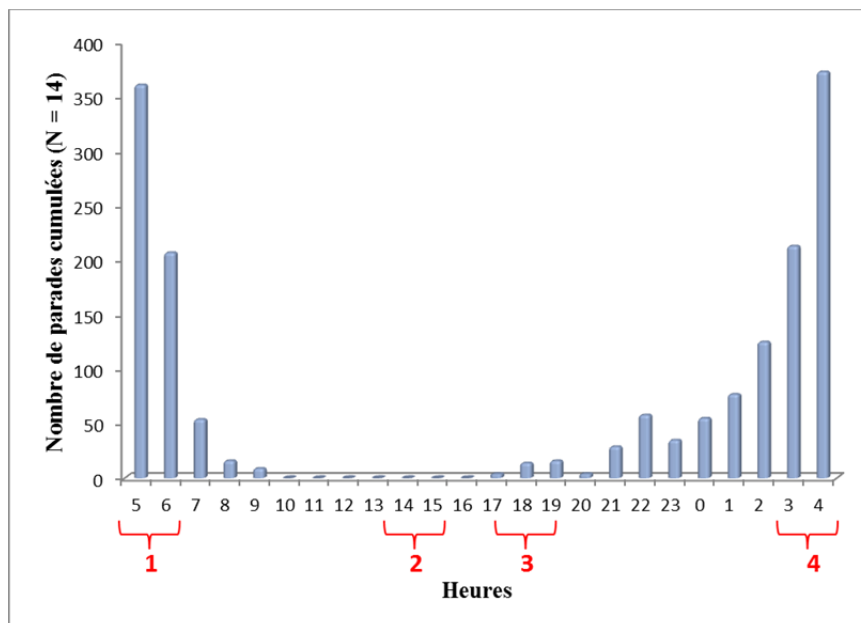


Figure 13: Représentation de l'activité journalière de parade des mâles (N = 14 mâles). Les chiffres en rouge correspondent aux heures où les expériences de propagation ont été réalisées avec 1: expérience réalisée au lever du soleil, 2: expérience réalisée en début d'après midi, 3: expérience réalisée au coucher du soleil et 4: expérience réalisée de nuit.

7.1. Signaux diffusés

Une séquence de 10 secondes comprenant 5 booms avec un bon rapport signal/bruit a été sélectionnée puis filtrée avec un filtre FFT passe bande 30 Hz - 400 Hz afin de s'affranchir de tout bruit parasite. L'amplitude de la séquence a été maximisée à 90%.

Nous avons construit à l'aide de Avisoft-SASlab Pro (R.Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne) une série de 10 séquences. Un chevron correspondant à une modulation de fréquence (positive sur la première moitié puis négative sur la seconde) abrupte de 0 à 2 kHz de 400 ms a été inséré avant chacune des dix séquences de boom, 2 secondes au préalable du premier boom. Ce chevron est un repère permettant de retrouver plus facilement le début des séquences diffusées.

7.2. Procédure de diffusion

Afin d'estimer les modifications subies par les booms durant leurs propagations en milieu naturel, la série de 10 séquences de booms a été diffusée et ré-enregistrée à différentes distances. L'enregistrement à 1 mètre correspond au signal contrôle c'est-à-dire à un signal qui n'a pas encore subi de modification due à la propagation. Les signaux propagés, ont été enregistrés à des distances de 20, 40, 80, 160, 320, 640 et 1280 mètres. Les séquences ont été diffusées à une intensité moyenne de 80 dB SPL enregistrée à 1 mètre du haut-parleur par un décibel-mètre Brüel & Kjaer 2235 (échelle linéaire, slow setting) équipé d'un microphone 4176 (plage de fréquence 2,6 – 18500 Hz dB, précision ± 2 dB). Cette intensité a été choisie à la suite de mesures d'amplitudes effectuées sur des mâles captifs avec un décibel-mètre Brüel & Kjaer 2235 positionné à 1 mètre de la cage de l'individu focal. La diffusion des séquences a été effectuée via un haut-parleur DIVATECH, conçu pour la diffusion de son basse fréquence (réponse fréquentielle de 20 à 2000 Hz ± 6 dB), connecté à un enregistreur Marantz PMD671 (réponse fréquentielle 0 – 20 kHz ± 0.5 dB). Les séquences diffusées ont été enregistrées à l'aide d'un microphone Gras 46AE connecté à un enregistreur Marantz PMD661 (fréquence d'échantillonnage: 44.1 kHz). Le microphone était placé à une hauteur de 0,6 mètre, correspondant à la hauteur d'écoute d'un mâle adulte d'outarde houbara. Les distances d'enregistrements ont été mesurées à l'aide d'un double décimètre pour les distances de 1m et de 20m et à l'aide à un GPSmap 276C Garmin pour les distances de 80, 160, 320, 640 et 1280m. Les emplacements de diffusion et d'enregistrements étaient similaires pour les 4

expériences de propagation et correspondaient à une ancienne zone où des mâles avaient été observés en comportement de parade. Chaque expérience de propagation a été réalisée dans des conditions climatiques semblables, en l'absence de précipitation et de vent.

7.3. Analyse des signaux propagés

Parmi les 10 séquences diffusées à chaque distance d'enregistrement, 6 séquences, considérées de meilleure qualité ont été analysées, et seul le troisième boom de chacune des 10 séquences a été pris en compte pour l'analyse. Les données des 6 séquences ont été moyennées afin de minimiser l'influence de perturbations sonores accidentelles.

Les effets de la propagation sur la modulation d'amplitude, la modulation de fréquence et le spectre fréquentiel des signaux ont été analysés à l'aide du logiciel Avisoft-SASlab Pro (R.Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne). Les modifications de la modulation d'amplitude, ont été mesurées en calculant une enveloppe lissée, permettant de visualiser l'évolution de l'énergie du signal au cours du temps. Les modifications de la composition fréquentielle ont été estimées en calculant un spectre fréquentiel (FFT 4096 points). Pour les enveloppes et les spectres, un coefficient de corrélation linéaire de Pearson a été calculé entre signaux propagés et signal contrôle. Enfin, les modifications de la modulation de fréquence ont été estimées à l'aide de la fonction « spectrogram cross-correlation » du programme Avisoft Correlator du logiciel Avisoft-SASlab Pro (Khanna et al. 1997). Un spectrogramme du troisième boom de chacune des six séquences et pour chaque distance (fréquence d'échantillonnage 22,05Hz, fenêtre de Hamming, $fft = 1024$ points, $frame\ size = 100\%$, $overlap = 87.5\%$) a été effectué et des comparaisons deux à deux entre le signal témoin et le signal propagé ont été réalisées. Les coefficients de corrélation ($n = 6$) obtenus pour chacune des distances ont été moyennés.

7.4. Mesures climatiques et bruit de fond

Nous avons également effectué, aux heures où les expériences de propagation ont été effectuées, des mesures de paramètres pouvant jouer un rôle important dans la propagation des sons (**chapitre 4**).

Tout d'abord, des données météorologiques - température, humidité et vitesse du vent - ont été mesurées. La station météorologique (Campbell scientific GRWS100) d'où proviennent

ces données est située à 45,7 km de la zone où les expériences de propagation ont été entreprises. Le pattern général des conditions climatiques est similaire entre ces deux zones. Des mesures du bruit de fond ont également été effectuées à l'aide d'un décibelmètre Voltcraft SL-451 (plage de fréquence 30-130 dB, précision ± 1.4 dB, slow setting, échelle C) à l'endroit même où les expériences de propagation ont été effectuées. Une mesure par seconde a été prise pendant une durée totale de 5 minutes soit en tout 300 mesures. Ces mesures ont été effectuées deux jours de suite sous des conditions similaires à celles rencontrées durant les expériences de propagation, à savoir l'absence de précipitation et de vent.

8. Expériences de diffusion de leurres acoustiques et visuels

Les tests de play-back ou tests de repasse constituaient en la diffusion de leurres acoustiques et/ou visuels, dans le but de déterminer les paramètres importants codant l'information dans un contexte de compétition intra-sexuelle. Les leurres acoustiques sont des booms naturels ou modifiés, parfois associés à un leurre visuel (mâle empaillé).

8.1. Signaux diffusés

Quatre expériences de playback ont été réalisées au cours desquelles 3 séries de signaux ont été diffusées. Chaque série de signaux consistait en un même signal répété 5 fois. L'intervalle inter-signal était de 3 minutes pour une durée totale de la série de 13 minutes en moyenne.

8.1.1. Signaux acoustiques

Les signaux ont été construits, à l'aide du logiciel Avisoft-SASlab Pro (R.Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne), à partir de séquences de booms de bonne qualité avec un bon rapport signal/bruit, enregistrées en 2010 et 2011 avec des mâles ne faisant pas partie de l'échantillon des mâles testés en playback. Un total de 49 mâles ont été testés au cours de 4 expériences de playback contenant chacune 3 séries de signaux:

➤ Playback 1 (**chapitre 2**)

Deux catégories de séquences naturelles de booms de hauteur fréquentielle différente ont été émises: une catégorie de séquences dont le premier harmonique des booms était, inférieur à 100 Hz et une catégorie de séquences dont le premier harmonique était supérieur à 100 Hz.

Un signal contrôle a également été diffusé, ce signal correspond à un son pur d'une durée de 0.405 s et d'une fréquence de 93 Hz.

➤ Playback 2 (**chapitre 4**)

Un contrôle correspondant à une séquence naturelle de booms a été utilisé lors de cette seconde expérience de playback. Nous avons appliqué sur ce contrôle un filtre passe-bande permettant de conserver uniquement le premier harmonique. Nous avons également utilisé l'interface Graphic Synthesizer du logiciel Avisoft-SASlab Pro afin de supprimer la modulation de la fréquence fondamentale à partir du sonographe du signal contrôle et de recréer la série d'harmonique associée. Le signal de synthèse est construit en conservant le même spectre d'énergie et les mêmes caractéristiques temporelles que celui du boom naturel initial.

➤ Playback 3 (**chapitre 4**)

Il correspond à 3 séries de signaux qui se distinguent par le nombre de booms composant les séquences: un premier signal composé d'un boom unique, un second et un troisième signal composés respectivement de 5 booms et de 10 booms.

➤ Playback 4 (**chapitre 4**)

Chaque mâle est testé soit avec un signal unimodal de nature acoustique correspondant à une séquence naturelle de booms, soit avec un signal unimodal de nature visuelle, soit avec les deux signaux (visuel + acoustique) présentés simultanément.

Excepté pour l'expérience de playback 3, les différents leurres acoustiques diffusés à un mâle donné contenaient un nombre de booms similaires par séquence. L'amplitude de ces séquences de booms a été maximisée à 90%. Afin d'éviter le phénomène de pseudo-réplication (McGregor et al. 1992), trois exemplaires différents de séquences de booms ont été utilisés pour chaque catégorie de stimulus.

8.1.2. Leurre visuel

Le leurre visuel est un mâle adulte outarde houbara naturalisé en posture de booming. Il s'agissait d'un mâle captif du centre d'élevage de Missouri, mort naturellement. Le leurre a été placé dans une boîte en bois (41 x 63 x 69 cm), recouverte de sable fin de couleur homochrome avec le substrat majoritairement rencontré dans la zone d'étude. Des rails ont été ajoutés au socle sur lequel le leurre a été fixé afin que ce dernier puisse être sorti ou être rentré dans la boîte (Figure 14). Un tissu brun/ocre, qu'un dispositif permettait de retirer et rabattre

facilement, placé devant l'ouverture de la boîte, camouflait le leurre à l'intérieur. Aucune aversion des mâles testés vis-à-vis du dispositif n'a été observée.

La présentation du leurre visuel suivait exactement un pattern similaire à celle des leures acoustiques: le leurre est présenté 5 fois par série avec un intervalle de temps de 3 minutes séparant deux présentations du leurre.



Figure 14: Dispositif de diffusion comprenant le haut-parleur et le leurre visuel sorti de sa boîte à gauche et rentré à droite.

8.2. Procédure de diffusion

L'installation de l'ensemble du matériel se faisait 2 heures avant le lever du soleil afin de minimiser les perturbations vis-à-vis du mâle à tester. Un premier expérimentateur (expérimentateur 1) se positionnait à proximité du dispositif de diffusion comprenant le haut-parleur Divatech connecté à un enregistreur numérique Marantz PMD670, le tout alimenté par une batterie 12V, et la boîte contenant le leurre visuel lorsqu'il était utilisé. L'ensemble était camouflé sous un affût homochrome au substrat naturel (Figure 15). Le haut-parleur était placé à même le sol dans la mesure du possible entre 100 et 200 mètres du site de parade du mâle testé. Un second expérimentateur (expérimentateur 2) se plaçait à au moins 300 mètres du site de parade du mâle, sur un point cardinal opposé au dispositif de diffusion. Cet expérimentateur donnait les directives à l'expérimentateur placé sous l'affût et filmait les réponses comportementales du mâle à l'aide d'un dispositif de digiscopie comprenant une longue vue Swarovski ATS80 HD 20-60 x 80 sur laquelle a été fixée une caméra Sony Handycam DCR-SR190. L'expérience débutait au lever du soleil, en absence de perturbations d'origine anthropique ou liées à la présence de prédateurs ou d'individus conspécifiques. Aucune expérience n'a été réalisée en cas de précipitations ou de vent.

L'expérience ne débutait que si l'activité de parade du mâle testé était soutenue avant la première diffusion. Les signaux étaient diffusés à l'intensité naturelle de l'espèce, soit 78 – 80 dB, mesuré à 1 m du hautparleur à l'aide d'un décibelmètre Brüel & Kjaer 2235 équipé d'un microphone 4176. Pour chaque test, et pour éviter tout effet d'ordre, les différentes séries de signaux ont été diffusées dans un ordre aléatoire, au cours d'une même matinée ou au cours de 2 à 3 matinées consécutives, lorsqu'il n'était pas possible de tester les différentes séries le même jour. A la fin de la diffusion d'une série de signaux, il était nécessaire d'attendre que le mâle retourne sur son site de parade initial pour débiter la diffusion suivante. Chaque sujet était testé une seule fois avec chaque série de signaux afin d'éviter tout phénomène d'habituation.



Figure 15: Dispositif de diffusion et expérimentateur dissimulés sous un filet de camouflage.

8.3. Réponses comportementales mesurées

Le comportement des mâles testés au cours des expériences de diffusion a été filmé. Pour chaque catégorie de signal, les réponses comportementales des mâles ont été mesurées pendant une durée de 23 minutes correspondant à 13 minutes de diffusion de signaux et 10 minutes post-diffusion. Les comportements pris en compte lors de l'analyse des vidéos ont été:

- La distance vis-à-vis du haut parleur, correspondant au ratio entre la distance mâle/haut parleur avant le début de la diffusion et la distance minimale mâle/haut parleur après diffusion.
- La latence d'approche du haut-parleur, correspondant au laps de temps entre la diffusion de la première série de signaux et l'initiation de l'approche en direction du haut-parleur.

- La latence avant parade correspondant au laps de temps moyen entre chaque série de signaux diffusés et l'initiation d'une parade par le mâle.
- Le pourcentage de temps passé en comportement de parade, correspondant au temps passé en comportement de parade sur le temps total du test *100.
- Le nombre total de parades effectuées.
- La durée de la phase de course, correspondant à la durée moyenne de la phase de course des parades effectuées pendant le test.
- Le nombre de booms, correspondant au nombre moyen de booms produits pendant les parades effectuées pendant le test.
- La durée de la phase de booming, correspondant à la durée moyenne de la phase de booming des parades effectuées pendant le test.
- Le pourcentage de booms émis en direction du haut-parleur, correspondant au nombre de booms produits en direction du haut-parleur sur le nombre total de booms produits pendant le test *100.

Résultats



Chapitre 1

Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the Houbara bustard.

Cornec C.^{1,2}, Hingrat Y.³, and Rybak F.¹

¹ Univ Paris-Sud, Centre de Neurosciences Paris-Sud, UMR 8195, Orsay, F-91405, France,

² Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco,

³ Reneco for Wildlife Consultants, PoBox 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates.

Ethology, 120, 726–737.

Synthèse chapitre 1

➤ **Contexte**

La possibilité de se reconnaître individuellement et/ou de coder une information sur sa 'qualité' permet aux individus d'adapter leurs réponses comportementales et est donc d'une importance cruciale pour la régulation des interactions sociales (notamment dans un contexte de reproduction). La présence d'une stéréotypie intra-individuelle et de variations inter-individuelles au sein des signaux sont des prérequis pour tout processus de discrimination individuelle.

➤ **Question**

Les différentes phases de la parade des mâles d'outarde houbara ont été décrites, en condition de captivité, par Gaucher et al. (1996) mais n'ont jamais été étudiées en milieu naturel, et les vocalisations de l'outarde houbara nord-africaine, appelées booms, bien que susceptibles de jouer un rôle important dans la communication inter- et intra-sexuelle, n'ont jamais été analysées en détail. L'objectif de notre étude a été d'étudier en conditions naturelles la parade de plusieurs mâles de différents leks, en se concentrant sur les signaux visuels et acoustiques. Dans un premier temps, nous avons déterminé la durée de deux phases de la parade – « course » et « booming » – et décrit en détail les paramètres acoustiques des booms. Dans un deuxième temps, nous avons recherché quels étaient les paramètres acoustiques et visuels impliqués dans le codage de la signature individuelle.

➤ **Analyse**

Concernant les signaux visuels, nous nous sommes restreints à la durée de la phase de course et la durée de la phase de booming, phases qui semblent être les plus coûteuses en termes d'énergie. Pour ces deux phases nous avons respectivement chronométré 15 individus pour la phase de course et 10 individus pour la phase de booming.

Concernant les signaux acoustiques, nous avons enregistré puis analysé dans le domaine temporel et fréquentiel les vocalisations de 17 individus soit un total de 1623 vocalisations.

➤ **Résultats**

Les mâles d'outarde houbara émettent des séquences de plusieurs booms (en moyenne 6.44 ± 1.44 booms/séquence). Les booms sont des sons complexes constitués d'une fréquence fondamentale et de plusieurs harmoniques. Ils sont légèrement modulés en fréquence, suivant

une pente descendante. Ces signaux sont de très basse fréquence, avec une fréquence fondamentale moyenne de 46.52 ± 2.11 Hz.

Aux vus des résultats d'analyse, il apparaît que les mâles d'outarde houbara peuvent être discriminés individuellement sur la base de critères acoustiques et visuels. Les résultats indiquent notamment que le codage de la signature individuelle acoustique est multiparamétrique et est davantage lié à des paramètres fréquentiels. La fréquence maximale et la fréquence du premier harmonique sont les variables qui portent le maximum d'information et permettent potentiellement de discriminer respectivement 25 et 24 individus.

➤ Synthèse

Une signature individuelle basée sur des caractéristiques acoustiques et visuelles a été mise en évidence au cours de cette étude. Cette signature peut potentiellement servir de support à une discrimination individuelle. Des expériences de diffusion de leurre acoustique seront nécessaires afin de comprendre comment cette signature est perçue, décodée et interprétée par les individus récepteurs.

Pour que la discrimination individuelle reste effective au cours de la saison et d'une année à l'autre, les paramètres supportant l'individuelle doivent demeurer stables et donc nécessitera une étude de l'évolution de la signature individuelle au cours du temps.



Individual Signature in a Lekking Species: Visual and Acoustic Courtship Parameters May Help Discriminating Conspecifics in the Houbara Bustard

Clément Cornec*†, Yves Hingrat‡ & Fanny Rybak*

* Univ Paris-Sud, Centre de Neurosciences Paris-Sud, UMR 8195, Orsay, France

† Emirates Center for Wildlife Propagation, Missour, Morocco

‡ Reneco for Wildlife Consultants, Abu Dhabi, UAE

Correspondence

Clément Cornec, Univ Paris-Sud, Centre de Neurosciences Paris-Sud, UMR 8195, Orsay F-91405, France.

E-mail: ccornece@ecwp-ma.org

Received: December 20, 2013

Initial acceptance: February 18, 2014

Final acceptance: April 2, 2014

(L. Fusani)

doi: 10.1111/eth.12244

Keywords: acoustic signal, visual signal, courtship, Houbara bustard, individual signature, lek

Abstract

Selection pressures acting on both intrasexual competition and intersexual relationships may lead to the emphasis of individual variation and might thus lead to the expression of individual signature. This is particularly true in lek mating systems, where providing information on identity and/or quality to potential mates or congeners of the same sex can be essential for individuals to optimize their reproductive success. Visual and acoustic signals produced during the courtship of the lekking North African Houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*), based on field data from wild birds, are investigated here for the first time. Results show that the vocal signals, called booms, are characterized by a very low frequency, a rare phenomenon in birds which should allow booms to propagate over long distances. Results also show that both visual and acoustic signals are individualized and stereotyped between males. Using three methods of analysis, we highlight the acoustic parameters likely to support vocal individual signature and show that such information mainly relies on frequency parameters.

Introduction

Signalling individual identity is extremely important for maintaining the relationships between individuals of the same species in many contexts. Individual recognition occurs when a signaller transmits its identity across distinctive characteristics, and the receiver learns and uses these characteristics during future interactions to identify the sender (Tibbetts & Dale 2007). The ability to identify the sender of a signal allows a receiver to adapt his behaviour, allowing for both sender and receiver to increase their fitness (Charrier et al. 2001; Bee & Gerhardt 2002). This individual recognition, expressed via several channels of communication, can serve in many different social interactions like parent–juvenile recognition (Aubin & Jouventin 1998; Charrier et al. 2001), mate recognition (Speirs & Davis 1991; Brennan 2004), neighbour–stranger discrimination (Bee & Gerhardt 2002;

Briefer et al. 2008), kin recognition or dominance interaction (Hojesjo et al. 1998; Bergman et al. 2003).

In all cases, to achieve individual recognition, it is necessary that the characteristics of the signals transmitted can be clearly distinguished between the individuals (Falls 1982). In other words, the intra-individual variation in one or several parameters of a signal must be smaller than the interindividual variation (Owens & Freeberg 2007).

In birds, vocal individual signature has been well studied in many songbird species (Charrier et al. 2004; Mathevon et al. 2008; Briefer et al. 2009; Kirschel et al. 2011), which produce syntactically complex vocalizations (Catchpole & Slater 2008). Songbirds acquire vocalizations by learning and might consequently produce a large range of acoustic variations in their songs, facilitating conspecific individual recognition and discrimination (Beecher 1982; Pytte & Suthers 1999). Individual signature has also been

demonstrated in species producing vocalizations which are not culturally transmitted and are syntactically simple, but nevertheless support complex information, for example, in Pelecaniformes (McGregor & Byle 1992), in Gruiformes (Budka & Osiejuk 2013) and in Sphenisciformes (Jouventin & Aubin 2002).

Individual signature might also involve visual cues such as physical (plumage, secondary sexual traits) and also behavioural traits, although these have been far less studied, and experimental evidence of their occurrence in birds is scarce (Whitfield 1987; Lank & Dale 2001). Variation in visual cues between males has been more convincingly linked to mechanisms such as neighbour–stranger discrimination (Red-billed queleas *Quelea quelea*, Dale et al. 2001), social ranking (Rohwer 1975), assessment of individual health status (Saino & Moller 1996) and, to a larger extent, female mate choice (Andersson 1994). Choosy females may assess male quality through their plumage reflectance (Mennill et al. 2003), plumage pattern (Morales et al. 2003) or display behaviour (Fusani et al. 2007; Barske et al. 2011).

Sexual selection might shape the evolution of individual signature, through both intrasexual (competition between males) and intersexual (mate choice) processes (Tibbetts & Dale 2007). This is particularly true in species with a lek mating system, where both processes reach their full expression (Trail 1990). A lek is defined as a male display aggregation that females attend primarily for mating, and the contribution of males in the reproductive investment is limited exclusively to the fertilization of females (Höglund & Alatalo 1995). Lekking favours the development of secondary sexual traits, and differences in sexual signals among individuals can be highly important. Although sparsely studied (rare examples include Westcott 1997; Fitzsimmons et al. 2008), such systems provide an ideal framework to study individual signature, as learning and recognition of signals can be favoured by the repeated interaction between individuals.

The North African Houbara bustard, *Chlamydotis undulata undulata*, is a lekking species where courting males are separated by a considerable distance – on average 550 m (Hingrat et al. 2008), aggregating in a so-called ‘exploded-lek’ where aggregation is detectable only when mapped over a large area (Bradbury 1981). In an exploded-lek, long distances between males might be considered as an additional selection pressure acting on the transmission of information. The different phases of the Houbara bustard’s courtship have been described in captivity (Gaucher et al. 1996). It starts by a slow and stereotyped walking,

while the male elevates its beak and erects ornamental black and white feathers on each side of the neck as well as white occipital feathers. It continues with a highly visual phase where the male runs with the neck and the head drawn back between the wings with the white ornamental feathers fully erected. When the male stops running, it produces loud vocal sounds, called booms, emitted in sequences. Considering their faithfulness to their display sites during the breeding season and from year to year (Hingrat et al. 2004), males have the opportunity to stay in contact within the lek over long periods and thus to learn how to discriminate between each other on the basis of signals produced during their courtship.

In this study, we investigated the potential for individual signature in visual and acoustic components of the courtship behaviour of male Houbara bustards. This entailed examining the courtship behaviour of wild males for the first time in the field. We focused on the two main expressive phases of the courtship, which are likely to be the most energetically demanding and thus more likely to be under strong sexual selection: the running phase and the booming phase. We characterized parameters susceptible to support individual signature by identifying visual features stereotyped within males and differing among males. Moreover, we provide an extensive and detailed analysis of the vocal sounds produced during the courtship behaviour and highlight their potential importance in coding for individuality.

Materials and Methods

Study Area

The study was carried out in the plain of Al Baten, an area of foothills covering 663 km², situated on the eastern side of the Middle Atlas mountain range in eastern Morocco (33.23°N, 03.94°W). Altitude in this study area ranges from 800 to 1700 m. The area is characterized by hills and slightly undulating gravel plains (also called reg), covered by sparse shrubby vegetation (Hingrat et al. 2007). The climate is Mediterranean subdesertic with <200 mm of precipitation per year. The population of Houbara bustards in the Al Baten region has been protected from hunting pressures since 1996 (Lacroix 2003).

Courting Males Survey

Displaying males in Al Baten have been surveyed every year since 2002 following a standardized method. From mid-January to June, circular observa-

tions with binoculars are conducted along a 2 × 2 km grid of 96 observation points covering the entire area. Observation points are surveyed every 2 wk at sunrise when males perform their courtships (Johnsgard 1991). Mapping of displaying male coordinates throughout the season allows the identification of seasonal traditional display sites defined as sites with at least 2 d of display observation over the season (Fig. 1; Hingrat et al. 2008). A total of 99 and 74 traditional display sites were identified in 2010 and 2011, respectively. From these sites, we selected 18 males in 2010 and 19 males in 2011 to record visual and acoustic parameters of their courtship (see in the video S1 the different phases of a male Houbara bustard's courtship filmed in 2010). Some of these males were individually equipped with VHF radio-transmitters enabling to distinguish them individually. As not all the males were individually tagged, we cannot entirely exclude the risk of recording the same individual on two different display sites. However, surveys of males equipped with VHF transmitters

conducted between 2002 and 2007 showed their high fidelity to their display site during the breeding season and across breeding seasons (Y. Hingrat, unpubl. data and Hingrat et al. 2004).

Male Observation and Visual Parameters

Two observers placed at least 300 m from the display site observed each male's activity during one or two mornings with binoculars and telescopes. They measured the duration of the running and the booming phases of courtships performed during the first 3 h after sunrise each morning. To minimize the risk of pseudo-replication, the measurements were taken on each male during one morning, excepted for few males (measurements of the duration of the running phase were taken in two consecutive mornings in three males, and measurements of the duration of the booming phase were taken in two consecutive mornings in four males). No measurement was taken if the focal male was disturbed (i.e. – by anthropogenic dis-

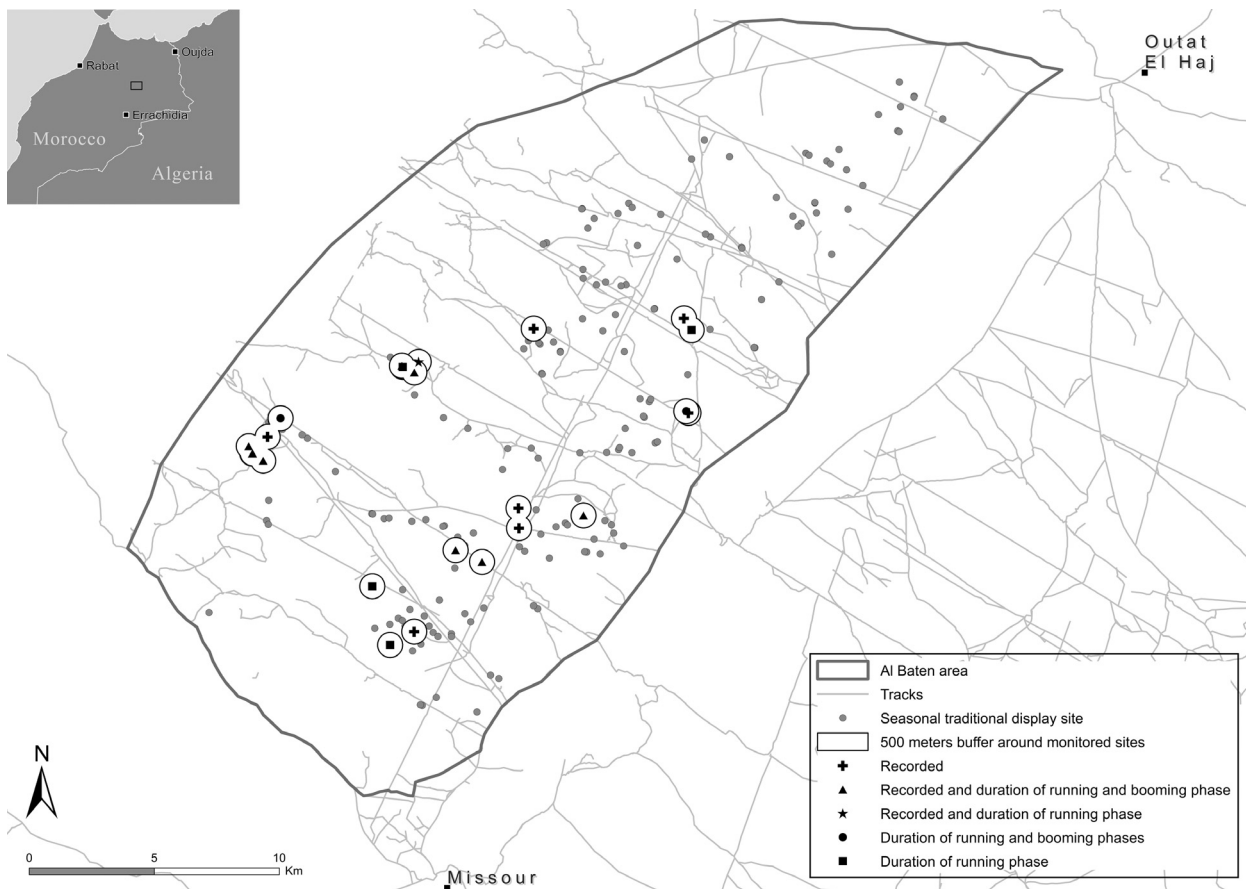


Fig. 1: Map showing the distribution of seasonal traditional display sites of Houbara bustard males in the plain of Al Baten in 2010 and 2011. All the display sites where data were obtained are indicated by the symbols described.

turbance, the presence of a predator or conspecific interaction).

Male Recording and Acoustic Parameters

Male vocalizations were recorded using a recording kit composed of a directional microphone Gras 46AE (frequency response: 3.15 Hz–20 kHz \pm 2 dB), connected to a Marantz PMD670 recorder (Frequency response: 0–20 kHz \pm 0.5 dB, sampling frequency: 22.05 kHz) powered by a 12 Volt battery, which was hidden in a dummy rock. Displaying males are highly mobile on their display sites, especially during the running phase, and the exact location where they stop to perform their booms is often unpredictable. Thus, to maximize the chances of recording each male, three recording kits were installed 3 h before sunset at the periphery of its display site. The recording kits were installed to cover at maximum the area mostly used by the male during its movements, according to preliminary observations. The recording was run continuously from 3 h before sunset to 3 h after sunrise. To minimize the risk of pseudo-replication, the recording of each male was conducted, for most of them (10), the same day or in consecutive days. No recording was carried out when weather conditions were not optimal (i.e. presence of rain or wind). At least ten sequences of booms with a sufficient signal-to-noise ratio to allow further acoustic analyses were recorded per male (an example of a sequence of booms recorded in 2011 is provided in Audio S1). Boom sequences were analysed using Avisoft-SASlab Pro (R. Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Prior to analysis, audio-files were down-sampled at $F_s = 2756$ Hz and filtered to remove background noise (band pass: 30–400 Hz).

The following temporal parameters were measured on the waveform of each sequence of booms: the duration of each boom (DB), the number of booms per sequence (NB), the duration of the entire sequence (DS) and the duration between two successive booms within the same sequence (DIB; Table 1; Fig. 2). The Tempo (Temp) was estimated using the ratio NB/DS.

For each boom, the following frequency parameters were measured from the frequency spectrum: the frequency of maximum amplitude (Fmax), the fundamental and harmonic frequencies (F0 and H1, H2, H3) and the frequencies corresponding to 25%, 50% and 75% of the energy (quartiles Q25, Q50, Q75). The value of energy below 100 Hz ($E < 100$ Hz) was also measured (Table 1; Fig. 2).

Table 1: Analysed acoustic parameters

Temporal parameters	Number of booms per sequence	NB
	Duration of the entire sequence	DS
	Duration between each successive booms	DIB
	Tempo	Temp
Frequency parameters	Duration of boom	DB ^a
	Frequency of maximum amplitude	Fmax ^a
	Fundamental frequency	F0 ^a
	First harmonic frequency	H1 ^a
	Second harmonic frequency	H2 ^a
	Third harmonic frequency	H3
	Frequency corresponding to 25% of the energy	Q25 ^a
	Frequency corresponding to 50% of the energy	Q50 ^a
	Frequency corresponding to 75% of the energy	Q75 ^a
	Value of energy below 100 Hz	$E < 100$ Hz ^a
Frequency modulation	Frequency at start of the 1st harmonic	H1s ^a
	Frequency at end of the 1st harmonic	H1e ^a
	Slope of the frequency modulation	FM ^a

^aCorresponding to the parameters included in the DFA.

To estimate the frequency modulation of each boom, we performed a spectrographic analysis of the 1st harmonic at the start (H1s) and at the end (H1e) of the boom, estimated the duration between these two measurements and calculated the slope using the equation $FM = ((H1s - H1e) / \text{duration})$ (Table 1).

Data Analysis

To identify the acoustic and visual parameters likely to carry information on individual identity, we combined several analyses.

As these booming calls were being studied for the first time in the field, we provided a general description of all visual and acoustic parameters (weighted mean, standard error and range) and compared their variance among males (Kruskal–Wallis ANOVA). Their respective potential of individual coding (PIC) was then assessed using the coefficient of variation (CV; Sokal & Rohlf 1995). For each parameter, we calculated CV_w (within individual CV) and CV_b (between individual CV) using the following formula:

$$CV = 100(1 + 1/4n)(SD/Xmean),$$

where n is the sample size, SD is the standard deviation, and $Xmean$ is the mean of the sample (Scherrer 1984; Sokal & Rohlf 1995). The PIC was determined by the ratios CV_b/CV_w (Scherrer 1984). A PIC value of >1 indicates that the parameter is more variable

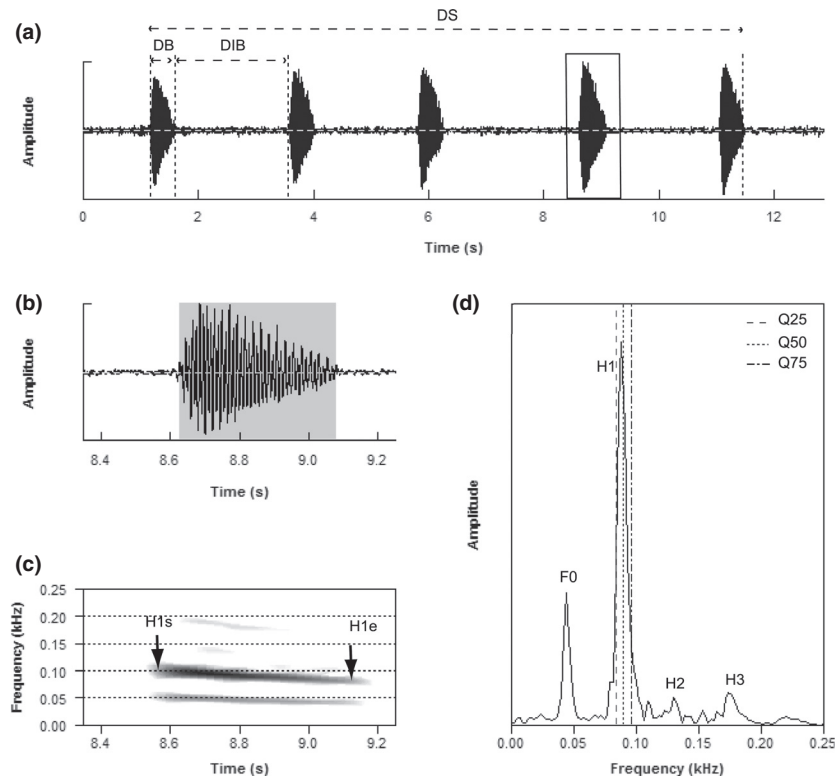


Fig. 2: Acoustic structure of the booms produced by the North African Houbara bustard male (*Chlamydotis undulata undulata*). Waveform of a whole sequence of booms (a) and waveform (b) spectrogram (FFT size: 4096 points, frame size: 90%, hamming window) (c) and amplitude spectrum (d) of the 4th boom, showing temporal and frequency parameters measured. The grey shade on the waveform of the single boom indicates the window used for computing amplitude spectrum. In this example, Fmax equals to H1. See text for definitions.

among than within individuals and thus could encode for individual identity. A parameter with a PIC value of >2 has a high probability for individual coding (Scherrer 1984).

To quantify the potential of each parameter to encode identity and obtain the number of individuals potentially discriminable on the basis of the parameter considered, we measured a stereotypy index (H), coming from the theory of information (Shannon & Weaver 1949), as described in the information analysis method developed by Beecher (1982, 1989). H is derived from the F value obtained from one-way ANOVA analysis. For a given parameter, H is expressed as: $H = \log_2 (F_n (k-1) / k (n-k))^{1/2}$, with F being the one-way ANOVA value resulting from among individuals comparison, n the number of booms and k the number of individuals. A higher value of H for a given parameter indicates a higher potential ability to encode individual identity. The value 2^H gives a theoretical estimate of the number of individuals that can potentially be discriminated on the basis of the parameter considered (Beecher 1982).

Then, to test whether vocalizations could be reliably classified according to the identity of their emitter, we used a discriminant function analysis (DFA) which compares variation among individuals across several levels simultaneously. Twelve acoustic parameters measured on booms were included in this analysis (Table 1). The third harmonic frequency H3 was not included because it was not present in all recorded booms. This analysis gave a set of discriminant functions that combined the parameters of the booms of each individual in such a way that the booms were assigned to the individual and gave a percentage of booms correctly classified. It provided a measure of the ability of the variable combination to discriminate among individuals. To estimate the classification error rate, a cross-validation was performed: two-thirds of the booms ($n = 1102$ booms) was randomly selected for the learning sample, and the remaining one-third ($n = 521$ booms) was assigned to the test sample. The performance of the predictive model was confirmed if it performed as well in the test sample as in the learning sample.

All statistical tests were performed using Statistica 6.1 (StatSoft 2001).

Results

General Description of Visual Parameters

The durations of the running phases of courtship were measured for four males in 2010 (based on 9–13 courtships per male) and for 11 males in 2011 (based on 14–15 courtships per male). The durations of the booming phases were measured in 2011 for ten males (based on 15 courtships per male) (Fig. 1).

The running phase lasted on average 17.55 ± 6.23 s (range = 5.68–36.58), while the booming phase lasted on average 11.11 ± 2.93 s (range = 3.34–23.22). Both the duration of the running phase and the duration of the booming phase were significantly different among males (Table 2).

General Description of Acoustic Parameters

Enough sequences of booms with a sufficient signal-to-noise ratio (252 sequences of booms in total corresponding to in average 14.8 sequences of booms per male) were successfully recorded from nine males in 2010 and from eight males in 2011 (Fig. 1).

Sequence included on average 6.44 booms ± 1.44 (range = 2–11) and lasted on average 13.46 ± 3.05 s (range = 3.1–25.49) with a mean tempo of 0.49 ± 0.05 /s (range = 0.31–0.73). One boom lasted on average 0.41 ± 0.02 s (range = 0.32–0.54). The mean duration between two successive booms within the same sequence was 1.69 ± 0.18 s (range = 0.97–6.58). The booms were characterized by a very low fundamental frequency, with a mean value of 46.52 ± 2.11 Hz (range = 40–54). The majority of the energy (62.62%) was situated below 100 Hz. The frequency peak of maximum amplitude corresponded to the first harmonic with an average value of 92.88 ± 3.93 Hz (range = 82–106). The second and the third harmonics had respective mean values of 139.02 ± 6.75 Hz (range = 115–161) and 186.85 ± 8.47 Hz (range = 170–218). The booms were slightly modulated in frequency with a slope for the first harmonic equals on average to -34.45 ± 3.97 (range = 17.66–53.98). All acoustic parameters differed significantly among males (Table 2).

Individual Signature

All parameters had a PIC value of >1 , indicating that the mean intra-individual coefficient of variation was lower than the interindividual coefficient of variation

Table 2: Kruskal–Wallis, Potential Individual Coding (PIC), Stereotypy index (H) and number of potential signatures (2^H) values of visual and acoustic parameters. Abbreviations and definitions of parameters are provided in Table 1

Parameters	N; n	Kruskal–Wallis H	p-value	PIC	H	2^H
Visual parameters						
Running duration	15; 208	147.144	<0.0001	1.954	2.771	6.826
Booming duration	10; 150	74.642	<0.0001	1.358	2.048	4.135
Sequence acoustic parameters						
DS	17; 252	63.074	<0.0001	1.295	1.548	2.925
NB	17; 252	84.167	<0.0001	1.473	1.731	3.319
Temp	17; 252	79.508	<0.0001	1.412	1.780	3.435
DIB	17; 1370	157.6932	<0.0001	1.091	1.381	2.605
Boom acoustic parameters						
DB	17; 1623	864.114	<0.0001	1.536	3.467	11.057
F max	17; 1610	1254.547	<0.0001	2.542	4.698	25.956
Q25	17; 1619	972.453	<0.0001	1.371	3.193	9.145
Q50	17; 1567	1299.281	<0.0001	1.587	4.569	23.741
Q75	17; 1395	1288.777	<0.0001	2.447	4.392	21.000
E < 100 Hz	17; 1623	1366.328	<0.0001	3.225	4.046	16.517
F0	17; 1623	1198.970	<0.0001	2.373	4.379	20.812
H1	17; 1610	1246.223	<0.0001	2.738	4.604	24.318
H2	17; 1619	1249.182	<0.0001	2.560	4.477	22.275
H3	17; 1567	1007.165	<0.0001	2.414	4.323	20.010
H1s	17; 1395	1150.798	<0.0001	2.176	4.210	18.501
H1e	17; 1623	1115.850	<0.0001	2.320	4.352	20.419
FM	17; 1623	695.210	<0.0001	1.351	3.054	8.304

N, number of males; n, number of measures.

(CV_b/CV_w ranging from 1.35 to 2.73). For visual parameters, the running duration had a PIC value close to 2 and the largest stereotypy index (Table 2). Among acoustic parameters, the ones related to the sequence showed globally low potentiality for individual coding with PIC values only slightly >1, the smallest stereotypy indexes and the smallest numbers of potential signatures (Table 2). The higher values were obtained for the frequency parameters of booms, with PIC values of >2 (except Q25 and Q50). The slope (FM) of the frequency modulation and the duration of the boom (DB) were slightly individualized as PIC values were low (respectively 1.35 and 1.54). In the same way, the H values for frequency parameters were high (except Q25). With the Fmax parameter, up to 25 individuals could potentially be discriminated (Table 2).

The DFA including the 12 parameters measured on booms identified nine significant linear functions that allowed the maximizing of individual segregation (Fig. 3). The cumulative percentage of the first three functions explained 86% of the total variance (Table 3). The DFA assigned almost 80% of the booms to the correct male (n = 17 individuals) and showed that the coding of the acoustic signature is multiparametric. The axis corresponding to the first function explaining 53% of the total variance was strongly correlated with Fmax, H1, H2 and Q50. Only Q75 was correlated with the second axis, explaining 27% of the total variance. Boom duration was the only

Table 3: Three first functions of DFA analysis performed with 12 acoustic parameters of the booms (explaining 86% of the total variance). This analysis attributes correctly almost 80% of the booms (Lambda Wilks = 0.00103, F (192.15) = 80.03, p < 0.001)

Axis	λ1	λ2	λ3
DB	0.113	0.226	-0.874
F max	-0.858	0.033	-0.007
Q25	-0.217	0.167	0.113
Q50	-0.739	0.276	0.334
Q75	-0.003	0.949	0.267
E < 100 Hz	0.489	-0.247	-0.170
F0	-0.063	0.028	-0.044
H1	-0.801	0.032	-0.008
H2	-0.721	-0.088	0.026
H1s	-0.591	0.078	0.003
H1e	-0.636	-0.006	0.028
FM	0.043	-0.014	-0.253
RD (%)	79.255		
CV (%)	78.083		

RD, discrimination rate; CV, cross-validation.

Measures that contributed the most to the three-first functions are in bold.

parameter that separated individuals on the third function, explaining 6% of the total variance (Table 3).

Discussion

To understand the role of visual and acoustic signals in the sexual courtship of male Houbara bustards, a

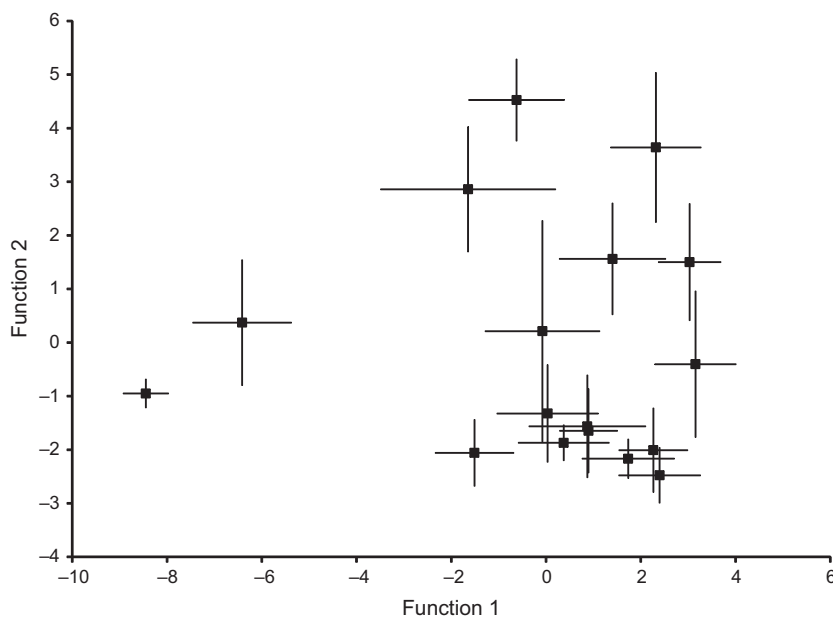


Fig. 3: Position of individuals' barycentre as a function of the first two discriminant function coordinates. Error bars correspond to the standard deviations for each function.

first essential step is to analyse in detail their structure. Gaucher et al. (1996) were the first to highlight that Houbara courtship is not only visual but also vocal and gave a description of some acoustics parameters of the booms performed by a few individuals recorded in captivity. However, the recordings were made with a microphone not fully adapted to low frequency sounds and consequently were unable to detect the complete spectrum of the signals. Here, our analysis demonstrates that when booming, males produce very low frequency, harmonically related sounds which are slightly modulated in frequency with a downward average slope of -34.45 for the first harmonic. Booms are emitted in sequences separated from each other by intervals of silence. We show that the number of booms per sequence varies from 2 to 11. This is a larger range of variation than that observed by Gaucher et al. (1996), who recorded 3–5 booms per sequence. In our study, we also found that the booms were produced with a slower tempo (0.49 boom/s compared with 0.44 boom/s). The differences between our field study and the research of Gaucher et al. (1996) could be related to an alteration of the courtship behaviour in captivity.

These signals are characterized by their very low frequency. Indeed, we demonstrate that the booms of the Houbara bustard are characterized by a fundamental frequency of approx. 46 Hz and the majority of the energy is situated below 100 Hz. The peak of maximum amplitude almost always corresponds to the first harmonic which is situated around 92 Hz. Production in such a low frequency range is quite rare in birds. Other examples include booming in the Eurasian bittern *Botaurus stellaris* (86.6–248.5 Hz, Puglisi et al. 2001) and drumming in the Ruffed grouse *Bonasa umbellus* (energy concentrated at frequencies below 100 Hz, Garcia et al. 2012). Some large-bodied species such as the Dwarf cassowary *Casuarius bennetti* and Southern cassowary *Casuarius casuarius* also produce sounds near the frequency threshold of human hearing (respectively, 32 Hz and 23 Hz; Mack & Jones 2003). Capercaillie *Tetrao urogallus* also produce infrasounds in their flutter-jump displays, the function of which remains unclear (Lieser et al. 2005, 2006; Freeman & Hare 2011; Manley et al. 2011). Several other bustard species have also been noted to emit low-pitched sounds during the breeding season, by booming in the Ludwig's bustard *Neotis ludwigii* (Collar 1996) and in the Great Indian bustard *Ardeotis nigriceps* (Rahmani 1987; Johnsgard 1991), by drumming in the Kori bustard *Ardeotis kori* (Johnsgard 1991; Hallager & Boylan 2004) and by roaring in the Australian bustard *Ardeotis australis* (Olsen & Joseph 2011). The

roar of this last species has been noted to carry for distances of up to 1 km (Collar 1996). However, in existing studies for all these species, no detailed acoustic analysis was performed. Generating low frequency sounds appears to be a good strategy for long-range communication (Garstang et al. 1995; Mack & Jones 2003). Indeed, the use of low frequencies produced at high intensity facilitates the propagation of the signal in the environment as sounds are subjected to differential excess attenuation depending on frequency (Wiley & Richards 1978; Forrest 1994). High frequencies are more easily absorbed into the surrounding environment (Forrest 1994; Bradbury & Vehrencamp 2011), more easily scattered and disrupted by atmospheric turbulence (Catchpole & Slater 2008) and undergo more atmospheric attenuation (Garstang et al. 1995; Kroodsma & Miller 1996). Low frequencies, however, are less vulnerable to these disturbances and carry much further. Thus, in our model species and in other bustards who have also been reported to exhibit exploded-lek mating system (Höglund & Alatalo 1995; Morales et al. 2001), the production of low frequency sounds could be hypothesized as resulting from common selection pressures acting to maximize the range of the emitted signal (increase the active space of the signal) and to maintain communication within a large intra- and intersexual network.

Moreover, the booms are produced in sequences, thus leading to the repetition of the same information. Such sequential redundancy, also found in several non-passerine birds (Jouventin et al. 1999; Lengagne et al. 1999), allows maintaining the information content in a signal despite the degradation of some acoustics features and the decrease in the signal-to-noise ratio during its propagation. Therefore, the use of redundancy and low frequency should allow the Houbara bustard to maximize the propagation of the information content of its booms. Propagation experiments in which booms would be broadcasted and re-recorded at different distances are planned for the future to estimate the effective acoustic active space of the Houbara bustard.

Falls (1982) and Beecher (1982) demonstrated that individual signature unavoidably involves strong stereotypy of all the vocalizations of the same individual, and at the same time, strong disparity among vocalizations of different individuals. This study verifies that these conditions apply for the booms produced by Houbara males. This study also provides the first description of individual identity in the Houbara, based on acoustics parameters using several complementary methods of analysis. Indeed, for all acoustic

parameters, interindividual coefficients of variation were significantly higher than intra-individual coefficients. Moreover, the acoustic structure of the booms is sufficiently distinctive within populations to allow an individual discrimination by a discriminant function analysis, which correctly assigned each boom to the right male with a 80% accuracy rate.

We found that the individual identity coding is multiparametric and relies mainly on spectral parameters and to a lesser extent on temporal parameters. Among the parameters with PIC values >2 , which is considered as high value (Mathevon 1996), the frequency features were the highest individualized acoustic cues. In particular, as shown by 2^H calculation, the frequency of maximum amplitude (Fmax) can potentially discriminate among 25 individuals. Interestingly, within a given lek, the number of males displaying may reach up to twenty individuals (Hingrat et al. 2008; Y. Hingrat, unpubl. data). Future research utilizing playback experiments is needed to demonstrate that male and female Houbara effectively use the individual information in their relationships.

Importantly, we also found that visual signals may also be used for individual discrimination. PIC and stereotypy index values showed that the duration of the booming phase and more significantly the duration of the running phase – both phases in which ornamental black and white feathers are displayed conspicuously – were individualized. This suggests that both vocal and visual features of the courtship are adapted to support individual information within long-range distance networks such as exploded-leks. It would be relevant to investigate whether plumage reflectance or morphology pattern of the ornamental feathers might also be individual specific in the Houbara bustard. These traits have been recently shown to be related to male attractiveness in another bustard species, the little Bustard *Tetrax tetrax* (Jiguet & Bretagnolle 2014).

Dale et al. (2001) stated that ‘individual recognition occurs when an organism identifies another individual according to its distinctive characteristics’ and that features signalling identity are fixed phenotypes, are not condition-dependent nor related to fitness differences and are genetically determined. Due to the costs of their elaboration, sexually selected morphological or behavioural characters (colours, sexual displays, vocalizations, pheromones, etc.) are generally condition-dependent and more variable than non-sexually selected characters (Alatalo et al. 1988). Thus, acoustic and visual features differing among Houbara males may be indicators of a male’s quality and play a role in male–male interaction by allowing males to estimate

the quality of their competitors. These indicators might also be used by females to assess the quality of potential mates. The importance attached to these features is shown by the finding that Houbara bustard males can lose up to 10% of their weight during the breeding season, in relation to their courtship display performance (Saint Jalme et al. 1996). Furthermore, courtship display intensity seems to be an honest signal of male phenotypic and genetic quality, with direct and indirect fitness benefits for females in terms of reproductive success (Chargé et al. 2010) and offspring survival (Chargé et al. 2011). At this stage, our results do not allow discrimination between signals of quality or signals allowing individual recognition. Males in our study were measured on a single day or few consecutive days, while the display season last up to 5 mo. Further investigation thus required to assess whether visual and acoustic parameters vary along the breeding season in terms of duration and strength as season progress (i.e. are they phenology dependent?).

By producing vocalizations constituted of the repetition of a single acoustic unit (the booms), Houbara males are able to convey complex information defining their individual identity. Terry et al. (2005) distinguish two kinds of individuality: discrimination and identification. To achieve discrimination, individuals must differ sufficiently between each other at one given moment to be separated, whereas to achieve identification, individuality must be constant over time. We have identified discrimination in the booms of Houbara bustard, but have yet to describe evidence of identification. Planned studies to examine individual identification will involve recording the same males repeatedly across one breeding season and/or several years to determine whether the acoustic parameters of the booms are constant over time.

If individual identification is verified in Houbara males, an acoustic monitoring survey of different populations could be implemented, providing substantial practical benefits for the conservation of this species. Such non-invasive census techniques offer an alternative to invasive approaches such as trapping and tagging of individuals. This is particularly valuable in the study of rare and secretive species, for species which are sensitive to disturbance and for species which are either logistically or ethically problematic to trap and mark in the field (Gilbert & McGregor 1994; Peake & McGregor 2001).

Acknowledgements

This study has been supported by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership

of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and H. E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. All ECWP's fieldworkers are warmly thanked for their contribution towards data collection. We are particularly grateful to Cécile Landsman and Mathieu Guillemin for their contributions towards male observations and sound recording. We thank Dr Tom Martin for the improvement of the English text. We are very grateful to the two anonymous referees for revision comments and helpful suggestions on a previous version of the manuscript.

Literature Cited

- Alatalo, R., Höglund, J. & Lundberg, A. 1988: Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biol. J. Linn. Soc.* **34**, 363–374.
- Andersson, M. B. 1994: *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, pp. 624.
- Aubin, T. & Jouventin, P. 1998: Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**, 1665–1673.
- Barske, J., Schlinger, B. A., Wikelski, M. & Fusani, L. 2011: Female choice for male motor skills. *Proc. R. Soc. Lond. B* **278**, 3523–3528.
- Bee, M. A. & Gerhardt, H. C. 2002: Individual voice recognition in a territorial frog *Rana catesbeiana*. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**, 1443–1448.
- Beecher, M. D. 1982: Signature system and kin recognition. *Am. Zool.* **22**, 477–490.
- Beecher, M. D. 1989: Signaling systems for individual recognition: an information theory approach. *Anim. Behav.* **38**, 248–261.
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. 2003: Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science* **203**, 1234–1236.
- Bradbury, J. W. 1981: The evolution of leks. In: *Natural Selection and Social Behavior*. (Alexander, R. D., Tinkle, D. W., eds). Chiron Press, New York, NY, pp. 138–169.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 2011: *Principles of Animal Communication*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 697.
- Brennan, P. A. 2004: The nose knows who's who: chemosensory individuality and mate recognition in mice. *Horm. Behav.* **46**, 231–240.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. 2008: How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *J. Exp. Biol.* **211**, 317–326.
- Briefer, E., Aubin, T. & Rybak, F. 2009: Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* **96**, 1067–1077.
- Budka, M. & Osiejuk, T. S. 2013: Neighbour–stranger call discrimination in a nocturnal rail species, the corncrake *Crex crex*. *J. Ornithol.* **154**, 685–694.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 2008: *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 335.
- Chargé, R., Saint Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A. & Sorci, G. 2010: Male health status, signaled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *J. Anim. Ecol.* **79**, 843–850.
- Chargé, R., Sorci, G., Hingrat, Y., Lacroix, F. & Saint Jalme, M. 2011: Immune-mediated change in the expression of a sexual trait predicts offspring survival in the wild. *PLoS ONE* **6**, e25305.
- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P. 2001: Mother's voice recognition by seal pups. *Nature* **412**, 873.
- Charrier, I., Bloomfield, L. L. & Sturdy, C. B. 2004: Note types and coding in parid vocalizations. I: the chick-adee call of the black-capped chickadee *Poecile atricapillus*. *Can. J. Zool.* **82**, 769–779.
- Collar, N. 1996: Family Otididae. In: *Handbook of the Birds of the World*. (Del Hoyo, J., Elliot, A., Sargatal, J., eds). Lynx Edicions, Barcelona, pp. 240–273.
- Dale, J., Lank, D. B. & Reeve, H. K. 2001: Signaling individual identity versus quality: a model and case studies with ruffs, queleas, and house finches. *Am. Nat.* **158**, 75–86.
- Falls, J. B. 1982: Individual recognition by sound in birds. In: *Song Learning and its Consequences*. (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds). Academic Press, New York, NY, pp. 237–278.
- Fitzsimmons, L. P., Barker, N. K. & Mennill, D. J. 2008: Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha *Lipaugus vociferans*, a suboscine songbird. *Auk* **125**, 908–914.
- Forrest, T. G. 1994: From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *Am. Zool.* **34**, 644–654.
- Freeman, A. R. & Hare, J. F. 2011: Infrasonic in the flutter-jump display of Capercaillie (*Tetrao urogallus*): signal or artefact? *J. Ornithol.* **152**, 815–816.
- Fusani, L., Giordano, M., Day, L. D. & Schlinger, B. A. 2007: High-Speed video analysis reveals individual variability in the courtship displays of male golden-collared manakins. *Ethology* **113**, 964–972.
- Garcia, M., Charrier, I., Rendall, D. & Iwaniuk, A. N. 2012: Temporal and spectral analyses reveal individual variation in a non-vocal acoustic display: the drumming display of the Ruffed Grouse *Bonasa umbellus*, L. *Ethology* **118**, 292–301.
- Garstang, M., Larom, D., Raspel, R. & Lindeque, M. 1995: Atmospheric controls on elephant communication. *J. Exp. Biol.* **198**, 939–951.
- Gaucher, P., Paillat, P., Chappuis, C., Saint Jalme, M., Lotfikhah, F. & Wink, M. 1996: Taxonomy of the Houbara

- Bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis* **138**, 273–282.
- Gilbert, G. & McGregor, P. K. 1994: Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *J. Field Ornithol.* **65**, 335–348.
- Hallager, S. & Boylan, J. 2004: Kori Bustard Species Survival Plan Husbandry Manual. National Zoological Park, Washington, DC, pp. 118.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Seabury, J. & Rautureau, P. 2004: Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis* **146**, 314–322.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Le Nuz, E. & Lacroix, F. 2007: Habitat use and mating system of the Houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. *J. Ornithol.* **148**, 39–52.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N. & Lacroix, F. 2008: Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hot-spot model apply to the Houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*? *J. Avian Biol.* **39**, 393–404.
- Höglund, J. & Alatalo, R. V. 1995: *Leks*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, pp. 248.
- Hojesjo, J., Johnsson, J. L., Petersson, E. & Jarvi, T. 1998: The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behav. Ecol.* **9**, 445–451.
- Jiguet, F. & Bretagnolle, V. 2014: Sexy males and choosy females on exploded leks: correlates of male attractiveness in the Little Bustard. *Behav. Process.* **103**, 246–255.
- Johnsgard, P. A. 1991: *Bustards, Hemipodes, and Sandgrouse: Birds of Dry Places*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 275.
- Jouventin, P. & Aubin, T. 2002: Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Anim. Behav.* **64**, 747–757.
- Jouventin, P., Aubin, T. & Lengagne, T. 1999: Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Anim. Behav.* **57**, 1175–1183.
- Kirschel, A. N. G., Cody, M. L., Harlow, Z. T., Promponas, V. J., Vallejo, E. E. & Taylor, C. E. 2011: Territorial dynamics of Mexican Ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis* **153**, 255–268.
- Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. 1996: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY, pp. 587.
- Lacroix, F. 2003: The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self-sustaining population of Houbara bustards in eastern Morocco. *Houbara News* **5**, 2.
- Lank, D. B. & Dale, J. 2001: Visual signals for individual identification the silent 'song' of Ruffs. *Auk* **118**, 759–765.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J. & Jouventin, P. 1999: How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy condition? *Proc. R. Soc. Lond. B* **266**, 1623–1628.
- Lieser, M., Berthold, P. & Manley, G. A. 2005: Infrasound in the capercaillie *Tetrao urogallus*. *J. Ornithol.* **146**, 395–398.
- Lieser, M., Berthold, P. & Manley, G. A. 2006: Infrasound in the flutter jumps of the capercaillie *Tetrao urogallus*: apparently a physical by-product. *J. Ornithol.* **147**, 507–509.
- Mack, A. L. & Jones, J. 2003: Low-frequency vocalizations by cassowaries *Cassuaris* spp. *Auk* **120**, 1062–1068.
- Manley, G. A., Lieser, M. & Berthold, P. 2011: Studies of infrasound production and perception by the Capercaillie (*Tetrao urogallus*): a reply to Freeman and Hare. *J. Ornithol.* **152**, 817–818.
- Mathevon, N. 1996: What parameters can be used for individual acoustic recognition by the greater Flamingo? *C. R. Acad. Sci. III* **319**, 29–32.
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., da Silva, M. L., Sebe, F. & Boscolo, D. 2008: Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PLoS ONE* **3**, e1580.
- McGregor, P. K. & Byle, P. 1992: Individually distinctive bittern booms: potential as census tool. *Bioacoustics* **4**, 93–109.
- Mennill, D. J., Doucet, S. M., Montgomerie, R. & Ratcliffe, L. M. 2003: Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla* black and white signals of sex and rank. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**, 350–357.
- Morales, M. B., Jiguet, F. & Arroyo, B. 2001: Exploded lek: what bustards can teach us. *Ardeola* **48**, 85–98.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E. & Alonso, J. 2003: Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *J. Ethol.* **21**, 51–56.
- Olsen, P. & Joseph, L. 2011: *Stray Feathers: Reflections on the Structure, Behaviour and Evolution of Birds*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 288.
- Owens, J. L. & Freeberg, T. M. 2007: Variation in chick-a-dee calls of tufted titmice, *Baeolophus bicolor*: note type and individual distinctiveness. *J. Acoust. Soc. Am.* **122**, 1216–1226.
- Peake, T. M. & McGregor, P. K. 2001: Corncrake *Crex crex* census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Anim. Biodivers. Conserv.* **24**, 81–90.
- Puglisi, L., Pagni, M., Bulgaeelli, C. & Baldaccini, N. E. 2001: The possible functions of calls organization in the bittern *Botaurus stellaris*. *Ital. J. Zool.* **68**, 315–321.

- Pytte, C. L. & Suthers, R. A. 1999: A bird's own song contributes to conspecific song perception. *Neuroreport* **10**, 1773—1778.
- Rahmani, A. 1987: Protection for the great Indian bustard. *Oryx* **21**, 174—179.
- Rohwer, S. A. 1975: The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* **29**, 593—610.
- Saino, N. & Moller, A. P. 1996: Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow. *Behav. Ecol.* **7**, 227—232.
- Saint Jalme, M., Williams, J., Mickaelian, I. & Paillat, P. 1996: Seasonal variation of LH, sex steroids, body mass, molt, display, and laying in two subspecies of Houbara bustard, *Chlamydotis undulata macqueenii* and *Chlamydotis undulata undulata*, housed in outdoor cages under natural conditions. *Gen. Comp. Endocrinol.* **102**, 102—112.
- Scherrer, B. 1984: *Biostatistique*. Chicoutimi, Montreal, pp. 850.
- Shannon, C. & Weaver, W. 1949: A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* **27**, 379—423.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995: *Biometry*. 3rd edn. Freeman, New York, pp. 887.
- Speirs, E. A. & Davis, L. S. 1991: Discrimination by adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, between the loud mutual calls of mates, neighbours and strangers. *Anim. Behav.* **41**, 937—944.
- StatSoft 2001: *Statistica v6.0. for Windows* (Computer program manual). StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Terry, A. M. R., Peake, T. M. & McGregor, P. K. 2005: The role of vocal individuality in conservation. *Front. Zool.* **2**, 1—16.
- Tibbetts, E. A. & Dale, J. 2007: Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 529—537.
- Trail, P. W. 1990: Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution* **44**, 1837—1852.
- Westcott, D. A. 1997: Neighbours, strangers and male-male aggression as a determinant of lek size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 235—242.
- Whitfield, D. P. 1987: The social significance of plumage variability in wintering turnstone, *Arenaria interpres*. *Anim. Behav.* **36**, 408—415.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1978: Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **3**, 69—94.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article:

Video S1: A video recorded in the field in 2010, showing the different phases of a male Houbara bustard's courtship.

Audio S1: An example of a sequence of booms recorded in the field in 2011.

Chapitre 2

The meaning of Boom calls in a lekking bird: identity or quality information?

Cornec C.^{1,2}, Hingrat Y.³, Robert A.⁴ and Rybak F.¹

¹ Univ Paris-Sud, Institut des Neurosciences Paris-Saclay, UMR 9197, Orsay, F-91405, France,

² Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco,

³ Reneco for Wildlife Consultants, PoBox 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates,

⁴ UMR 7204 MNHN CNRS- UPMC, Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, Museum d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, FR-75005 Paris, France.

Animal Behaviour, accepté

Synthèse chapitre 2

➤ Contexte

Pour que les vocalisations d'individus familiers soient discriminées et permettent une identification individuelle, il faut que les paramètres acoustiques supportant le codage de l'information individuelle soient stables et constants dans le temps.

Par ailleurs, la production des vocalisations est sous l'influence de multiples caractères morphologiques, physiologiques et de facteurs environnementaux susceptibles d'être à l'origine de variations individuelles non stables dans le temps. Dans ce cas, les vocalisations peuvent fournir des informations fiables non plus sur l'individualité mais sur la « qualité » des individus, informations potentiellement utilisables dans un cadre de choix du partenaire et/ou de compétition.

➤ Question

L'objectif de notre étude est de déterminer si les variations inter-individuelles des paramètres acoustiques des booms codent une information sur l'identité individuelle ou sont la conséquence de différences en termes de « qualité » entre les mâles, et de déterminer si ces différences sont décodées et interprétées dans les interactions entre mâles. Dans ce but, nous avons répondu aux trois questions suivantes :

- Les paramètres codant la signature individuelle sont-ils stables ou variables dans le temps durant la saison de reproduction ?
- Existe-t-il une relation entre les paramètres acoustiques et la « qualité » des mâles, caractérisée par différentes caractéristiques physiques, physiologiques et comportementales ?
- Les mâles prennent-ils en compte cette information durant leurs interactions ?

➤ Analyses et expérimentation

- Nous avons enregistré et analysé les vocalisations de 13 mâles, trois fois au cours de la saison de reproduction.
- Les paramètres acoustiques des vocalisations de 24 mâles ont été mis en relation avec des caractères relatifs à la qualité : âge, caractères physiques (masse et taille du tarse), caractères spermatiques (volume de l'éjaculat, nombre et motilité des spermatozoïdes) et caractères comportementaux (intensité de parade).

- Nous avons testé les réponses comportementales de mâles à la diffusion de signaux différant par leur fréquence fondamentale – paramètre significativement lié à des caractères de qualité.

➤ **Résultats**

- Certains paramètres acoustiques et notamment ceux codant la signature individuelle varient significativement au cours de la saison de reproduction.
- Il existe des corrélations significatives entre les paramètres acoustiques, notamment les paramètres fréquentiels et des caractéristiques physiques et comportementales. Les résultats montrent que les individus qui produisent les vocalisations les plus graves sont ceux qui ont les masses les plus importantes et qui parquent le plus.
- La diffusion de booms induit des réponses comportementales significativement différentes en fonction de la fréquence fondamentale des booms.

➤ **Synthèse**

L'évolution de la signature individuelle au cours de la saison de reproduction affaiblit la potentialité d'une discrimination individuelle.

Les relations entre les paramètres acoustiques des booms et la masse et l'intensité de parade des individus montrent que la variation inter-individuelle des paramètres acoustiques serait d'avantage liée à des différences en termes de qualité que d'individualité.

Les paramètres fréquentiels des booms supportent effectivement une information prise en compte par les mâles lors des interactions agonistiques.

Abstract

In mating systems where sexual selection is intense, providing information on identity and quality to congeners may strongly influence reproductive success. In the lekking North African houbara bustard, males perform a spectacular courtship that includes highly visible displays and low frequency vocalizations called booms. Booms are individualised and may play a role in individual recognition. However, this hypothesis is valid only if boom parameters are fixed phenotypes that do not change over time. It is also possible that they convey information about male quality. Using captive birds, we investigated if booms' characteristics vary over time, and if they related to physiological, physical and behavioural traits of the males. We showed that booming calls varied over the breeding season and that the males producing lowest frequency booms were the heaviest and displayed the most. Using playback experiments in the field we tested if wild males use the frequency of rival booms as an indicator of their opponents condition. We found that males' behavioural responses were significantly different according to the frequency of the signals played back. Males responded to booms simulating heavier intruders (lower frequency), which presumably represented a bigger threat, by increasing the duration of their running phase and by decreasing the duration of their booming phase, potentially bluffing on their own condition. Thus, booms convey information on male quality rather than identity, and are key acoustic signals in the agonistic relationships between lekking males.

Keywords: courtship behaviour, exploded-lek, Houbara bustard, intra-sexual competition, vocal communication

Introduction

Individual distinctiveness is widespread among taxa and can be signalled visually (Detto, Backwell, Hemmi, & Zeil, 2006; Tibbetts, 2002), acoustically (Charrier, Aubin, & Mathevon, 2010; Vergne, Avril, Martin, & Mathevon, 2007), chemically (Kent & Tang-Martínez, 2014; Krause, Krüger, Kohlmeier, & Caspers, 2012), or electrically (McGregor & Westby, 1992) between signallers and receivers. The ability to identify individuals can have important roles in different social contexts such as parent-juvenile interaction (Aubin & Jouventin, 1998; Charrier, Mathevon, & Jouventin, 2001), mate or kin recognition (Bergman, Beehner, Cheney, & Seyfarth, 2003; Speirs & Davis, 1991), neighbour-stranger discrimination (Bee & Gerhardt, 2002; Briefer, Aubin, Lehongre, & Rybak, 2008), or dominance interaction (Höjesjö, Johnsson, Petersson, & Järvi, 1998). The process of recognition relies on the existence of consistent variation in some signal parameters between individuals. However, individual variation does not necessarily mean individual discrimination and signal parameters expressing a high degree of phenotypic variation between individuals may also indicate quality (Dale, Lank, & Reeve, 2001).

Signals of individuality and quality might both influence reproduction success, especially when sexual selection is intense. In the context of male competition, signals supporting signatures of identity or reflecting various qualities are exchanged between males and can be used to regulate their interactions (Bradbury & Vehrencamp, 2011). On the one hand, the ability to distinguish individuals (neighbour, stranger, or kin) allows the territory holder to adapt its behavioural response (e.g. to run away, to fight or to tolerate) and optimise its expenditure of time and energy (Lovell & Lein, 2004; Temeles, 1994). On the other hand, the ability to distinguish between opponents of differing quality through reliable signals can help prevent costly confrontations (Tibbetts & Dale, 2004, 2007).

The North African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) is a bird species with a lek mating system (Hingrat et al., 2004). Leks are defined as ‘assemblies of adult males which females visit solely for the purpose of copulation’ (Bradbury & Gibson, 1983). In the houbara bustard, males compete for display sites before females start to breed and remain faithful to their sites that they defend up to five-month during the breeding season, and also between years (Hingrat, Saint Jalme, Chalah, Orhant, & Lacroix, 2008). In this context, intra-sexual competition is high and intra-sexual communication might be of crucial importance for males to gather and hold a display site within the lek. Males perform courtship displays on sites separated by large distances - on average 550 m - within so-called ‘exploded leks’

(Hingrat et al., 2008). As a part of their courtship, males produce very low frequency vocalisations called booms, with an average fundamental frequency of 46 Hz (Cornec, Hingrat, & Rybak, 2014). Given that producing low frequency sounds is known to be an effective strategy for long-range communication (Garstang, Larom, Raspet, & Lindeque, 1995; Mack & Jones, 2003), we hypothesize that booms are involved in communication between houbara males within the exploded lek. Recent experiments in the field confirmed this assumption with booms being detectable beyond 600 meters (Cornec et al., in prep). The parameters of booms have recently been shown to be individualised, especially the frequency parameters (Cornec et al., 2014). They may carry information about the individuality or the quality of the bird, both variables being potentially involved in the relationships between competing males. However, booms can only be good candidates for supporting identity recognition if they are constant over time and not condition-dependent (Dale et al., 2001). Indeed, when traits are costly to elaborate and to maintain, they are often condition-dependent. They are also often subject to change over time according to individual phenotype, its investment in reproduction and its response to social and environmental factors. In that case, traits may not signal information about identity but about quality (Briefer, Vannoni, & McElligott, 2010). Few studies have investigated the variability of individual acoustic signals over time (Gilbert, Tyler, & Smith, 2002; Kirschel et al., 2011; Lengagne, 2001; Peake et al., 1998). It is nonetheless a first criteria to evidence the potentiality for individual recognition to persist over long period and is one way to disentangle between real individuality or quality information (Tibbetts & Dale, 2007).

Here, we first investigate if acoustic signals of houbara males are stable across the breeding season by recording and analysing the booms produced by the same individuals at three different times during the breeding season. We then examined the relationships between the acoustic parameters of booms and measurements of physical, physiological and behavioural traits that might reflect the sender's quality: age, body size and weight, courtship activity and sperm quality. As a large number of vocalisations were necessary to achieve precise analysis, and taking into account the difficulty and the potential uncertainty of performing recordings in the field, these two studies were achieved using captive bred houbara bustards. This allowed us to work on males raised and maintained in controlled conditions. Additionally, it also provided access to some traits impossible to measure in the field, such as sperm volume, motility and number of spermatozooids. Finally, we investigated, in the field, if booms were effectively used by males to estimate the potential quality of their opponents in intra-sexual competition. To that aim, booms differing in acoustic parameters

and correlated to specific quality traits were played back to males holding display sites and we compared their behavioural responses.

Material and method

Study Species

The North African houbara bustard is classified as Vulnerable by the IUCN Red List of Threatened Species (Birdlife International, 2014) due to excessive hunting pressure, poaching, human disturbance and habitat degradation (Le Cuziat et al., 2005). It inhabits steppe and semi-desert areas with open and scattered vegetation (Hingrat, Saint Jalme, Ysnel, Le Nuz, & Lacroix, 2007). During the breeding season (January–May), males perform conspicuous and spectacular courtship displays (Gaucher et al., 1996). The courtship is a sequence of several distinct phases including a highly visual ‘running’ phase, where the bird runs in circular motions with the white feathers on the neck and the head fully erect, and a ‘vocal’ phase, during which the male produces low frequency sounds called booms (Cornec et al., 2014). Males devote several hours per day to courtship activity, especially from dusk to dawn, and are faithful to their display sites over the season and from year to year (Hingrat et al., 2008).

Recordings in captivity

Recordings were carried out on captive males within the breeding station of the Emirates Center for Wildlife Propagation (Enjil, Morocco), between February and May 2012. In the station, breeding adults are housed outdoor in individual cages (2 x 2 x 2 m) arranged in rows (see Chargé et al., 2014 for details). Males might be in visual and acoustic contact with each other, but are visually separated from females, which are housed in separated breeding units. In the breeding station, all the birds are of known age.

Subjects

Individual and seasonal variation of booms: To study whether booms’ acoustic parameters vary over the time, 13 males were chosen at random (4 to 13 years old) and were recorded at three different times during the breeding season in 2012: at the start (14 to 23 February), at the middle (28 March to 10 April) and at the end of the season (18 to 25 May).

Relationships between acoustic parameters and male quality traits: To study the relationships between males’ quality traits and acoustic parameters, 25 males were recorded between 28

March and 10 April 2012. Since sperm quality varies with a male's age (Preston, Saint Jalme, Hingrat, Lacroix, & Sorci, 2011), we selected 13 'young' males between 2 to 5 years old and 12 'old' male between 9 to 13 years old. In birds, male vocalisations can be affected by their body weight (e. g. Mager, Walcott, & Piper, 2007). Therefore, within the 'young' males categories 6 males were selected as 'light' [1630 to 1980g] and 7 males were selected as 'heavy' [2377 to 2500g]. Within the 'old' males categories, 6 males were selected as 'light' [1830 to 2100g] and 6 males were selected as 'heavy' [2126 to 2500g].

Ethical notes

The birds used in the captive breeding part of the study were artificially bred in agreement with the 'Ministère de l'Agriculture, Développement Rural et des Pêches Maritimes, Direction Provinciale de l'Agriculture de Boulemane, Service Vétérinaire' (Nu DPA/48/285/SV) under permit N° 01-16 / VV; OAC / 2007 / E; Ac / Ou / Rn. The birds were individually housed in cages of 2 x 2 x 2 meter (see Chargé, Saint Jalme, Lacroix, Cadet, & Sorci, 2010; Chargé et al., 2014). Bird handling and measurements were performed by trained bird keepers or doctors of veterinary medicine employed by the ECWP to minimize any adverse effects (e.g. stress, trauma).

Acoustic recordings

Male vocalisations (booms) were recorded using a microphone Gras 46AE (frequency response: 3.15Hz – 20 kHz \pm 2dB), connected to a Marantz PMD661 recorder (Frequency response: 20 – 24 kHz \pm 1 dB, sampling frequency: 44.1 kHz). The microphone was placed on a tripod at the head height of the target male at a distance of 1 m from the cage in front of it. The experimenter stood still at about 20 m from the cage so as not to disturb the courtship activity of the focal male. Recordings were performed at dawn and at dusk (when courtship activity is the most intense) with the aim of gathering at least ten sequences of booms per male with a good signal-to-noise ratio. Each male was usually recorded within a single day. No recording was carried out when weather conditions were not optimal (i.e., rain or wind).

Acoustic parameters

As the number of booms per sequence varies between males (Cornec et al., 2014), only the first boom of each sequence was analysed using Avisoft-SASlab Pro (R.Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Prior to analysis, audio-files were down-sampled at $F_s = 2756$ Hz and filtered to remove background noise (band pass: 30 - 400

Hz). The duration of each boom (DB) was measured on the waveform as well as the following frequency parameters measured on the frequency spectrum: the fundamental and harmonic frequencies (F0 and H1, H2), the frequency of maximum amplitude (Fmax), the frequencies corresponding to 25, 50 and 75 % of the energy (quartiles Q25, Q50, Q75) and the value of energy below 100 Hz ($E < 100\text{Hz}$). The frequency modulation (FM) was also assessed on the spectrogram by measuring the 1st harmonic at the start (H1s) and at the end (H1e) of the boom, estimating the duration between these two measurements, and calculating the slope using the equation $FM = ((H1s - H1e) / \text{duration})$.

Male quality traits

Male quality was assessed using physical (body weight and size), physiological (sperm) and behavioural (courtship activity) traits, which are condition-dependent and related to male fitness (Chargé et al., 2010; Chargé, Sorci, Hingrat, Lacroix, & Saint Jalme, 2011; Loyau & Lacroix, 2010).

Body weight and size

As an index of body condition reflecting fat reserves (Hardouin, Reby, Bavoux, Burneleau, & Bretagnolle, 2007), body weight was measured using a balance ($\pm 1\text{g}$ precision). Males were weighed before recording to select light and heavy individuals (see above) and again after recording. As an additional index of body size the tarsus length was measured with a sliding calliper ($\pm 1\text{mm}$ precision). There was no correlation between tarsus length and body weight (Spearman's rank correlation coefficient: $r_s = 0.095$, $N = 24$, $P = 0.658$).

Sperm quality

Houbara reproduction in captivity at the ECWP is based on artificial insemination, and the sperm of all the reproductive males is collected according to a controlled breeding program (see Chargé et al., 2014 for details). Ejaculates are collected using a dummy female and a Petri dish held under the male's cloaca when copulation occurs (Saint Jalme & van Heezik, 1996). The semen is then transferred to an Eppendorf tube for subsequent measurements of: 1) volume, assessed by weighing the Eppendorf tube before and after the semen collection, 2) sperm motility, scored from 0 to 5 under a light microscope (x 100) using a mass motility index (0, null motility; 1, 25% of mobile spermatozoa; 2, 50% of mobile spermatozoa; 3, between 50% and 80% of mobile spermatozoa; 4, more than 80% of mobile

spermatozoa), and 3) the number of spermatozoa per ejaculate assessed after a dilution in a Lake 7.1 diluent (Lake & Ravie, 1984) using a spectrophotometer at a wavelength of 600 nm. The mean ejaculate volume, the mean total number of spermatozooids per ejaculate, and their average motility characterize the ejaculate quality.

Courtship activity

Male behaviour was checked daily, and males exhibiting courtship behaviour were noted as displaying males (Chargé et al., 2010). Courtship activity of each male was estimated by examining courtship intensity (equal to the ratio of total number of days in which courtship activity was scored during the breeding season/ time elapsed between the first and the last days where courtship activity was observed during the breeding season).

Experiment in the field

Subjects and location

A playback experiment was carried out between 6th February to 20th March 2013 in the plain of Al Baten, situated on the east side of the Middle Atlas in eastern Morocco (33.23°N, 03.94°W). The climate is semi-desertic with less than 200 mm of precipitation per year. The area is characterized by hills and slightly undulating gravel plains (also called reg) intersected by large wadis and temporarily flooded areas. Vegetation is often fairly dense in the wadis and sparse and shrubby in reg (Hingrat et al., 2007). The population of houbara at Al Baten has been protected from hunting since 1996 (Lacroix, 2003). Displaying males in Al Baten have been surveyed every year since 2002 (see Hingrat et al., 2008). A total of 66 display sites were identified in 2013. From these we randomly selected 12 displaying males.

Signals played back

Playback stimuli were prepared using Avisoft-SASlab Pro (R. Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Three types of signals were played back: two natural sequences of 4 to 6 booms of different fundamental frequencies, the ‘low-frequency booms’ and the ‘high-frequency booms’ and one control sequence. The ‘low-frequency booms’ have the first harmonic situated below 100 Hz [82 to 90 Hz], the ‘high-frequency boom’ have the first harmonic situated above 100 Hz [103 to 111 Hz]. The natural sequences of booms were selected from our data bank of previous recordings from 2011 and 2012 (Cornec et al., 2014) of males not included in this experiment. The frequencies of booms were within the species’

natural frequency range. The control sequence corresponded to a pure tone of 0.405 s with a frequency of 93 Hz, repeated 4 to 6 times. For a given male, the three types of sequences played back always included the same number of booms. For each stimulus, a single sequence was repeated 5 times every 3 minutes. To avoid pseudo-replication, we used a panel of 3 different sequences of booms per type of signal to test the 12 males.

Playback procedure

Outside of the playback experiments, all males were recorded to analyse the frequency of their booms. To achieve this, recording kits including a microphone Gras 46AE (frequency response: 3.15 Hz – 20 kHz \pm 2dB) connected to a Marantz PMD670 recorder (Frequency response: 0 – 20 kHz \pm 0.5 dB, sampling frequency: 22.05 kHz) powered by a 12 Volt battery hidden in a dummy rock were installed at the periphery of the display site of each focal male. Recordings were run continuously from 3 hours before sunset to 3 hours after sunrise (Cornec et al., 2014).

Experimental signals were played back with a numeric recorder (Marantz PMD670, Frequency response: 0 – 20 kHz \pm 0.5 dB, sampling frequency: 22.05 kHz) connected to a low-frequency loudspeaker (frequency response: 20 to 2000 Hz \pm 6 dB, Divatech) powered by a 12 Volt battery. Signals were played at an intensity estimated to be normal for the birds (78 – 80 dB, measured at 1 m from the loudspeaker with a Brüel & Kjaer 2235 sound level meter, linear settings). Two hours before sunrise, the loudspeaker was positioned on the ground close to the focal male's display site and concealed under a mesh net. As the average distance between display sites is about 550 meters (Hingrat et al., 2008), we initially aimed to settle the loudspeaker between 100 and 200 m from the focal male display site to simulate a competitor intrusion. Due to environmental constraints (topography and vegetation), and to avoid alteration of the signal, the loudspeaker was instead situated between 120 to 278 m from male's display site. One experimenter stayed hidden under a mesh net close to the loudspeaker to broadcast the signals. A second experimenter was installed 300 m from the display site in order to observe the male's behaviour with a telescope, and inform the first experimenter when to start the playback using portable radios. The experiment started at sunrise, when the focal male was at its display site. The three signals were played back randomly on the same day for the majority of males, and on two consecutive days for few ones. Between two playbacks, we waited until the male came back near to its initial display site and returned to its initial courtship activity. Under rainy or windy weather, no playback experiment was performed.

All tests were conducted over a 1-2 day period for each male. All males were confirmed to be displaying on their site after the experiment was completed.

Response measures

For each trial, the behaviour of the tested male was video-recorded throughout the whole playback session using a high definition camera (Sony Handycam DCR-SR190) mounted on a telescope (Swarowski ATS80 HD 20-60 x 80). The response behaviour of the male was measured over a total of 23 min – i.e., during 13 min corresponding to the broadcast of the stimulus and during 10 min after the broadcast. The following responses were scored: (1) distance to the loudspeaker, corresponding to the ratio: initial distance male-loudspeaker before the broadcast / minimal (male approach) or maximal (male runaway) distance male-loudspeaker after the broadcast, (2) the latency to approach, corresponding to the time between the onset of the first signal played back and the time of initiating an approach towards the loudspeaker, (3) the latency before courtship corresponding to the mean latency between each of the five sequences broadcasted and the first following courtship, (4) the percentage of time spent in courtship, (5) the total number of courtships, (6) the mean duration of the running phase, (7) the mean number of booms produced, (8) the mean duration of the booming phase, and (9) the percentage of booms emitted in direction of the loudspeaker.

Statistical Analysis

Prior to each analysis, the normality of data was verified using Kolmogorov-Smirnov and Shapiro–Wilk tests. In some case, in order to reduce biases associated with scaling, all values were standardized using Fisher z-transformation (Fisher, 1915): Standard Score = (raw score – mean score for the variable) / Standard deviation.

Individual and seasonal variation of booms: To test if vocalisations could be reliably classified according to the identity of their emitter, we used a discriminant function analysis (DFA) including 12 acoustic parameters carried out on data from the three periods (start, middle, end) separately. We retained the first two factors of the DFA (λ_1 and λ_2), which explained the majority of the variation. To test if vocalisations change over the season we applied repeated measure ANOVAs on acoustic parameters recorded across the three periods. The Scheffe's test was used for post-hoc analyses.

Relationship between acoustic parameters and male quality traits: To test the relationship between acoustic parameters and male quality traits, we used linear mixed effects models. Prior to constructing the models, we checked correlations among independent variables using Pearson's correlation tests. As only sperm quality variables were correlated with each other, we performed a principal component analysis (PCA) on the three sperm quality variables and used the first two axes of the PCA (PC1(spz) and PC2(spz)) in all subsequent analysis (see detailed results on correlation analysis and PCA in Appendix Fig. A1 and Appendix table A1).

We then assessed the relationships between individual traits (independent variables) and acoustic parameters (dependent variables) using linear mixed effects models. Individual identity was included in all models as a random effects variable. For each dependent variable (i.e., acoustic parameters), we first developed a candidate model set including all possible combinations of the independent variables. In all cases, our global model included the six individual traits (Age, Weight, Tarsus length, Courtship intensity, PC1(spz), PC2(spz), Table 3 and Appendix table A2 to Appendix table A14) as continuous fixed effects variables. We ranked models based on the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc), identified best models (i.e., ΔAICc from the best model <10) and calculated associated Akaike weights (w) (Burnham & Anderson, 2003). To assess individual traits effects, we calculated model-averaged partial regression coefficients (β) for each covariate based on the set of best models. We determined the relative importance of each covariate based on the sum of w across the entire model set. We reported 95% confidence intervals (CIs) around β for each covariate and deemed an effect significant if unconditional CIs did not include zero. Detailed results are presented in Appendix table A2 to Appendix table A14 and a results summary is presented in the main body of the article, which only includes significant covariates.

Experiment in the field: All behavioural responses were compared using Friedman tests or repeated measure ANOVAs. Post-hoc comparisons were made using Fisher's Least Significant Difference (LSD). Although there is a considerable debate about whether such corrections should actually be made for multiple comparisons using the same data set (Nakagawa, 2004), we account for the number of comparisons being performed and the alpha value was adjusted using the Holm-Bonferroni sequential method (Holm, 1979; Rice, 1989). All statistical tests were performed using Statistica 6.1 (Statsoft, 2001). The modelling of acoustic parameters as functions of individual traits was performed with R 3.0.2 (R

Development Core Team 2013), specifically with the lme4 (Bates & Sarkar, 2007) and MuMIn (Barton, 2011) packages.

Results

Individual and seasonal variation of booms

The three DFA including the 12 parameters measured on all the booms produced by the 13 males assigned 81%, 87% and 88% of the booms to the correct male at respectively the start, the middle and the end of the season. The cumulative percentage of the first two functions explained between 74% and 76% of the total variance depending on the period (Table 1). The acoustics parameters most significantly correlated to the axis corresponding to the first function (λ_1) and to the second function (λ_2) were not all the same in the three times of recordings (Table 1). Thus, males were individually segregated on the basis of their booms but the parameters loading the most significantly on the functions were not the same across season.

Table 1: Two first discriminant functions of the three DFA analyses performed with 12 acoustic parameters of the booms (RD: discrimination rate, PV: Percentage of variance explained by the two first discriminant functions (λ_1 and λ_2) at the start (Wilks Lambda = 0.00097, $F_{156.16} = 12.08$, $P < 0.001$), the middle (Wilks Lambda = 0.00046, $F_{156.16} = 14.03$, $P < 0.001$) and at the end (Wilks Lambda = 0.00097, $F_{144.15} = 12.63$, $P < 0.001$) of the breeding season. Bold types indicate correlations greater than $|r| = 0.5$.

Axis	λ_1	λ_2	λ_1	λ_2	λ_1	λ_2
Season	Start		Middle		End	
DB	-0.003	-0.006	0.088	-0.254	0.153	-0.382
F max	-0.087	0.486	-0.057	-0.177	-0.102	0.074
Q25	-0.093	0.616	-0.037	-0.015	-0.119	0.514
Q50	-0.644	0.106	-0.536	-0.042	-0.651	-0.033
Q75	-0.163	-0.093	-0.071	-0.085	-0.080	0.042
E<100Hz	0.662	0.068	0.598	-0.045	0.748	-0.001
F0	-0.534	0.170	-0.535	0.073	-0.463	-0.042
H1	-0.489	0.129	-0.549	-0.111	-0.503	-0.090
H2	-0.345	0.233	-0.327	0.172	-0.427	0.242
H1s	-0.599	-0.325	-0.419	0.612	-0.563	-0.390
H1e	-0.577	0.267	-0.572	-0.474	-0.589	0.231
FM	0.078	0.508	-0.068	-0.873	0.019	0.453
RD (%)	81.188		87.624		88.021	
PV(%)	76.5		74.5		74.7	

When examining each parameter separately, significant variations across the season were observed for all the parameters except for Q25, Q75 and FM (Table 2). In particular, frequency values increased significantly over the season. For example, H1 varied on average of 3.13 ± 2.85 Hz over the season (Figure 1).

Table 2: Results of the repeated measure ANOVA and Scheffe’s post-hoc tests on 12 acoustic parameters of booms recorded at three different times during the breeding season. Significant results are in bold.

Acoustic parameters	rANOVA		Scheffe's tests <i>P</i> values		
	<i>F</i>	<i>P</i>	Start/Middle	Start/End	Middle/End
DB	5.356	< 0.05	< 0.05	0.997	< 0.05
Fmax	9.420	< 0.001	0.213	< 0.001	0.062
Q25	0.255	0.777	--	--	--
Q50	6.790	< 0.01	0.694	< 0.01	< 0.05
Q75	0.854	0.438	--	--	--
E<100Hz	6.664	< 0.01	0.546	< 0.01	0.068
F0	7.810	< 0.01	0.27	< 0.01	0.096
H1	9.420	< 0.001	0.213	< 0.001	0.062
H2	8.210	< 0.01	0.082	< 0.01	0.266
H1s	11.55	< 0.001	0.153	< 0.001	< 0.05
H1e	5.522	< 0.05	0.353	< 0.05	0.204
FM	0.072	0.930	0.984	0.930	0.980

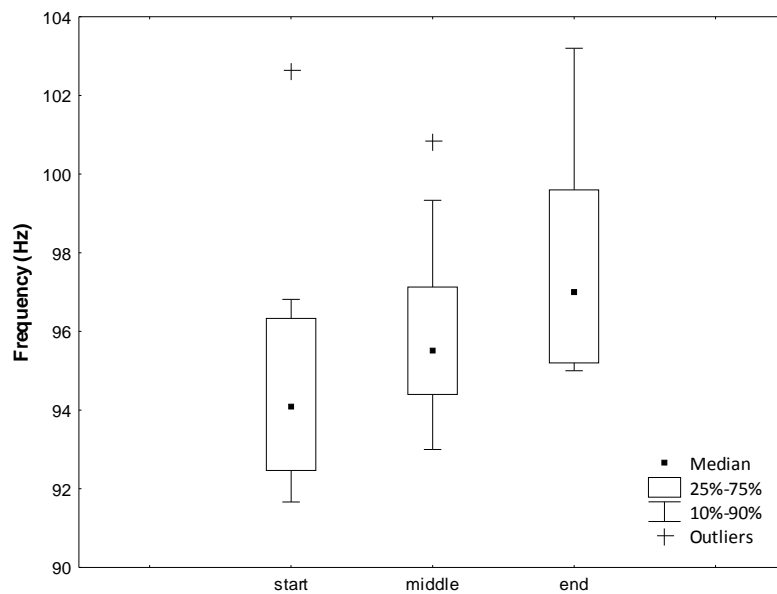


Figure 1: Median with percentiles 25 – 75 % and 10 – 90 % and outliers of the first harmonic frequency of booms produced at the start (February), at the middle (March-April) and at the end (May) of the breeding season ($N = 13$ males).

Relationship between acoustic parameters and male quality traits

Multiple model comparisons for each acoustic dependent variable and the multiple regression multi-model inference procedure (detailed in Appendix table A2 to Appendix table A14) highlighted the trait variables most consistently and strongly associated with acoustic parameters (Table 3). Several acoustic parameters possessed significant negative associations with weight and courtship intensity (Table 3). In particular both weight and courtship intensity had a strong negative effect on Fmax, F0, H1, and H2 (Table 3, see Appendix table A2 to Appendix table A14 for detailed results). These results indicate that males producing the lowest frequency booms are the heaviest and display the most. There was also a significant negative relationship between boom duration (BD) and weight. Only one acoustic parameter was significantly associated to tarsus length: a moderate positive effect on Q25. None of acoustic parameters were associated to Age, PC1(spz) and PC2(spz) variables.

Table 3: Model-averaged partial regression coefficients (β) from generalized linear mixed-effects models of the 12 acoustic parameters in relation to individual traits. Weight (W) for a covariate indicates relative importance of that covariate in the average model as the sum of its Akaike weights across all models where it occurs. Random effects for individual identity are fitted for all models. Only coefficients significantly different from zero are presented (full detailed results are presented in Appendix table A2 to Appendix table A14).

	Age		Weight		Tarsus length		Courtship intensity		PC1(spz)		PC2(spz)	
	W	β	W	β	W	β	W	β	W	β	W	β
DB	-	-	0.66	0.053	-	-	-	-	-	-	-	-
Fmax	-	-	0.99	-7.538	-	-	1	-14.734	-	-	-	-
Q25	-	-	-	-	0.95	5.79	-	-	-	-	-	-
Q50	-	-	1	-8.55	-	-	1	-11.9	-	-	-	-
Q75	-	-	1	-3.20E+01	-	-	-	-	-	-	-	-
E<100Hz	-	-	0.94	2.26E-01	-	-	0.76	2.63E-01	-	-	-	-
F0	-	-	0.99	-0.413	-	-	1	-7.1	-	-	-	-
H1	-	-	0.99	-7.01	-	-	1	-1.31E+01	-	-	-	-
H2	-	-	1	-11.632	-	-	1	-17.672	-	-	-	-
H1s	-	-	0.96	-6.081	-	-	1	-12.445	-	-	-	-
H1e	-	-	1	-7.82	-	-	1	-1.32E+01	-	-	-	-
FM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Behavioural responses to signals played back

The mean duration of the running phase, the mean duration of the booming phase and the percentage of booms emitted in direction of the loudspeaker were significantly different in response to the three types of signals (Table 4). Pairwise comparisons showed that the mean duration of the running phase was significantly different in response to low frequency and high frequency booms (Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.03$), and in response to low frequency booms and control signal (Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.036$). No significant difference was observed between high frequency booms and control signal (Fisher LSD test $N = 12$, $P = 0.94$). The mean duration of the booming phase was significantly different in response to low frequency booms and high frequency booms (Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.018$). No significant difference was observed in response to low frequency booms and control signal, and between high frequency booms and control signal (respectively Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.096$ and Fisher LSD test $N = 12$, $P = 0.37$).

Table 4: Mean, Standard Error and outputs of Friedman and repeated measure ANOVA tests conducted on nine behavioural responses to the playback of low and high frequency stimuli and control stimulus. Significant results are in bold.

Behavioural response	Low frequency boom	High frequency boom	Control signal	Repeated measure Anova (RMA) or Friedman Test	<i>F</i>	<i>P</i>
	Mean \pm <i>SD</i>	Mean \pm <i>SD</i>	Mean \pm <i>SD</i>			
Distance to the loudspeaker	0.803 \pm 0.225	0.878 \pm 0.207	0.946 \pm 0.176	Friedman	3.622	0.163
Latency to approach	184.134 \pm 222.165	169.583 \pm 282.923	104.376 \pm 203.839	Friedman	1.515	0.469
Latency before courtship	89.853 \pm 37.884	87.340 \pm 27.872	75.305 \pm 19.156	RMA	0.77	0.475
% time spent in courtship	95.785 \pm 8.735	90.680 \pm 20.119	98.455 \pm 4.189	Friedman	0.609	0.738
Total number of courtships	8.417 \pm 2.539	9.333 \pm 2.570	9.417 \pm 2.193	RMA	0.897	0.422
Mean duration of running phase	18.862 \pm 8.973	14.833 \pm 4.890	14.954 \pm 7.601	RMA	4.479	0.023
Mean number of booms	4.300 \pm 2.825	5.688 \pm 2.459	5.300 \pm 3.219	Friedman	3.167	0.205
Mean duration of booming phase	8.437 \pm 4.916	11.859 \pm 4.559	10.818 \pm 6.121	RMA	4.744	0.019
% of booms emitted in direction of the loudspeaker	0.347 \pm 0.310	0.622 \pm 0.344	0.326 \pm 0.307	RMA	4.824	0.018

Following this result, we tested if the response of the focal male varied according to their own boom characteristics by investigating relationships between the frequency of their first harmonic and the alteration of the duration of their running phase. This alteration was estimated as the difference between the duration of the running obtained in response to the playback of low frequency booms and control signal. Interestingly, the males who altered their running phase least were those that produced the lowest frequency booms (Spearman's rank correlation coefficient: $r_s = 0.67$, $N = 12$, $P = 0.017$).

The percentage of booms emitted in the direction of the loudspeaker (Table 4) was significantly greater in response to high frequency booms than in responses to control signal, as well as in response to low frequency booms, (Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.011$ and Fisher LSD test $N = 12$, $P_{corr} = 0.017$). No difference was reported between low frequency booms and control signal (Fisher LSD test $N = 12$, $P = 0.85$).

Discussion

In a result that is consistent with the results obtained on wild houbara males (Cornec et al., 2014), captive males could be individually discriminated on the basis of acoustic parameters of their booms with high accuracy rate of assigning each boom to the correct male (from 81% to 88% at different times of the season). However, the acoustic parameters supporting individual identification were not constant and varied significantly along the breeding season. In general, the frequency of the booms increased gradually over the season and the most important difference was noted for the first harmonic of the booms (H1), which is also the most important source of inter-individual variation (Cornec et al., 2014). Such vocal changes over time could be explained by several hypotheses. The vocal tract might have undergone anatomical changes during the breeding season, producing modifications of the acoustic parameters of the booms, as has been demonstrated in the case of the Eurasian bittern, *Botaurus stellaris* (Poulin & Lefebvre, 2003). Such changes could also be driven by steroid levels, as shown in several species of birds in which the vocal apparatus is androgen-sensitive and can be modified anatomically by testosterone treatment (e.g. Cynx, Bean, & Rossman, 2005; Fusani, Beani, & Dessi-Fulgheri, 1994). Interestingly, in the houbara, testosterone level is the highest in January at the beginning of the courtship period and decreases over the breeding season (Saint Jalme, Williams, Mickaelian, & Paillat, 1996). Thus changes in testosterone level and changes in acoustic parameters over the season seem to covary and suggest a possible hormonal control of boom production that remains to be tested

experimentally. Changes in the frequency of booms might also reflect muscular fatigue at the level of the production organ. Thus, if their frequency content varies with the physiological and physical condition of the males, booms might be less related to males' individuality than to their quality (Dale et al., 2001; Tibbetts & Curtis, 2007). Indeed, our study showed that several parameters of the booms were significantly related to traits that are condition-dependent, such as weight and courtship intensity. In other words, males who produced the longest and lowest frequency booms had the largest weights and displayed the most.

Numerous studies have established a relationship between call frequency and body size or body weight (in insects: Brown, Wideman, Andrade, Mason, & Gwynne, 1996; in fishes: De Jong, Bouton, & Slabbekoorn, 2007; Ladich, 1998; in reptiles: Hibbitts, Whiting, & Stuart-Fox, 2007; in anurans: Howard & Young, 1998; Richardson, Joly, Léna, Plénet, & Lengagne, 2010; in mammals: Taylor, Reby, & McComb, 2010). All these studies describe a negative correlation between body size or weight and the frequency content of the vocal signals. In terrestrial mammals, this covariation between body size and frequency is largely explained by the fact that bigger males have larger laryngeal apparatus, which in turn produce lower frequencies (reviewed in Taylor & Reby, 2010). Likewise, for several mammal species, formant frequencies are determined by the length of the vocal tract and the resonance capacity of vocal apparatus. These can be reliable indicators of body size (e.g. koala, *Phascolarctos cinereus* Charlton et al., 2011; giant panda, *Ailuropoda melanoleuca* Charlton, Zhihe, & Snyder, 2009; rhesus monkeys, *Macaca mulatta* Fitch, 1997; red deer, *Cervus elaphus* Reby & McComb, 2003; black and white colobus monkey, *Colobus guereza* Harris, Fitch, Goldstein, & Fashing, 2006; dogs, *Canis familiaris* Riede & Fitch, 1999; southern elephant seals, *Mirounga leonina* Sanvito, Galimberti & Miller, 2007), which in turn can determine fighting ability and reproductive success (Charlton, Reby, & McComb, 2008; Reby et al., 2005). In birds, at an interspecific level, larger species tend to produce lower pitched songs (doves: Tubaro & Mahler, 1998; woodcreepers: Palacios & Tubaro, 2000; songbirds: Badyaev & Leaf, 1997; Bertelli & Tubaro, 2002). Such relationship between frequency and body size are less clear within species (correlation: Barbaud, Mariani, & Jouventin, 2000, no correlation: Appleby & Redpath, 1997; Cardoso et al., 2008; Hardouin et al., 2007; Mager et al., 2007; Miyazaki & Waas, 2003). However, as with the houbara, a relationship between body weight and frequency level has also been found in other non-oscine species (Appleby & Redpath, 1997; Hardouin et al., 2007; Mager et al., 2007; Miyazaki & Waas, 2003).

According to Ryan and Brenowitz (1985), low-pitched vocalizations are more energetically demanding to produce and only males in good condition (i.e. heavier males) can emit very

low frequency vocalizations and maintain the cost of their production. In addition, the relationship between low frequency vocalizations and body weight may reflect the fact that heavier males are also characterized by higher testosterone levels, which sequentially affect the frequency of their vocalizations (Hardouin et al., 2007, but see experiments in grey partridges *Perdrix perdrix*: Fusani et al., 1994, and zebra finches *Taeniopygia guttata*: Cynx et al., 2005).

The frequency of booms was not only related to the physical condition of the males (body weight) but also to their courtship intensity. Interestingly, it has been shown recently that in houbara males, the body weight, the ejaculate volume and the courtship intensity genetically co-vary (Chargé et al., 2013), and that performing a costly courtship behaviour (Saint Jalme et al., 1996) reflects good physiological condition and genetic quality (Chargé et al., 2010, 2011). Females have also been shown to be sensitive to courtship intensity (Loyau & Lacroix, 2010), with potential fitness benefits (direct and indirect) when mating with males displaying at highest rates (Chargé et al., 2010, 2011). Our results bring new insight on the mechanisms involved in sexual selection in the houbara, showing that not only the visual component of the male courtship, but also the acoustic structure of their booms, might be used by females as an honest signal to extract information on prospective mate quality.

If the acoustic structure of vocalizations encodes reliable information for choosy females (on genetic and phenotypic traits of their mate, Gil & Gahr, 2002; Reby & McComb, 2003), this information might also be involved in male - male competition (e.g., in anurans: Ryan, 2001; in mammals: Taylor & Reby, 2010). This is thought to occur in another lekking species, the little bustard *Tetrax tetrax*, whose calls were recently hypothesized to function both as intersexual and intrasexual signals (Morales et al., 2014). Indeed, signals can be used between competing males, especially during agonistic exchanges when they need to evaluate the physical condition of their opponent (McElligott & Hayden, 1999), or its level of motivation or aggressiveness (Geberzahn, Goymann, Muck, & Ten Cate, 2009). Houbara males display in exploded leks (Hingrat et al., 2008) where direct fights are rare but courtship activity is intense. Males establish on a displaying site at the start of breeding season (January) to which they remain faithful until the end of May (Hingrat et al., 2004), and where they perform a complex visual and acoustic courtship from dawn to dusk (Rybak et al., in prep). Without direct interactions (fights), conflict resolution between distant males is often based on visual or acoustic assessment (Bradbury & Vehrencamp, 2011). Interestingly, the lowest frequency booms were produced early in the breeding season (see recordings in captivity: Individual and seasonal variation of booms) and were produced by the heaviest

males with the highest courtship intensity (see recordings in captivity: Relationship between acoustic parameters and male quality traits). These results suggest that the frequency level of male booms might play an important role in male - male interaction within the exploded lek, both in the establishment and in the maintenance of the territorial boundaries of display sites. This hypothesis relies on males being able to use the frequency of the booms as an indicator of their opponents condition (body weight) and motivation (in this case, courtship intensity). We tested this assumption in the field experiment by playing back to several displaying males natural sequences of booms differing in the frequency content and thus simulating intrusions of opponents of different body weights. Even though our sample size was somewhat limited, we found that the frequency content of the booms was indeed perceived and decoded by the males, leading to significantly different behavioural responses according to the frequency of the signals played back. Of particular note, we found that males responded to booms simulating heavier intruders (lower frequency), which may represent a bigger threat, by increasing the duration of their running phase and by decreasing the duration of their booming phase. It seems likely that the additional energy allocated to running may have moderated the energy allocated to booming. This result indicates that males use frequency levels as an indicator of the condition of their opponents in order to adapt, in response, their territorial behaviour. Similar results of higher responses to signals mimicking heavier individuals (Bee, Perrill, & Owen, 1999; Mager et al., 2007; Reby et al., 2005; Wagner, 1989) or to individuals having a greater threat potential (Illes, Hall, & Vehrencamp, 2006; Otter, Ratcliffe, Njegovan, & Fotheringham, 2002; Slabbekoorn & Ten Cate, 1997, 1998; Templeton, Akçay, Campbell, & Beecher, 2012) have been found in several other species.

Another noteworthy result of this experiment was the nature of the behavioural response of the “threatened” males. When confronting an opponent, the response was mainly an adjustment of the visual component of the courtship, i.e., an increased duration of the running phase. Such results suggest that males’ visual courtship, known to be associated to mate attractiveness (Chargé et al., 2010; Loyau & Lacroix, 2010), is also important in intra-sexual relationship. By increasing the duration of their running phase, males might temporarily exaggerate the signalling of their quality and get a selective advantage by appearing more threatening and/or more motivated (visual bluffing, Steger & Caldwell, 1983).

Bluffing, by modifying a costly to produce behaviour might also concern vocalizations (Wagner, 1992). The alteration of spectral properties of acoustic signals during agonistic interactions has been indicated in many taxa (in birds: Geberzahn et al., 2009; Geberzahn,

Goymann, & Ten Cate, 2010; Hardouin et al., 2007; Price, Earnshaw, & Webster, 2006 in anurans: Howard & Young, 1998; Lopez et al., 1988; Wagner, 1989, 1992) and demonstrated as a function to bluff the opponents in frogs (Bee 1999; Bee, Perrill, & Owen, 2000) and in mammals (Charlton et al., 2011; Harris et al., 2006; McElligott, Birrer, & Vannoni, 2006). For methodological reasons, booms of tested males were not recorded during the playback experiment and we were not able to investigate whether they alter the frequency of their booms when responding to the playback of low frequency booms as mentioned in other bird species (Geberzahn et al., 2009, 2010; Hardouin et al., 2007; Price et al., 2006). However, in response to the broadcast of high frequency booms, video recordings revealed that the tested males produced more booms directed towards the loudspeaker than in response to the broadcast of low frequency booms. This suggests that males, when confronted by lower quality competitors, may favour the acoustic channel to warn about their condition. The nature of the behavioural response (visual and/or acoustic) and the adjustment of their signals according to the status of the intruder (higher or lower quality) remains to be tested in further experiments.

To conclude this study demonstrates that the acoustic signals produced during the courtship of houbara males convey quality information more than identity information. Males producing the lowest frequency booms are the heaviest, and display the most. Hence, receivers could extract information on the quality of signallers through their calls, making the frequency of the booms a key parameter in houbara males' agonistic interactions, and potentially in female mate choice. Further playbacks experiments are now necessary to determine how booms are perceived within inter-sexual interactions.

Acknowledgments

This study was funded by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), a project of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and H.E. Mohammed Al Bowardi Deputy Chairman of IFHC for their support. This study was conducted under the guidance of RENECO for Wildlife Preservation, a consulting company managing ECWP. We are thankful to Frédéric Lacroix, managing director, Gwénaëlle Levèque, project director, Eric Le Nuz and Sylvain Boullenger, ecology coordinators, for their supervision. All ECWP's ecology and captive-breeding staff are warmly thanked for their contribution in data collection. We are particularly grateful to

Thibault Dieuleveut, Ahmed El Aouki and Houcine Hlilou for their significant contributions to the playback experiment, and to Dr Brian Preston and Tom Martin for improving the English of the manuscript. We are grateful to two anonymous referees for helpful comments on the manuscript.

Literature cited

- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Appleby, B. M., & Redpath, S. M. (1997). Variation in the male territorial hoot of the tawny owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis*, *139*, 152–158.
- Aubin, T., & Jouventin, P. (1998). Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *265*, 1665–1673.
- Badyaev, V., & Leaf, E. S. (1997). Habitat associations of song characteristics in phylloscopus and hippolais warblers. *The Auk*, *114*, 40–46.
- Barbaud, C., Mariani, A., & Jouventin, P. (2000). Variation in call properties of the snow petrel, *Pagodroma nivea*, in relation to sex and body size. *The Australian Journal of Zoology*, *48*, 421–430.
- Barton, K. (2011). MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.6.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D. M., & Sarkar, D. (2007). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R Package Version 2007.
- Bee, M. A., & Gerhardt, H. C. (2002). Individual voice recognition in a territorial frog *Rana catesbeiana*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *269*, 1443–1448.
- Bee, M. A., Perrill, S. A., & Owen, P. C. (1999). Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *45*, 177–184.
- Bee, M. A., Perrill, S. A., & Owen, P. C. (2000). Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology*, *11*, 169–177.
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2003). Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science*, *203*, 1234–1236.
- Bertelli, S., & Tubaro, P. L. (2002). Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, *77*, 423–430.
- BirdLife International. (2014). Species factsheet: *Chlamydotis undulata*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 08/12/2014.

- Bradbury, J. W., & Gibson, R. M. (1983). Leks and mate choice. In P. Bateson (Eds.), *mate choice* (pp. 109–138). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication, second edition*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K., & Rybak, F. (2008). How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology*, *211*, 317–326.
- Briefer, E., Vannoni, E., & McElligott, A. G. (2010). Quality prevails over identity in the sexually selected vocalisations of an ageing mammal. *BMC Biology*, *8*, 35 doi:10.1186/1741-7007-8-35.
- Brown, W. D., Wideman, J., Andrade, M. C. B., Mason, A. C., & Gwynne, D. T. (1996). Female choice for an indicator of male size in the song of the black-horned tree cricket *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). *Evolution*, *50*, 2400–2411.
- Burnham, K., & Anderson, D. (2003). *Model selection and multimodel inference. 2nd ed.* New York: Springer.
- Cardoso, G. C., Mamede, A. T., Atwell, J. W., Mota, P. G., Ketterson, E. D., & Price, T. D. (2008). Song frequency does not reflect differences in body size among males in two oscine species. *Ethology*, *114*, 1084–1093.
- Chargé, R., Saint Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A., & Sorci, G. (2010). Male health status, signaled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 843–850.
- Chargé, R., Sorci, G., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Saint Jalme, M. (2011). Immune-mediated change in the expression of a sexual trait predicts offspring survival in the wild. *PlosOne*, *6*, e25305.
- Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Teplitsky, C. (2014). Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? *Evolutionary Applications*, *7*, 521–532.
- Chargé, R., Teplitsky, C., Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Lacroix, F., & Sorci, G. (2013). Quantitative genetics of sexual display, ejaculate quality and size in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, *82*, 399–407.
- Charlton, B. D., Ellis, W. A. H., McKinnon, A. J., Cowin, G. J., Brumm, J., Nilsson, K., & Fitch, W. T. (2011). Cues to body size in the formant spacing of male koala (*Phascolarctos cinereus*) bellows: honesty in an exaggerated trait. *The Journal of Experimental Biology*, *214*, 3414–3422.
- Charlton, B. D., Reby, D., & McComb, K. (2008). Effect of combined source (F0) and filter (formant) variation on red deer hind responses to male roars. *Journal of the Acoustical Society of America*, *123*, 2936–2943.

- Charlton, B. D., Zhihe, Z., & Snyder R. J. (2009). The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size. *Animal Behaviour*, *78*, 893–898.
- Charrier, I., Aubin, T., & Mathevon, N. (2010). Mother–Calf vocal communication in atlantic walrus: a first field experimental study. *Animal Cognition*, *13*, 271–282.
- Charrier, I., Mathevon, N., & Jouventin, P. (2001). Mother's voice recognition by seal pups. *Nature*, *412*, 873–873.
- Cornec, C., Hingrat, Y., & Rybak, F. (2014). Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the houbara bustard. *Ethology*, *120*, 726–737.
- Cynx, J., Bean, N. J., & Rossman, I. (2005). Testosterone implants alter the frequency range of zebra finch songs. *Hormones and Behavior*, *47*, 446–451.
- Dale, J., Lank, D. B., & Reeve, H. K. (2001). Signaling individual identity versus quality: A model and case studies with ruffs, queleas, and house finches. *The American Naturalist*, *158*, 75–86.
- De Jong, K., Bouton, N., & Slabbekoorn, H. (2007). Azorean rock-pool blennies produce size-dependent calls in a courtship context. *Animal Behaviour*, *74*, 1285–1292.
- Detto, T., Backwell, P. R. Y., Hemmi, J. M., & Zeil, J. (2006). Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 1661–1666.
- Fisher, R. A. (1915). Frequency distribution of the values of the correlation coefficient in samples of an indefinitely large population. *Biometrika (Biometrika Trust)*, *10*, 507–521.
- Fitch, W. T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of the Acoustical Society of America*, *102*, 1213–1222.
- Fusani, L., Beani, L., & Dessi-Fulgheri, F. (1994). Testosterone affects the acoustic structure of male call in the grey partridge (*Perdix perdix*). *Behaviour*, *128*, 301–310.
- Garstang, M., Larom, D., Raspel, R., & Lindeque, M. (1995). Atmospheric controls on elephant communication. *The Journal of Experimental Biology*, *198*, 939–951.
- Gaucher, P., Paillat, P., Chappuis, C., Saint Jalme, M., Lotfikhah, F., & Wink, M. (1996). Taxonomy of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis*, *138*, 273–282.
- Geberzahn, N., Goymann, W., Muck, C., & Ten Cate, C. (2009). Females alter their song when challenged in a sex-role reversed bird species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*, 193–204.

- Geberzahn, N., Goymann, W., & Ten Cate, T. (2010). Threat signaling in female song evidence from playbacks in a sex-role reversed bird species. *Behavioral Ecology*, *21*, 1147–1155.
- Gil, D., & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 133–141.
- Gilbert, G., Tyler, G. A., & Smith, K. W. (2002). Local annual survival of booming male great bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990–1999. *Ibis*, *144*, 51–61.
- Hardouin, L. A., Reby, D., Bavoux, C., Burneleau, G., & Bretagnolle, V. (2007). Communication of male quality in owl hoots. *The American Naturalist*, *169*, 552–562.
- Harris, T. R., Fitch, W. T., Goldstein, L. M., & Fashing, P. J. (2006). Black and white colobus monkey (*Colobus guereza*) roars as a source of both honest and exaggerated information about body mass. *Ethology*, *112*, 911–920.
- Hibbitts, T. J., Whiting, M. J., & Stuart-Fox, D. M. (2007). Shouting the odds: vocalization signals status in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*, 1169–1176.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N., & Lacroix, F. (2008). Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model apply to the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Avian Biology*, *39*, 393–404.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Seabury, J., & Rautureau, P. (2004). Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis*, *146*, 314–322.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Le Nuz, E., & Lacroix, F. (2007). Habitat use and mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. *Journal of Ornithology*, *148*, 39–52.
- Höjesjö, J., Johnsson, J. L., Petersson, E., & Järvi, T. (1998). The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology*, *9*, 445–451.
- Howard, R. D., & Young, J. R. (1998). Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour*, *55*, 1165–1179.
- Illes, A. E., Hall, M. L., & Vehrencamp, S. L. (2006). Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 1907–1912.
- Kent, L., & Tang-Martínez, Z. (2014). Evidence of individual odors and individual discrimination in the raccoon, *Procyon lotor*. *Journal of Mammalogy*, in press.
- Kirschel, A. N. G., Cody, M. L., Harlow, Z. T., Promponas, V. J., Vallejo, E. E., & Taylor, C. E. (2011). Territorial dynamics of Mexican ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, *153*, 255–268.

- Krause, E. T., Krüger, O., Kohlmeier, P., & Caspers, B. A. (2012). Olfactory kin recognition in a songbird. *Biology letters*, 8, 327–329.
- Lacroix, F. (2003). The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self-sustaining population of houbara bustards in eastern Morocco. *Houbara News*, 5, 2.
- Ladich, F. (1998). Sound characteristics and outcome of contests in male croaking gouramis (Teleostei). *Ethology*, 104, 517–529.
- Lake, P. E., & Ravie, O. (1984). An exploration of cryoprotective compounds for fowl spermatozoa. *British Poultry Science*, 25, 145–150.
- Le Cuziat, J., Lacroix, F., Roche, P., Vidal, E., Médail, F., Orhant, N., & Béranger, P. M. (2005). Landscape and human influences on the distribution of the endangered North African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in Eastern Morocco. *Animal Conservation*, 8, 143–152.
- Lengagne, T. (2001). Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). *Behaviour*, 138, 1407–1419.
- Lieberburg, I., & Nottebohm, F. (1979). High-affinity androgen binding proteins in syringeal tissues of songbirds. *General and Comparative Endocrinology*, 37, 286–293.
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. (2005). Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 623–630.
- Loyau, A., & Lacroix, L. (2010). Watching sexy displays improves hatching success and offspring growth through maternal allocation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 3453–3460.
- Luine, V., Nottebohm, F., Harding, C., & McEwen, B. S. (1980). Androgen affects cholinergic enzymes in syringeal motor neurons and muscle. *Brain Research*, 192, 89–107.
- Mager, J. N., Walcott, C., & Piper, W. H. (2007). Male common loons, *Gavia immer*, communicate body mass and condition through dominant frequencies of territorial yodels. *Animal Behaviour*, 73, 683–690.
- Mack, A. L., & Jones, J. (2003). Low-frequency vocalizations by cassowaries (*casuarius spp.*). *The Auk*, 120, 1062–1068.
- McElligott, A. G., Birrer, M., & Vannoni, E. (2006). Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies. *Journal of Zoology*, 270, 340–345.
- McElligott, A. G., & Hayden, T. J. (1999). Context-related vocalization rates of fallow bucks, *Dama dama*. *Animal Behaviour*, 58, 1095–1104.

- McGregor, P. K., & Westby, G. W. M. (1992). Discrimination of individually characteristic electric organ discharges by a weakly electric fish. *Animal Behaviour*, *43*, 977–986.
- Morales, M.B., Casas, F., García de la Morena, E. L., Ponjoan, A., Calabuig, G., Martínez-Padilla, J., García, J.T., Mañosa, S., Viñuela, J. y Bota, G. (2014). Density dependence and habitat quality modulate the intensity of display territory defence in an exploded lekking species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *68*, 1493–1504.
- Miyazaki, M., & Waas, J. R. (2003). Acoustic properties of male advertisement and their impact on female responsiveness in little penguins *Eudyptula minor*. *Journal of Avian Biology*, *34*, 229–232.
- Nakagawa, S. (2004). A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology*, *15*, 1044–1045.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, *6*, 65–70.
- Otter, K. A., Ratcliffe, L., Njegovan, M., & Fotheringham, J. (2002). Importance of frequency and temporal song matching in black-capped chickadees: evidence from interactive playback. *Ethology*, *108*, 181–191.
- Palacios, M. G., & Tubaro, P. L. (2000). Does beak size affect acoustic frequencies in woodcreepers? *Condor*, *102*, 553–560.
- Peake, T. M., McGregor, P. K., Smith, K. W., Tyler, G., Gilbert, G., & Green, R. E. (1998). Individuality in corncrake *Crex crex* vocalizations. *Ibis*, *140*, 120–127.
- Poulin, B., & Lefebvre, G. (2003). Variation in booming among great bitterns *Botaurus stellaris* in the Camargue, France. *Ardea*, *2*, 177–182.
- Preston, B. T., Saint Jalme, M., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Sorci, G. (2011). Sexually extravagant males age more rapidly. *Ecology Letters*, *14*, 1017–1024.
- Price, J. J., Earnshaw, S. M., & Webster, M. S. (2006). Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Animal Behaviour*, *71*, 799–807.
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Reby, D., & McComb, C. (2003). Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour*, *65*, 519–530.
- Reby, D., McComb, K., Cargnelutti, B., Darwin, C., Fitch, W. T., & Clutton-Brock, T. (2005). Red deer stags use formants as assessment cues during intrasexual agonistic interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*, 941–947.
- Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, *43*, 223–225.

- Richardson, C., Joly, P., Léna, J. P., Plénet, S., & Lengagne, T. (2010). The challenge of finding a high-quality male: a treefrog solution based on female assessment of male calls. *Behaviour*, *147*, 1737–1752.
- Riede, T., & Fitch, T. (1999). Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*canis familiaris*). *The Journal of Experimental Biology*, *202*, 2859–2867.
- Rohwer, S. A. (1975). The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, *29*, 593–610.
- Ryan, M. J. (2001). *Anuran communication*. Washington, CO: Smithsonian Institution Press.
- Ryan, M. J., & Brenowitz, E. A. (1985). The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*, *126*, 87–100.
- Sanvito, S., Galimberti, F., & Miller, E. H. (2007). Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behaviour*, *73*, 287–299.
- Saint Jalme, M. & van Heezik, Y. (1996). *Propagation of the houbara bustard*. London: Kegan Paul International.
- Saint Jalme, M., Williams, J., Mickaelian, I., & Paillat, P. (1996). Seasonal variation of LH, sex steroids, body mass, molt, display, and laying in two subspecies of houbara bustard, *Chlamydotis undulata macqueenii* and *Chlamydotis undulata undulata*, housed in outdoor cages under natural conditions. *General and Comparative Endocrinology*, *102*, 102–112.
- Slabbekoorn, H., & Ten Cate, C. (1997). Stronger territorial responses to frequency modulated coos in collared doves. *Animal Behaviour*, *54*, 955–965.
- Slabbekoorn, H., & Ten Cate, C. (1998). Perceptual tuning to frequency characteristics of territorial signals in collared doves. *Animal Behaviour*, *56*, 847–857.
- Speirs, E. A., & Davis, L. S. (1991). Discrimination by adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, between the loud mutual calls of mates, neighbours and strangers. *Animal Behaviour*, *41*, 937–944.
- StatSoft. (2001). *Statistica v6.0. for Windows (Computer program manual)*. Tulsa, OK.: StatSoft Incorporation.
- Steger, R., & Caldwell, R. L. (1983). Intraspecific deception by bluffing: a defense strategy of newly molted stomatopods (Arthropoda: Crustacea). *Science*, *221*, 558–560.
- Taylor, A. M., & Reby, D. (2010). The contribution of source–filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology*, *280*, 221–236.
- Taylor, A.M., Reby, D., & McComb, K. (2010). Size communication in domestic dog, *Canis familiaris*, growls. *Animal Behaviour*, *79*, 205–210.
- Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies?’ *Animal Behaviour*, *47*, 339–350.

Templeton, C. N., Akçay, C., Campbell, S. T., & Beecher, M. D. (2012). Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *66*, 1503–1509.

Tibbetts, E. A. (2002). Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*, 1423–1428.

Tibbetts, E. A., & Curtis, T. R. (2007). Rearing conditions influence quality signals but not individual identity signals in polistes wasps. *Behavioral Ecology*, *18*, 602–607.

Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2004). A socially enforced signal of quality in a paper wasp. *Nature*, *432*, 218–222.

Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2007). Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*, 529–537.

Tubaro, P. L., & Mahler, B. (1998). Acoustic frequencies and body mass in new world doves. *The Condor*, *100*, 54–61.

Vergne, A. L., Avril, A., Martin, S., & Mathevon, N. (2007). Parent–offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften*, *94*, 49–54.

Wagner, W. E. (1989). Fighting, assessment, and frequency alteration in blanchard's cricket frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *25*, 429–436.

Wagner, W. E. (1992). Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour*, *44*, 449–462.

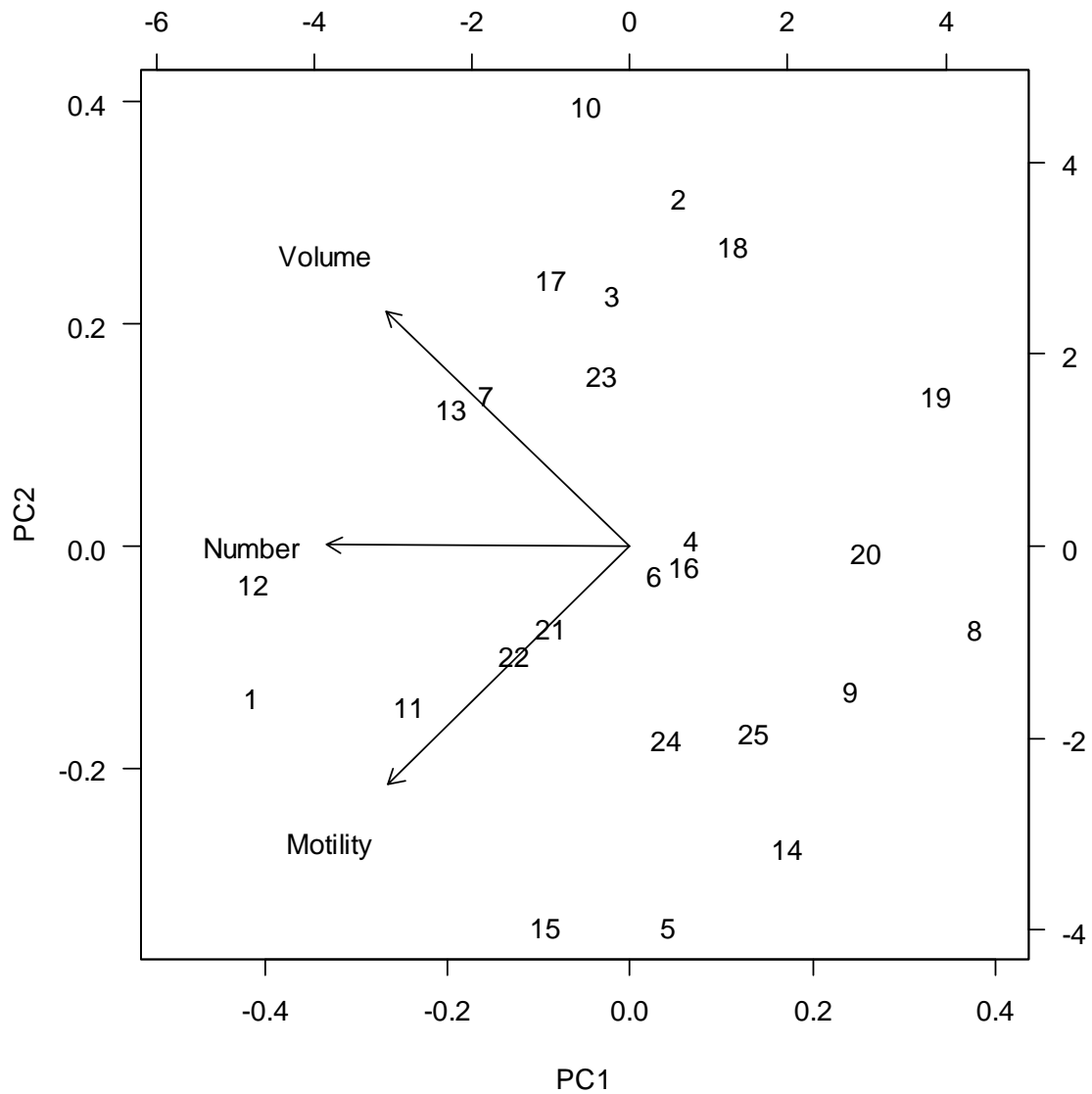


Figure A1: Biplots of the two first principal components (PC1 and PC2) obtained from Principal Component Analysis of individual sperm quality variables (sperm volume, sperm motility and number of spermatozooids). The proportions of variance explained by PC1 and PC2 are 70% and 25.2%, respectively.

Table A1

Pearson's correlation coefficients between individual variables.

	Age	Body weight	Tarsus length	Motility	Ejaculate volume	Courtship intensity	Number of sperm.
Age		0	-0.25	0	0.03	0.23	0.05
Body weight			0.12	-0.12	0.35	0.1	0.25
Tarsus length				-0.09	-0.01	-0.1	-0.24
Motility					0.24	-0.16	0.68
Ejaculate volume						0.34	0.69
Courtship intensity							-0.07
Number of sperm.							

Significant correlations are indicated in bold.

Table A2

Summary of the model selection procedure applied to the duration of each boom (DB) in relation to individual traits.

Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
				0.053		4	1360.772	-2713.5	0	0.627
						3	1359.083	-2712.1	1.35	0.319
	0.019			0.052		5	1358.306	-2706.5	6.97	0.019
	0.028					4	1356.929	-2705.8	7.69	0.013
				0.053	0.004	5	1357.111	-2704.1	9.35	0.006
W	0.03			0.66	0.01					
β	0.023			0.053	0.004					
Lower CI	-0.029			0.023	-0.014					
Upper CI	0.075			0.084	0.023					

For each of the best models (subset of models with $\Delta\text{AICc} < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, ΔAICc , and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of ΔAICc . At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A3

Summary of the model selection procedure applied to the Frequency of maximum amplitude (Fmax) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-14.12			-7.368	1.141	6	-2075.002	4162.1	0	0.185
		-14.96		0.521	-7.94	1.087	7	-2073.988	4162.2	0.02	0.183
		-15.4		0.571	-7.759		6	-2075.58	4163.3	1.16	0.103
		-14.5			-7.118		5	-2076.614	4163.3	1.18	0.102
		-14.95	-0.073	0.53	-8.022	1.13	8	-2073.736	4163.7	1.57	0.084
		-14.09	-0.045		-7.411	1.171	7	-2074.776	4163.7	1.6	0.083
		-15.38	-0.013	0.569	-7.76		7	-2075.367	4164.9	2.78	0.046
		-14.47	0.019		-7.09		6	-2076.42	4165	2.84	0.045
	0.089	-15.37		0.548	-7.955	1.245	8	-2074.603	4165.4	3.3	0.035
	0.081	-14.46			-7.355	1.289	7	-2075.649	4165.5	3.34	0.035
	0.057	-15.69		0.591	-7.746		7	-2076.291	4166.8	4.63	0.018
	0.047	-14.71			-7.088		6	-2077.354	4166.8	4.7	0.018
	0.089	-15.37	-0.078	0.559	-8.045	1.292	9	-2074.329	4167	4.82	0.017
	0.081	-14.43	-0.049		-7.403	1.322	8	-2075.402	4167	4.9	0.016
	0.056	-15.66	-0.011	0.589	-7.745		8	-2076.055	4168.4	6.21	0.008
	0.047	-14.68	0.021		-7.058		7	-2077.137	4168.5	6.32	0.008
		-14.41		-0.509		0.708	6	-2079.448	4171	8.89	0.002
		-15.39				0.6031	5	-2080.511	4171.1	8.98	0.002
		-14.72		-0.4611			5	-2081.009	4172.1	9.98	0.001
		-15.59					4	-2082.028	4172.1	9.98	0.001
W	0.16	1	0.31	0.5	0.99	0.65					
β	0.074	-14.734	-0.038	0.537	-7.59	1.147					
Lower CI	-0.308	-22.788	-1.035	-1.353	-12.93	-1.905					
Upper CI	0.456	-6.681	0.959	2.428	-2.25	4.199					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A4

Summary of the model selection procedure applied to the frequency corresponding to 25% of the energy (Q25) in relation to individual traits.

Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
0.559	-11.95		-2.213	-3.801	6.306	8	-2096.885	4210	0	0.177
	-9.199		-2.381	-3.614	5.288	7	-2098.036	4210.3	0.25	0.157
0.56	-11.99	-0.116	-2.194	-3.948	6.365	9	-2096.052	4210.4	0.4	0.145
	-9.228	-0.089	-2.366	-3.725	5.331	8	-2097.167	4210.6	0.56	0.134
0.586	-15.94			-6.157	6.095	7	-2099.175	4212.5	2.53	0.05
0.587	-15.96	-0.22		-6.4	6.212	8	-2098.31	4212.9	2.85	0.043
	-13.38			-6.145	5.008	6	-2100.422	4213	2.97	0.04
	-13.38	-0.2		-6.364	5.111	7	-2099.521	4213.2	3.22	0.035
0.554	-11.69		-2.698		6.098	7	-2099.694	4213.6	3.56	0.03
	-8.968		-2.841		5.101	6	-2100.836	4213.8	3.8	0.027
0.553	-11.68	0.047	-2.698		6.076	8	-2098.906	4214.1	4.04	0.023
	-8.956	0.064	-2.84		5.071	7	-2100.008	4214.2	4.19	0.022
	-11.28		-2.134	-2.682		6	-2101.687	4215.5	5.5	0.011
			-3.189	-3.364	5.742	6	-2101.698	4215.5	5.52	0.011
	-11.18	0.204	-2.173	-2.427		7	-2100.757	4215.7	5.69	0.01
		-0.052	-3.182	-3.425	5.766	7	-2100.824	4215.8	5.82	0.01
0.446			-3.248	-3.452	6.661	7	-2101.013	4216.2	6.2	0.008
0.446		-0.064	-3.24	-3.528	6.693	8	-2100.154	4216.6	6.54	0.007
0.384	-13.44		-1.988	-2.683		7	-2101.223	4216.6	6.62	0.006
0.386	-13.34	0.225	-2.03	-2.402		8	-2100.29	4216.8	6.81	0.006
0.586	-17.08				5.618	6	-2102.498	4217.1	7.12	0.005
0.586	-17.07	0.044			5.598	7	-2101.665	4217.5	7.51	0.004
	-14.5				4.532	5	-2103.716	4217.5	7.52	0.004
	-14.5	0.062			4.503	6	-2102.843	4217.8	7.81	0.004
	-14.95			-5.005		5	-2103.881	4217.9	7.85	0.003
	-14.95	0.091		-4.906		6	-2102.966	4218.1	8.06	0.003
0.413	-17.01			-4.837		6	-2103.332	4218.8	8.79	0.002
	-11.05		-2.485			5	-2104.411	4218.9	8.91	0.002
0.414	-17	0.122		-4.706		7	-2102.42	4219	9.02	0.002
			-3.598		5.557	5	-2104.468	4219	9.02	0.002

		-10.93	0.296	-2.494			6	-2103.496	4219.1	9.12	0.002
			0.089	-3.597		5.515	6	-2103.632	4219.4	9.39	0.002
	0.443			-3.667		6.464	6	-2103.787	4219.7	9.7	0.001
					-7.178	5.62	5	-2104.917	4219.9	9.92	0.001
W	0.52	0.96	0.46	0.8	0.87	0.95					
β	0.555	-11.569	-0.086	-2.389	-4.214	5.785					
Lower CI	-0.131	-27.595	-1.947	-5.855	-14.48	0.103					
Upper CI	1.242	4.457	1.775	1.077	6.052	11.468					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A5

Summary of the model selection procedure applied to the frequency corresponding to 50% of the energy (Q50) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-12.61		0.749	-9	-0.825	7	-1355.383	2725	0	0.174
		-11.27			-8.21	-0.738	6	-1356.531	2725.2	0.25	0.153
		-12.29		0.711	-9.144		6	-1356.79	2725.7	0.77	0.118
		-11.04			-8.377		5	-1357.896	2725.9	0.94	0.109
		-12.52	0.33	0.695	-8.566	-0.994	8	-1354.982	2726.2	1.25	0.093
		-11.28	0.362		-7.798	-0.929	7	-1356.083	2726.4	1.4	0.086
		-12.16	0.275	0.659	-8.808		7	-1356.487	2727.2	2.21	0.058
		-11	0.309		-8.063		6	-1357.55	2727.2	2.29	0.055
	0.077	-12.99		0.771	-9.024	-0.682	8	-1356.107	2728.5	3.5	0.03
	0.068	-11.57			-8.212	-0.609	7	-1357.283	2728.8	3.8	0.026
	0.097	-12.83		0.746	-9.144		7	-1357.49	2729.2	4.22	0.021
	0.086	-11.47			-8.342		6	-1358.636	2729.4	4.46	0.019
	0.075	-12.89	0.327	0.716	-8.595	-0.853	9	-1355.7	2729.7	4.75	0.016
	0.067	-11.57	0.36		-7.802	-0.802	8	-1356.83	2729.9	4.95	0.015
	0.099	-12.71	0.281	0.699	-8.801		8	-1357.168	2730.6	5.62	0.01
	0.089	-11.44	0.316		-8.02		7	-1358.27	2730.7	5.78	0.01
W	0.15	1	0.35	0.52	1	0.6					
β	0.081	-11.9	0.325	0.72	-8.553	-0.828					
Lower CI	-0.262	-19.344	-0.574	-0.986	-13.405	-3.549					
Upper CI	0.424	-4.457	1.224	2.426	-3.702	1.894					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A6

Summary of the model selection procedure applied to the frequency corresponding to 75% of the energy (Q75) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		3.379	0.452	-0.002	-31.67	-8.396	8	-2409.709	4835.7	0	0.25
		3.261		0.073	-32.27	-8.172	7	-2411.188	4836.6	0.9	0.159
	-0.041	3.57	0.456	-0.013	-31.65	-8.466	9	-2409.204	4836.7	1.05	0.148
	-0.039	3.442		0.063	-32.25	-8.237	8	-2410.709	4837.7	2	0.092
		3.385	0.451		-31.68	-8.402	7	-2411.795	4837.8	2.12	0.087
		3.398			-32.2	-8.17	6	-2413.246	4838.6	2.97	0.057
	-0.042	3.561	0.454		-31.67	-8.475	8	-2411.318	4838.9	3.22	0.05
	-0.041	3.57			-32.19	-8.24	7	-2412.793	4839.8	4.11	0.032
			0.437	0.297	-31.79	-8.561	7	-2413.318	4840.8	5.16	0.019
		6.431	-0.007	-0.303	-33.69		7	-2413.547	4841.3	5.62	0.015
				0.359	-32.36	-8.339	6	-2414.771	4841.7	6.02	0.012
	-0.008		0.439	0.298	-31.78	-8.572	8	-2412.864	4842	6.31	0.011
		6.448		-0.306	-33.68		6	-2415.017	4842.2	6.51	0.01
	0.193	5.336	0.004	-0.231	-33.67		8	-2412.99	4842.2	6.56	0.009
			0.45		-31.42	-8.564	6	-2415.3	4842.7	7.08	0.007
	-0.007			0.361	-32.35	-8.348	7	-2414.341	4842.9	7.21	0.007
	0.192	5.353		-0.232	-33.68		7	-2414.483	4843.2	7.49	0.006
		5.916	-0.024		-34.04		6	-2415.676	4843.5	7.83	0.005
					-31.93	-8.334	5	-2416.73	4843.6	7.9	0.005
	-0.007		0.451		-31.41	-8.573	7	-2414.871	4843.9	8.27	0.004
		5.93			-34.02		5	-2417.117	4844.3	8.67	0.003
	0.195	4.934	-0.009		-33.94		7	-2415.143	4844.5	8.81	0.003
	-0.006				-31.93	-8.339	6	-2416.325	4844.8	9.13	0.003
	0.194	4.952			-33.94		6	-2416.607	4845.4	9.69	0.002
W	0.37	0.93	0.61	0.74	1	0.95					
β	-0.026	3.558	0.428	0.026	-31.991	-8.345					
Lower CI	-1.318	-24.521	-2.946	-6.338	-50.324	-18.525					
Upper CI	1.267	31.638	3.802	6.391	-13.657	1.834					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A7

Summary of the model selection procedure applied to the value of energy below 100 Hz (E<100Hz) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		0.26			0.222		5	937.059	-1864	0	0.649
					0.239		4	934.894	-1861.7	2.3	0.206
		0.294					4	933.279	-1858.5	5.53	0.041
		0.268			0.216	0.027	6	934.918	-1857.7	6.32	0.027
							3	931.451	-1856.9	7.16	0.018
		0.29		-0.017	0.24		6	934.454	-1856.8	7.25	0.017
		0.259	-0.008		0.214		6	933.777	-1855.4	8.61	0.009
					0.236	0.015	5	932.662	-1855.2	8.8	0.008
	-0.005	0.287			0.22		6	933.324	-1854.5	9.51	0.006
				0.009	0.228		5	932.138	-1854.2	9.84	0.005
W	0.01	0.76	0.01	0.02	0.94	0.04					
β	-0.005	0.263	-0.008	-0.011	0.226	0.024					
Lower CI	-0.014	0.081	-0.031	-0.06	0.105	-0.048					
Upper CI	0.003	0.445	0.015	0.038	0.348	0.096					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A8

Summary of the model selection procedure applied to the fundamental frequency (F0) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-7.536		0.843	-4.578		6	-946.691	1905.5	0	0.223
		-7.582		0.848	-4.557	-0.12	7	-946.047	1906.3	0.76	0.153
		-6.051			-3.669		5	-948.411	1906.9	1.4	0.111
		-7.399	0.293	0.788	-4.221		7	-946.461	1907.1	1.59	0.101
		-6.057			-3.664	-0.021	6	-947.734	1907.6	2.09	0.079
		-7.5	0.309	0.798	-4.153	-0.277	8	-945.759	1907.8	2.23	0.073
		-6.007	0.333		-3.33		6	-948.002	1908.1	2.62	0.06
		-6.068	0.345		-3.272	-0.204	7	-947.293	1908.8	3.25	0.044
	0.107	-8.138		0.882	-4.579		7	-947.482	1909.1	3.63	0.036
	0.109	-8.118		0.879	-4.593	0.083	8	-946.825	1909.9	4.37	0.025
	0.109	-8.013	0.3	0.826	-4.213		8	-947.213	1910.7	5.14	0.017
	0.095	-6.523			-3.632		6	-949.35	1910.8	5.32	0.016
	0.107	-8.028	0.304	0.828	-4.195	-0.076	9	-946.556	1911.4	5.89	0.012
	0.099	-6.494			-3.668	0.166	7	-948.623	1911.4	5.91	0.012
	0.098	-6.497	0.341		-3.284		7	-948.901	1912	6.47	0.009
	0.098	-6.498	0.342		-3.279	-0.0174	8	-948.198	1912.6	7.11	0.006
		-6.614					4	-953.071	1914.2	8.69	0.003
		-6.483	0.457				5	-952.1	1914.3	8.78	0.003
		-6.617	0.481			-0.516	6	-951.154	1914.4	8.92	0.003
		-6.696				-0.303	5	-952.218	1914.5	9.01	0.002
		-7.09		0.247			5	-952.687	1915.5	9.95	0.002
W	0.13	1	0.33	0.65	0.99	0.41					
β	0.105	-7.1	0.32	0.836	-0.412	-1.146					
Lower CI	-0.085	-11.514	-0.18	-0.107	-0.698	-16.504					
Upper CI	0.296	-2.685	0.82	1.778	-0.126	14.212					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A9

Summary of the model selection procedure applied to the first harmonic frequency (H1) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-13.89		1.268	-7.598	-0.633	7	-1377.559	2769.3	0	0.199
		-13.64		1.238	-7.709		6	-1378.869	2769.9	0.57	0.149
		-13.77	0.447	1.194	-7.013	-0.861	8	-1376.946	2770.1	0.83	0.131
		-13.45	0.399	1.163	-7.222		7	-1378.362	2770.9	1.61	0.089
		-11.62			-6.261	-0.485	6	-1379.418	2771	1.67	0.086
		-11.47			-6.37		5	-1380.703	2771.5	2.2	0.066
		-11.63	0.501		-5.692	-0.75	7	-1378.68	2771.5	2.24	0.065
		-11.4	0.458		-5.905		6	-1380.063	2772.3	2.96	0.045
	0.105	-14.4		1.297	-7.632	-0.437	8	-1378.218	2772.7	3.37	0.037
	0.118	-14.3		1.282	-7.71		7	-1379.504	2773.2	3.89	0.028
	0.103	-14.27	0.442	1.223	-7.052	-0.668	9	-1377.614	2773.5	4.22	0.024
	0.121	-14.13	0.406	1.206	-7.214		8	-1378.98	2774.2	4.9	0.017
	0.091	-12.01			-6.264	-0.314	7	-1380.105	2774.4	5.09	0.016
	0.1	-11.96			-6.331		6	-1381.395	2774.9	5.62	0.012
	0.089	-12.02	0.499		-5.698	-0.582	8	-1379.377	2775	5.69	0.012
	0.105	-11.93	0.466		-5.855		7	-1380.736	2775.7	6.35	0.008
		-12.59	0.738			-1.292	6	-1383.095	2778.3	9.03	0.002
		-13.19	0.738	0.306		-1.352	7	-1382.224	2778.6	9.33	0.002
		-12.71				-0.966	5	-1384.413	2778.9	9.62	0.002
		-13.31		0.305		-1.026	6	-1383.517	2779.2	9.87	0.001
W	0.16	1	0.4	0.68	0.99	0.58					
β	0.106	-13.124	0.449	1.228	-7.011	-0.662					
Lower CI	-0.229	-20.679	-0.429	-0.43	-11.93	-3.35					
Upper CI	0.44	-5.569	1.327	2.885	-2.093	2.026					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A10

Summary of the model selection procedure applied to the second harmonic frequency (H2) in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-17.7		2.369	-11.98	-1.34	7	-1709.039	3432.3	0	0.207
	0.386	-19.6		2.481	-12.11	-0.627	8	-1708.408	3433.1	0.79	0.14
		-17.66	0.134	2.346	-11.8	-1.41	8	-1708.417	3433.1	0.81	0.138
	0.386	-19.56	0.117	2.46	-11.96	-0.689	9	-1707.814	3433.9	1.67	0.09
		-17.17		2.307	-12.22		6	-1710.915	3434	1.7	0.088
	0.404	-19.46		2.459	-12.23		7	-1710.127	3434.4	2.18	0.07
		-17.14	0.056	2.295	-12.15		7	-1710.336	3434.9	2.59	0.057
	0.405	-19.42	0.08	2.443	-12.12		8	-1709.578	3435.4	3.13	0.043
		-13.46			-9.478	-1.065	6	-1711.726	3435.6	3.33	0.039
		-13.46	0.242		-9.202	-1.193	7	-1711.029	3436.2	3.98	0.028
	0.358	-15.04			-9.488	-0.391	7	-1711.271	3436.7	4.46	0.022
		-13.13			-9.719		5	-1713.561	3437.2	4.96	0.017
	0.357	-15.03	0.23		-9.225	-0.515	8	-1710.59	3437.4	5.16	0.016
		-13.1	0.173		-9.541		6	-1712.92	3438	5.72	0.012
	0.369	-14.98			-9.573		6	-1713.019	3438.2	5.91	0.011
	0.372	-14.96	0.202		-9.365		7	-1712.385	3439	6.69	0.007
W	0.4	1	0.4	0.84	1	0.69					
β	0.3879	-17.6725	0.127	2.3935	-11.6324	-1.05					
Lower CI	-0.139	-30.2	-1.312	-0.282	-19.606	-5.443					
Upper CI	0.915	-5.145	1.566	5.069	-3.659	3.343					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A11

Summary of the model selection procedure applied to the 1st harmonic at the start (H1s) of the boom in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-12.07	0.891		-5.331	-2.061	7	-1343.722	2701.6	0	0.186
		-12.8	0.872	0.409	-5.782	-2.099	8	-1342.709	2701.7	0.03	0.183
		-13.03		0.552	-6.921	-1.655	7	-1344.288	2702.8	1.13	0.105
		-12.04			-6.341	-1.59	6	-1345.395	2702.9	1.3	0.097
		-11.44	0.772		-5.917		6	-1345.939	2704	2.39	0.056
		-12.03	0.755	0.332	-6.292		7	-1344.941	2704.1	2.44	0.055
		-12.38		0.474	-7.211		6	-1346.211	2704.6	2.93	0.043
		-11.54			-6.7		5	-1347.278	2704.7	3.03	0.041
	0.126	-13.42	0.866	0.445	-5.831	-1.862	9	-1343.181	2704.7	3.03	0.041
	0.121	-12.6	0.887		-5.339	-1.83	8	-1344.224	2704.7	3.06	0.04
	0.132	-13.67		0.588	-6.965	-1.409	8	-1344.72	2705.7	4.05	0.024
	0.125	-12.59			-6.346	-1.353	7	-1345.858	2705.9	4.27	0.022
	0.179	-13.03	0.765	0.396	-6.28		8	-1345.23	2706.7	5.07	0.015
	0.173	-12.3	0.785		-5.835		7	-1346.256	2706.7	5.07	0.015
		-12.96	1.112			-2.57	6	-1347.45	2707	5.41	0.012
		-12.33	1.112	-0.321		-2.506	7	-1346.48	2707.1	5.52	0.012
	0.172	-13.35		0.537	-7.212		7	-1346.52	2707.2	5.6	0.011
	0.165	-12.36			-6.636		6	-1347.624	2707.4	5.76	0.01
		-12.5		-0.323		-2.015	6	-1348.706	2709.6	7.92	0.004
		-13.15				-2.079	5	-1349.737	2709.6	7.94	0.003
	0.119	-13.49	1.108			-2.343	7	-1347.917	2710	8.39	0.003
	0.116	-12.89	1.108	-0.294		-2.291	8	-1346.938	2710.1	8.49	0.003
		-11.34	0.995	-0.493			6	-1348.99	2710.1	8.49	0.003
		-12.29	0.991				5	-1350.047	2710.2	8.56	0.003
			0.918	-0.742	-5.321	-1.505	7	-1348.58	2711.3	9.72	0.001
W	0.19	1	0.63	0.51	0.96	0.75					
β	0.139	-12.445	0.867	0.416	-6.081	-1.9					
Lower CI	-0.271	-21.273	-0.193	-1.662	-11.924	-5.168					
Upper CI	0.548	-3.617	1.927	2.495	-0.238	1.367					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A12

Summary of the model selection procedure applied to the 1st harmonic at the end (H1e) of the boom in relation to individual traits.

	Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	wi
		-13.98		1.138	-8.216	-0.004	7	-1301.66	2617.5	0	0.208
		-13.98		1.138	-8.216		6	-1302.975	2618.1	0.58	0.156
		-11.94			-7.019	0.128	6	-1303.241	2618.6	1.11	0.119
		-14.01	-0.119	1.158	-8.372	0.056	8	-1301.385	2619	1.5	0.098
		-11.98			-6.989		5	-1304.568	2619.2	1.73	0.088
		-14.03	-0.116	1.16	-8.358		7	-1302.739	2619.7	2.16	0.071
		-11.93	-0.066		-7.095	0.163	7	-1302.978	2620.1	2.64	0.056
		-11.98	-0.057		-7.048		6	-1304.346	2620.8	3.32	0.04
	-0.044	-13.77		1.126	-8.202	-0.085	8	-1302.355	2620.9	3.44	0.037
	-0.041	-13.75		1.123	-8.216		7	-1303.723	2621.6	4.13	0.026
	-0.056	-11.69			-7.017	0.022	7	-1303.912	2622	4.5	0.022
	-0.043	-13.8	-0.117	1.145	-8.355	-0.024	9	-1302.057	2622.4	4.91	0.018
	-0.057	-11.69			-7.012		6	-1305.286	2622.7	5.2	0.015
	-0.042	-13.8	-0.118	1.145	-8.361		8	-1303.463	2623.2	5.66	0.012
	-0.056	-11.68	-0.065		-7.091	0.057	8	-1303.627	2623.5	5.99	0.01
	-0.057	-11.7	-0.061		-7.075		7	-1305.041	2624.3	6.76	0.007
		-13.16				-0.413	5	-1308.392	2626.9	9.38	0.002
		-13.36		0.099		-0.432	6	-1307.436	2627	9.51	0.002
W	0.15	1	0.32	0.64	1	0.58					
β	-0.048	-13.217	-0.098	1.14	-7.815	0.044					
Lower CI	-0.43	-21.667	-1.106	-0.746	-13.283	-2.989					
Upper CI	0.334	-4.767	0.91	3.025	-2.346	3.077					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A13

Summary of the model selection procedure applied to the frequency modulation (FM) in relation to individual traits.

Age	Courtship intensity	PC1(spz)	PC2(spz)	Weight	Tarsus length	k	Log-lik	AICc	deltaAICc	w _i
	0.071	-1.356	1.240	-2.011	5.286	8	-1914.11	3844.5	0	0.221
	2.274	-1.299		-0.630	5.400	7	-1915.80	3845.8	1.33	0.113
-0.258	1.340	-1.344	1.164	-1.913	4.805	9	-1914.00	3846.3	1.84	0.088
	0.438		1.014	-0.242	4.595	7	-1916.10	3846.4	1.92	0.084
	0.227	-1.274	0.986		5.146	7	-1916.68	3847.5	3.08	0.047
-0.271	3.469	-1.290		-0.616	4.887	8	-1915.66	3847.6	3.1	0.047
	2.243			0.835	4.713	6	-1917.71	3847.6	3.11	0.047
-0.267	1.747		0.938	-0.157	4.104	8	-1915.95	3848.1	3.68	0.035
		-1.357	1.247	-2.008	5.283	7	-1917.00	3848.2	3.72	0.034
	2.166	-1.274			5.341	6	-1918.21	3848.6	4.09	0.029
-0.277	3.464			0.840	4.193	7	-1917.55	3849.3	4.82	0.02
	0.458		0.984		4.583	6	-1918.59	3849.3	4.86	0.019
-0.261	1.505	-1.266	0.921		4.666	8	-1916.57	3849.4	4.91	0.019
		-1.299		-0.449	5.296	6	-1918.66	3849.5	5	0.018
	-1.873	-1.060	1.430	-0.742		7	-1917.94	3850.1	5.62	0.013
-0.245		-1.351	1.282	-1.957	4.770	8	-1916.94	3850.1	5.65	0.013
			1.053	-0.248	4.574	6	-1919.03	3850.2	5.74	0.013
-0.272	3.364	-1.266			4.829	7	-1918.07	3850.3	5.87	0.012
	2.395				4.778	5	-1920.14	3850.4	5.91	0.011
	-1.374		1.228	0.551		6	-1919.45	3851	6.57	0.008
-0.267	1.761		0.918		4.096	7	-1918.45	3851.1	6.63	0.008
-0.392	0.324	-1.084	1.289	-0.767		8	-1917.44	3851.1	6.66	0.008
		-1.276	1.006		5.135	6	-1919.55	3851.2	6.77	0.007
				1.013	4.610	5	-1920.60	3851.3	6.84	0.007
-0.237		-1.291		-0.357	4.800	7	-1918.62	3851.4	6.97	0.007
	0.632	-0.987		0.883		6	-1919.75	3851.6	7.19	0.006
-0.250			1.090	-0.205	4.053	7	-1918.94	3852.1	7.6	0.005
-0.277	3.617				4.259	6	-1919.98	3852.1	7.63	0.005
-0.383	0.784		1.086	0.554		7	-1918.97	3852.1	7.68	0.005
		-1.282			5.257	5	-1921.03	3852.2	7.7	0.005

		0.771			1.885		5	-1921.17	3852.4	7.98	0.004
	-0.409	2.669	-1.019		0.691		7	-1919.18	3852.6	8.1	0.004
				1.024		4.561	5	-1921.49	3853.1	8.63	0.003
		-1.794	-1.033	1.333			6	-1920.50	3853.1	8.68	0.003
	-0.247		-1.271	1.048		4.623	7	-1919.49	3853.2	8.7	0.003
	-0.243				1.098	4.107	6	-1920.53	3853.2	8.74	0.003
	-0.398	2.758			1.729		6	-1920.64	3853.4	8.96	0.002
			-1.049	1.263	-0.652		6	-1920.93	3854	9.54	0.002
		-1.422		1.300			5	-1921.98	3854.1	9.61	0.002
						4.682	4	-1923.00	3854.1	9.61	0.002
	-0.237		-1.277			4.769	6	-1921.00	3854.1	9.68	0.002
	-0.391	0.404	-1.055	1.189			7	-1919.99	3854.2	9.7	0.002
W	0.29	0.87	0.71	0.65	0.82	0.94					
β	-0.272	1.184	-1.308	1.139	-0.956	4.97					
Lower CI	-0.92	-13.114	-2.976	-2.03	-10.422	-0.196					
Upper CI	0.376	15.482	0.361	4.309	8.509	10.136					

For each of the best models (subset of models with $\Delta AICc < 10$), we reported parameter estimates, total number of estimable parameters (k), the log-likelihood (LogLik), AICc criterion, $\Delta AICc$, and Akaike weight (w_i). Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. At the bottom of the table, we reported model-averaged estimates (β) with their 95% confidence interval (CIs) and their sum of weights (W) for the independent variables. Random effects for individual identity are fitted for all models. Averaged estimates are in bold where CIs do not include zero.

Table A14

AIC-based comparison of the full model against the corresponding null model for each dependent (acoustic) variable.

Dependent variable	AIC of the full model	AIC of the null model	Δ AIC
DB	-2681.325	-2712.165	-30.84
Fmax	4148.237	4185.271	37.034
Q25	4191.684	4229.746	38.062
Q50	2710.98	2748.476	37.496
Q75	4817.988	4866.163	48.175
E<100Hz	-1851.051	-1856.902	-5.851
F0	1892.692	1923.059	30.367
H1	2754.808	2791.079	36.271
H2	3415.208	3454.151	38.943
H1s	2685.942	2721.34	35.398
H1e	2603.693	2638.378	34.685
FM	3827.574	3859.112	31.538

In each case, the full model contains all individual trait variables (Age, Courtship intensity, PC1(spz), PC2(spz), Weight, Tarsus length) as fixed effects variables and the individual identity as a random effect variable. The null models contain only a fixed intercept and the individual identity as a random effect variable.

Chapitre 3

Vocalizations carry information on kinship and individual inbreeding in a lekking bird

Cornec C.^{1,2}, Robert A.³, Rybak F.¹ & Hingrat Y.⁴

¹ Université Paris-Saclay, Université Paris-Sud, CNRS, Neuro-PSI, équipe communications acoustiques, UMR 9197, Orsay, F-91405, France,

² Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco,

³ UMR 7204 MNHN-CNRS- UPMC, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, 55 rue Buffon, CP 51, FR-75005 Paris, France,

⁴ Reneco for Wildlife Preservation, PoBox 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates.

En préparation

Synthèse chapitre 3

➤ Contexte

L'expression de caractères sexuels secondaires et de signaux impliqués dans la sélection intersexuelle et la compétition intra-sexuelle peut être déterminée génétiquement. Si les traits et signaux sont héréditaires, ils peuvent potentiellement supporter des informations sur l'apparentement. Ils peuvent aussi, indirectement, refléter des caractères génétiques tels que l'hétérozygotie ou la consanguinité. Dans un système d'appariement socio-sexuel à lek, il peut être avantageux pour les individus d'avoir accès à ces informations.

➤ Question

- Des paramètres acoustiques des booms sont-ils héréditaires et susceptibles de coder une information sur l'apparentement entre individus ?
- Existe-t-il une proximité acoustique associée à une proximité spatiale entre les mâles au sein des leks pouvant traduire une structuration singulière, basée sur l'association de mâles apparentés ?
- Existe-t-il une relation entre les paramètres acoustiques exprimés et le degré de consanguinité des mâles ?

➤ Analyses

En captivité, nous avons enregistré et analysé les booms de 36 mâles dont les pedigrees sont connus : des mâles apparentés – 9 pères et leurs fils – et 9 mâles supplémentaires non apparentés entre eux et non-apparentés avec les pères.

Le degré d'apparentement entre l'ensemble des mâles ainsi que le coefficient de consanguinité de chacun des mâles a été calculé à partir de leur pedigree.

En condition naturelle, nous avons enregistré et analysé les booms de 17 mâles établis au sein de plusieurs leks distincts.

➤ Résultats

Nous avons montré que des paramètres acoustiques (temporels, fréquentiels et modulation de fréquence) des booms sont héréditaires et qu'il existe donc une proximité acoustique entre individus apparentés. Nous avons également montré qu'il existe une relation significative entre degré de consanguinité et paramètres acoustiques: les mâles les plus consanguins produisent des booms plus aigus, plus courts et moins modulés en fréquence. Il n'existe, en

conditions naturelles, aucune relation entre la proximité acoustique des mâles et leur proximité spatiale.

➤ Synthèse

Les individus apparentés partagent des caractéristiques acoustiques communes, potentiellement utilisables dans des processus de reconnaissance de la parentèle. Lorsqu'ils s'établissent au sein des leks, les mâles ne semblent pas utiliser l'information sur l'apparentement, puisqu'il n'existe pas de proximité acoustique entre les mâles au sein d'un même lek.

Les paramètres acoustiques des booms reflétant le coefficient de consanguinité des mâles qui les expriment pourraient être utilisés par les femelles pour éviter de s'accoupler avec les mâles les plus consanguins.

Abstract

In lekking species, information about males' genetic might be particularly relevant in female mate-choice, as well as in male competition. Kinship and inbreeding are two major components involved in sexual selection and lek evolution. However the mechanisms by which recognition and discrimination of kin or inbred individuals occur remain unclear. Here we investigated whether kinship and inbreeding information may be signalled by the low frequency vocalizations, "booms", produced by males in the lekking houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) during their courtship. By taking advantage of a captive breeding where the pedigree of all males is known, we investigated the relationships of booms' acoustic parameters with male kinship and inbreeding coefficients. In the field, we investigated whether some spatial structuration of the acoustic parameters of the booms exist within the lek, assuming that it could reflect a genetic structuration. We found that kin share similar frequency and temporal characteristics of their vocalizations, underlying a significant heritability of these traits. We also found a relationship between the degree of males inbreeding and their vocalizations parameters. These results indicate that information on male kinship and inbreeding is contained in their vocalisations which could play a significant role in male–male competition and female mate choice. However, we found no evidence for spatial structuring of males based on their acoustic parameters, in agreement with an absence of kin selection within houbara bustard leks. This study contributes to a better understanding of how sexual traits (here Booms) may code important information in terms of kinship and inbreeding.

Introduction

In the context of sexual selection, one major element of the mating system and reproductive behavior is the communication between individuals, allowing attraction and stimulation between potential sexual partners as well as the interactions between individuals of the same sex (Andersson 1994). Visual, electric, acoustic and chemical signals (hereafter, signals) may convey several levels of information such as species, group or individual identity, motivational and receptivity state, or quality (of fitness related traits), which may be of crucial importance to reproduction success and are likely to be the target of sexual selection (Bradbury & Vehrencamp 2011). An accurate assessment of the genetic relatedness among individuals may also be critical to the optimization of mate choice and to the expression of some fitness-enhancing behaviours such as nepotistic behaviours towards relatives (review in Breed 2014).

Several empirical studies have shown that signals may effectively reflect and convey two types of genetic information: the inbreeding coefficient of a given individual (Slate et al. 2004, hereafter referred to as *inbreeding*), which is in theory negatively correlated with its level of heterozygosity, and the coefficient of kinship (Kempnaers 2007) between two individuals (hereafter, *kinship*). Indeed, most traits associated with identity or quality are to some degree heritable through genetic transmission to the progeny as shown in a variety of taxa and for multiple sensory channels (e.g. odour: ring-tailed lemur *Lemur catta*, Charpentier et al. 2008a; acoustic signals: zebra finch *Taeniopygia guttata*, Forstmeier et al. 2009; visual traits: guppies *Poecilia reticulata*, Houde 1992). The heritability of such traits confers convergent signal profiles among related individuals compared to unrelated individuals. As a consequence, individuals can use these genetically mediated traits to assess the degree of relatedness with conspecifics to distinguish kin and in turn adapt their behavioural response in terms of cooperation and/or competition (Bonadonna & Sanz-Aguilar 2012; Hamilton 1964a, b; Hesse et al. 2012; Parr et al. 2010; Waldman et al. 1992). Kin recognition occurs through two main processes: kin association and phenotype matching (Holmes & Sherman 1982). In the kin association process, the animal learns the cues or labels of related individuals with which it associates (siblings or parents) during a defined period, and then, later outside of the association context, discriminates familiar relatives from unfamiliar ones based on the learned cues or labels. In the phenotype matching process, as with prior association, animals learn their own phenotypes (self-referent phenotype matching) or those

of their familiar kin, but later they can compare or match the phenotypes of unknown animals to this learned recognition template.

Information about the males' genetic constitution appears to be particularly relevant in species with a lek mating system where females attend male aggregates primarily for mating, and where the reproductive investment of males is limited to the fertilization of female eggs (Höglund & Alatalo 1995). Indeed, within leks, kin discrimination might play an important role in both between and within sex interactions (Kokko & Lindström 1996; Sherman 1999). For example, within the lek, the distribution of mating is often highly skewed toward a few dominant males (Höglund & Alatalo 1995). Then, males with low opportunity of mating might preferentially join leks where the dominant male is a close relative, through kin tolerance mechanisms, providing direct (increase per-capita copulations) and indirect (inclusive fitness) benefits for both male categories (see Sæther 2002). In such context, kin selection might be an evolutionary advantage for lekking males (Kokko & Lindström 1996; Sherman 1999) and has been demonstrated to play an important role in peacocks *Pavo cristatus* (Petrie et al. 1999), white-bearded manakins *Manacus manacus* (Shorey et al. 2000 but more contrasted in Höglund & Shorey 2003) and wild turkeys *Meleagris gallopavo* (Krakauer 2005).

Despite the empirical support to the existence of kin discrimination in lekking species, the mechanisms and cues involved in the recognition and discrimination process *per-se* remain largely enigmatic. Contrary to what is observed in cooperatively breeding species, males of lekking species take no part in reproduction after mating and therefore descendants cannot learn the identity of their father. Petrie et al. (1999) showed that in spite of the absence of any previous period of association and so without possibility to learn the cues or labels of close relatives (siblings and parents) during previous association, kin individuals are effectively associated within the leks of peacocks. This suggests the possibility of self-referent phenotype matching through heritable phenotype cues. Vocalizations may be a good candidate to support such kinship information as acoustic parameters partly reflect heritable morphological, physiological, and neurological aspects of the sound production mechanisms, as shown in several species (e.g. Gee 2005; Forstmeier et al. 2009). This is particularly true for stereotypic, non-learned vocalizations (Forstmeier et al. 2009). However, for lekking species, the heritability of vocal traits and their implications in kin discrimination remains to be demonstrated.

In species with a lek mating system, inbreeding may be particularly high, as a consequence of skewed reproduction, display site fidelity, low dispersal rate and short dispersal distance, as

shown in the Capercaillie and the lesser prairie chicken (Bouzat & Johnson 2004; Segelbacher et al. 2007). Potential loss of genetic diversity can incur fitness costs leading to inbreeding depression through the accumulation of deleterious recessive alleles and the loss of heterozygote advantage (overdominance) (Kempnaers 2007). Its deleterious effects that can reduce fitness with decreased survival (Charpentier et al. 2008b; Jimenez et al. 1994; Keller & Waller 2002; Stockley et al. 1993), reproductive success (Kraaijeveld-Smit et al. 2002; Kruuk et al. 2002; Pitcher et al. 2008; Tregenza & Wedell 2002; Van de Castele et al. 2003) and by affecting growth rate (Coltman et al. 1998; Kruuk et al. 2002), development stability (Lens et al. 2000) and immuno-competence (Acevedo-Whitehouse et al. 2003; Whiteman et al. 2006). Several studies have also shown that the courtship behaviour and the expression of secondary sexual traits are influenced by the individual inbreeding coefficient of the breeder (Ahtiainen et al. 2004; Aparicio et al. 2001; Charpentier et al. 2008a; Foerster et al. 2003; Reid et al. 2005; Seddon et al. 2004). These sexual traits potentially influence female mating choice, with inbred male in this case having a clear disadvantage in terms of mating success as suggested lekking bird as the black grouse (Höglund et al. 2002) and wire-tailed manakin *Pipra filicauda* (Ryder et al. 2010) in which the male's reproductive success is related to their degree of heterozygosity. Similarly, traits associated with the degree of inbreeding may also play an important role in the agonistic relationship between male. Inbred male develop weak expression of sexual morphological and behavioural traits thereby giving them a low competitive ability compare to more outbred individual (Hoffman et al. 2007; Höglund et al. 2002; Ryder et al. 2010). However, in spite of its substantial importance in intra- and inter-sexual relationship, the relationship between the degree of heterozygosity and the elaboration of secondary sexual traits has been poorly investigated in bird species with a lek mating system.

Through this study, we aim to contribute to a better understanding of how sexual traits may code important information in lekking bird species in terms of male kin recognition and how inbreeding degree influence these traits. For this purpose, we investigate whether kinship and inbreeding information may be signalled in the low frequency vocalizations called "booms" produced by males of the North-African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) during their courtship. The houbara bustard's socio-sexual system is described as an exploded lek (Hingrat et al. 2008). During the breeding season, male perform spectacular courtship on particular display sites to which they are faithful along the season and from a year to the next (Gaucher et al. 1996; Hingrat et al. 2004). Limited knowledge is available concerning the information coded by signals produced during the courtship. Experimental study has shown

that the courtship rate is a good indicator of the health condition of captive males and is correlated with sperm quality (Chargé et al. 2010) and shows significant heritability (Chargé et al. 2013). Loyau & Lacroix (2010) showed that the maternal allocation is related to the observation of male's courtship activity suggesting that females are sensitive to some visual and/or acoustic signals of male's courtship. Moreover, several parameters of the booms emitted by males are related to their physical, physiological and behavioural characteristics and the frequency parameters have been recently shown to play an important role in the intra-sexual relationship (Cornec et al. in revision).

In the present study, by taking advantage of a captive breeding centre at the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP, Morocco) where the pedigree of all males is known, we investigated acoustic parameters in related males and their relationships with kinship and inbreeding. In parallel, we investigated in the field whether some spatial structuration of the acoustic parameters of the booms exist within the leks, assuming that it could reflect a genetic structuration.

Material and method

Study in captivity

Breeding program

The study was carried out at the breeding station of the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP, Morocco). Birds are housed in outdoor individual cages (2 x 2 x 2 m) arranged in rows. Males can be in visual and acoustic contacts with each other but are separated from females. Reproduction is achieved by artificial insemination (Saint Jalme et al. 1994). The breeding programme aims at equalizing the founders' contribution and increase the genetic diversity (Lesobre 2008). All captive birds have a known and available pedigree (see Chargé et al. 2014).

Subjects

The study was conducted on 36 captive males with contrasted kinship relationships, from 14th March to 26th April 2013. All the males used were between 4 and 13 years old and sexually mature, i.e. providing viable semen used for insemination. We recorded 9 groups composed of closely related males, each group including one sire and his sons. The 9 sires were aged from 9 to 13 years and their sons (18 males, one to three per sire) were aged from 4 to 10 years. Additionally, 9 non-related males aged from 4 to 10 years were recorded.

Kinship and inbreeding coefficients calculation

Kinship and inbreeding coefficients were calculated using available pedigree information on the captive population. In general, the same male was used to inseminate a given female during a breeding season; however, when semen collection failed, the ejaculate of another male was used, incurring potential doubts about paternity. Reliability of pedigree structure was thus reinforced by performing microsatellite analyses to identify the sire (Lesobre 2008). Kinship coefficients of all pairs of individuals considered in our sample (N = 36 individuals) and individual inbreeding coefficients were calculated using PEDIG software (Boichard 2002). The inbreeding coefficient of an individual is defined as the probability that the two alleles in one locus are identical by descent. Inbreeding coefficients were calculated using the Cholesky factors of the relationship matrix (see details in Meuwissen & Luo 1992; Boichard 2002) as implemented in program *meuw.f* of PEDIG. The kinship coefficient is a measure of relatedness that represents the probability that two alleles, one sampled at random from each individual, are identical by descent (the most important coefficients correspond to males the closest genetically). Kinship coefficients were computed, in order to obtain a kinship coefficient matrix, by generating a “progeny” for each sampled individual and computing its inbreeding coefficient with Meuwissen’s method (Meuwissen & Luo 1992) as implemented in program *par3.f* of PEDIG.

Acoustic recordings

At least ten booms of good quality (high ratio signal/noise) to achieve further acoustic analyses were recorded per male using a microphone Gras 46AE (frequency response: 3.15Hz – 20 kHz \pm 2dB), connected to a Marantz PMD661 recorder (Frequency response: 20 – 24 kHz \pm 1 dB, sampling frequency: 44.1 kHz). The microphone was positioned at the height of the male using a tripod and placed in the front of the cage (maximum 1 meter). None of the recorded males showed any aversion to the material and all exhibited normal courtship behaviour. The experimenter stood still at about 20 m from the cage so as to not disturb the courtship activity of the focal male and scored the times when the male produced booms, the general behaviour of the male and all disturbances that occurred during recording. The recordings were made during periods of three hours after sunrise and three hours before sunset each day when the weather was optimal (i.e. absence of rain or wind). These periods correspond to the intensity peaks of the display activity. Although males were recorded on the

same day whenever it was possible, some were recorded during several days (maximum four days).

Study in the field

Study area and subjects

Recordings were carried out in 2010 and 2011 within the area of Al Baten located in the Middle Atlas in eastern Morocco near to the town of Missouri. Al Baten is a slightly undulating gravel plain (altitude from 800 to 1700 m) of 663 km² covered by sparse shrubby vegetation, i.e. steppe-like formation. The climate is Mediterranean subdesertic with <200 mm of precipitation per year. A breeding population of Houbara Bustard protected from hunting since 1996 is present in the Al Baten region (Lacroix 2003). Since 2002, display sites, where males perform courtship during the breeding season and from year to year (Hingrat et al. 2004), are located every year (Hingrat et al. 2008). A total of 99 and 74 display sites were identified in 2010 and 2011 respectively. Enough sequences of booms with a sufficient signal-to-noise ratio (252 sequences of booms in total, corresponding to 13 to 15 sequences of booms per male) were successfully recorded from 9 males in 2010 and from 8 additional males in 2011.

Spatial distance

The location of the display site of each recorded male was recorded on the field in decimal degrees using a GPS (GPSmap 276C, Garmin, accuracy < 15 m). Coordinates were then projected under GIS software (Esri ArcGis; coordinate system UTM zone 30N) in order to obtain coordinates in UTM metric unity. Euclidean distances between points of display sites were then calculated in order to obtain a spatial distance matrix using Access software with the following formula:

$$\text{Euclidean distance} = \sqrt{\{(X_a - X_b)^2 + (Y_a - Y_b)^2\}}$$

where X and Y are UTM projected coordinates in meters of points A and B.

Acoustic recordings

Male vocalizations were recorded using a recording kit composed of a directional microphone Gras 46AE (frequency response: 3.15Hz – 20 kHz ± 2dB), connected to a Marantz PMD670 recorder (Frequency response: 0 – 20 kHz ± 0.5 dB, sampling frequency: 22.05 kHz) powered by a 12Volt battery, which was hidden in a dummy rock. Displaying males are highly mobile

on their display sites, especially during the running phase, and the exact location where they stop to perform their booms is unpredictable. Thus, to maximise the chances of recording each male, three recording kits were installed three hours before sunset at the periphery of its display site (Cornec et al. 2014). The recording was run continuously from three hours before sunset to three hours after sunrise. No recording was carried out when weather conditions were not optimal (i.e. presence of rain or wind). At least 10 sequences of booms with a sufficient signal-to-noise ratio to allow further acoustic analyses were recorded per male.

Acoustic analysis

Booms were analysed using Avisoft-SASlab Pro (R.Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany). Prior to analysis, audio-files were down-sampled at $F_s = 2756$ Hz and filtered to remove background noise (band pass: 30-400 Hz). The duration of each boom (DB) was measured on the waveform as well as the following frequency parameters measured on the frequency spectrum: the fundamental and harmonic frequencies (F0 and H1, H2), the frequencies corresponding to 25, 50 and 75 % of the energy (quartiles Q25, Q50, Q75) and the value of energy below 100 Hz ($E < 100\text{Hz}$). The frequency modulation (FM) was also assessed on the spectrogram by measuring the 1st harmonic at the start (H1s) and at the end (H1e) of the boom, estimating the duration between these two measurements, and calculating the slope using the equation $FM = ((H1s - H1e) / \text{duration})$.

Statistical analysis

The measured acoustic parameters were standardized and included in a discriminant function analysis (DFA, Fisher 1936) in order to reduce the number of dimensions based on linear combinations of predictor variables which maximized the distance between males. The discriminant functions scores obtained for each male for the two first factors of the DFA (λ_1 and λ_2) were used as integrative descriptors of vocalisations produced by each male summarizing its acoustic characteristics. We determined the relative position of each male in the dimension system defined by determined discriminant functions scores of each boom for the two first discriminant functions identified by the DFA. The pair-wise Euclidean distance between barycentres of scatterplots of each male were calculated in order to obtain an acoustic distance matrix between captive males. All analyses were performed using Statistica 6.1 (Statsoft 2001).

Mantel tests (Mantel 1967) were used to test the statistical significance of matrix correlations based on pair-wise distances, between the acoustic distance matrix obtained for captive males and the genetic distance matrix (i.e., one minus the kinship coefficient between each pair of males), and between the acoustic distance matrix obtained for wild males and the spatial distance matrix. The randomization Mantel test is interpreted as a Pearson correlation coefficient varying between -1 and 1, and tested by means of a randomisation procedure. In our case, to calculate significance, the data were subjected to Monte Carlo randomization tests (9999 randomized runs) where one of the matrices was held constant and the other had its rows and corresponding columns randomly permuted.

We assessed the relationship between individual inbreeding and acoustic parameters using two distinct linear models (as implemented in R 3.0.0, R development core team 2013) with the discriminant functions scores of the two first discriminant functions identified by the DFA (λ_1 and λ_2) as dependent variables and the inbreeding coefficient as the independent variable.

Results

Relationship between acoustic parameters and kinship

The DFA including the 11 parameters measured on booms of captive males identified 11 significant linear functions that allowed maximizing individual segregation. The DFA assigned 79.08% of the booms to the correct male and the cumulative percentage of the first two functions explained 77.55 % of the total variance (Lambda Wilks =0.0000464, $F(385.458) = 18.822$, $p < 0.001$; Table 1). Each male's boom acoustic parameter was then estimated by the two single values of the λ_1 and λ_2 discriminant functions values of the DFA. The matrix of acoustic distances between males and the matrix of genetic distances between males were significantly correlated (simple mantel test: $r = 0.206$, $p = 2e^{-04}$ under 9999 permutations) (see illustration of kinship in Figure 1): males whose booms were the most acoustically close were also the most related males.

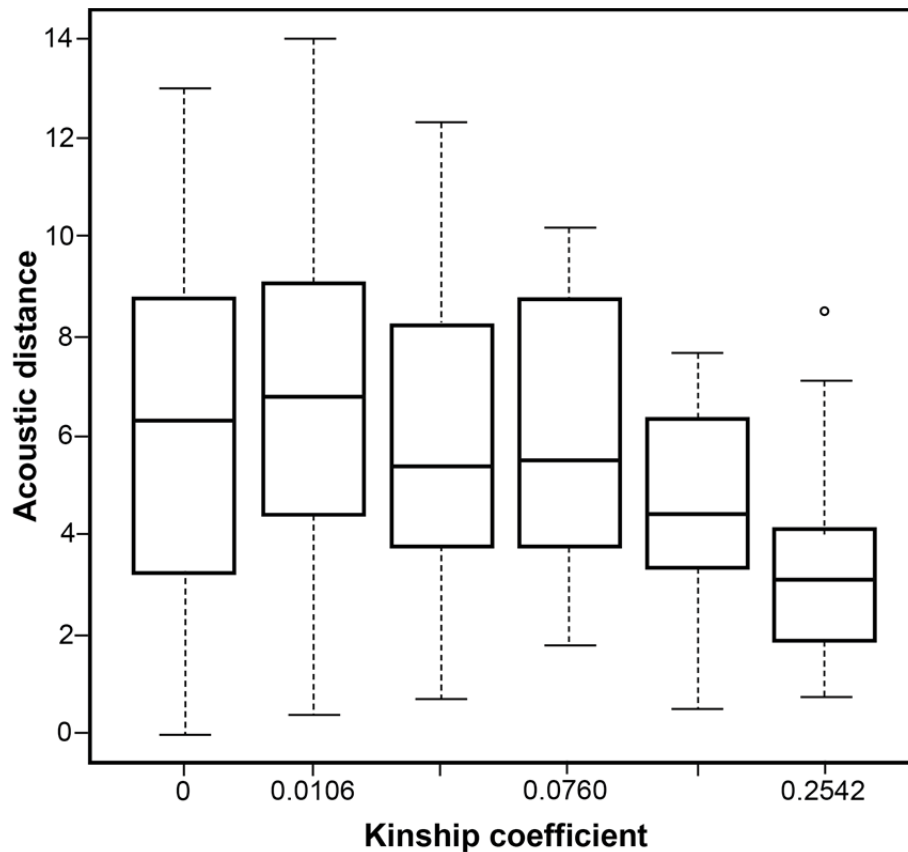


Figure 1: Relationship between the acoustic distance and the genetic distance in 36 captive houbara bustard males. P-values are the significances of the observed correlations as estimated by a Mantel test based on 9999 permutations, Monte Carlo randomization test (simple mantel test: $r = 0.206$, $p = 2e^{-04}$).

The matrix of distances between mean λ_1 of each male was significantly correlated to the genetic distance matrix between males (Simple mantel test: $r = 0.142$, $p = 0.0015$ under 9999 permutations). The λ_1 discriminant function, explaining 47% of the total variance was strongly correlated with F0, H1 and E<100Hz, thus the most related males had the closest frequency parameters (Table 1). A significant correlation also existed between the matrix of distances between mean λ_2 of each male and the genetic distance matrix (simple mantel test: $r = 0.148$, $p = 0.0033$ under 9999 permutations). The second discriminant function λ_2 was strongly correlated with DB and FM and explained 30% of the total variance. This result shows that the most related males share the booms with the closest duration and FM slope.

Table 1: Two first functions of DFA analysis performed with 11 acoustic parameters of the booms (explaining 77.55% of the total variance). (RD: discrimination rate and CV: cross validation). Measures that contributed the most to the two first functions are in bold.

Axis	λ_1	λ_2
DB	0,078	-0,454
Q25	-0,011	-0,082
Q50	-0,420	0,013
Q75	0,019	0,068
E<100Hz	0,525	0,040
F0	-0,550	-0,096
H1	-0,793	-0,080
H2	-0,346	0,039
H1s	-0,361	0,312
H1e	-0,496	-0,079
FM	0,001	-0,735
RD (%)	47.158	30.392
CV (%)	79.079	

Relationship between the inbreeding coefficient and the acoustic parameters

Discriminant functions λ_1 and λ_2 were both significantly related to inbreeding (Figure 2). The inbreeding coefficient was negatively related to λ_1 (slope = -123.4 ± 16.5 , $p < 10^{-4}$) and positively related to λ_2 (slope = 120.7 ± 13.1 , $p < 10^{-4}$). As highest values of λ_1 correspond to the lowest frequency booms, the males with the highest inbreeding coefficients produced the highest frequency booms (Figure 2). The relationship between λ_2 and inbreeding further indicates that males with the highest inbreeding coefficients produced the shortest booms and with the highest frequency modulation.

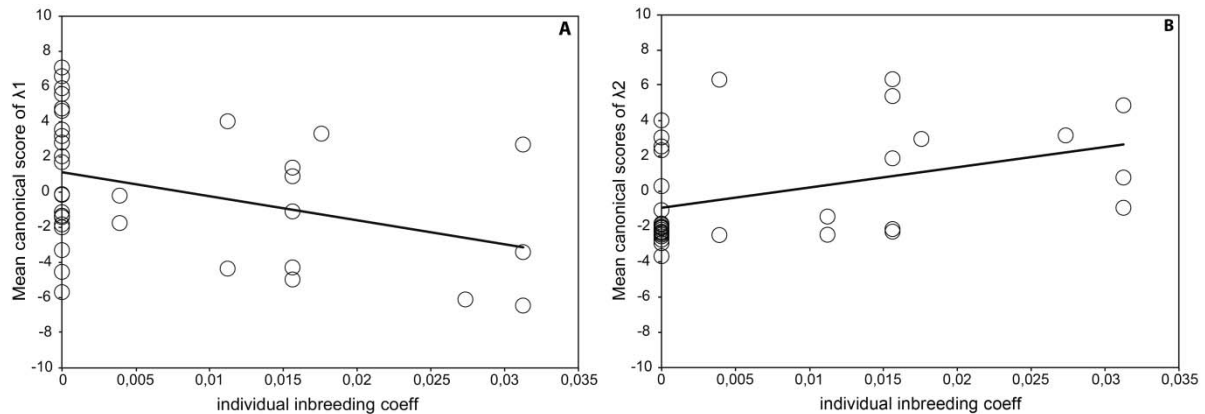


Figure 2: Relationship between the λ_1 discriminant function (A) and the λ_2 discriminant function (B) identified by the DFA made on 11 acoustic parameters and the inbreeding coefficient of 36 captive houbara bustard males.

Spatial structure of acoustic signals in the field

The DFA including the 11 parameters measured on booms of the wild males identified 11 significant linear functions that allowed the maximizing of individual segregation. The DFA assigned 79.13 % of the booms to the correct male and the cumulative percentage of the first two functions explained 80.25 % of the total variance (Lambda Wilks = 0.00109, $F(176.14) = 88.26$, $p < 0.001$; Table 1). There was no correlation between the spatial distance matrix and the acoustic distance matrix between males (simple mantel test: $r = -0.055$, $p = 0.531$ under 9999 permutations), indicating that there was no spatial structure of acoustic signal (booms) within the population of males recorded.

Discussion

Acoustic parameters and kin discrimination

Our results strongly suggest that several acoustic parameters of the booms produced by houbara bustard males are to some degree heritable through genetic transmission. We found a significant relationship between the kinship coefficients of males and the frequency parameters, the frequency modulation and the duration of their booms. In birds, frequency and temporal parameters have also been found to be genetically inherited as for example in the calls of northern bobwhites *Colinus virginianus* (Baker & Bailey 1987) and in the begging calls of barn swallows *Hirundo rustica* and cliff swallows *Petrochelidon pyrrhonota* (Medvin et al. 1992). In Vertebrates, call structure similarity between related individuals is often the outcome of inherited morphological, physiological and neurological characters involved in

call production (Bradbury & Vehrencamp 2011). For example, in several mammal species a negative correlation is found between inherited traits such as body size or mass and the fundamental frequency or the formant frequencies of the vocalisations (Maynard-Smith & Harper 2003; Mousseau & Roff 1987; Taylor & Ruby 2010). In birds, such covariation between body mass and frequency parameters of non-learned vocalizations has been for instance shown in the zebra finch *Taeniopygia guttata*, whereas learned male song traits such as repertoire size, motif length, or syllable rate showed poor heritability (Forstmeier et al. 2009). Houbara bustards do not learn their vocalisations, and boom parameters appear to be transmitted through strict genetic inheritance and seem also to be linked to phenotypic constraints since they are related to the body weight (Cornec et al. in revision), which is also heritable (Chargé et al. 2013). As a consequence, the similarity of boom acoustic parameters between relatives could allow kin recognition and discrimination.

Kin recognition and breeding strategies in lekking species

Heritable indicators of kinship may play an important role in some lekking species where kin selection has been suggested to be involved both in the evolution and in the maintenance of lek mating system (Kokko & Lindström 1996; Sherman 1999). Kin discrimination has indeed been shown to play an active role in the spatial distribution of related males in several lekking birds such as peacocks *Pavo cristatus* (Petrie et al. 1999), turkeys *Meleagris galapavo* (Krakauer 2005) and white bearded manikins *Manacus manacus* (Shorey et al. 2000 but see Höglund & Shorey 2003). However, in our study no correlation was found between the heritable acoustic parameters of booms and the spatial distance between males in the field, showing indirectly that contrary to species mentioned above, no spatial kin clustering seems to occur in houbara bustard, in agreement with previous findings (Lesobre 2008). In lekking species, kin selection may be favoured by strong reproductive skew and direct and indirect benefits for dominant and low rank males (Kokko & Lindström 1996; Sæther 2002). Likewise, association between relative males within lek may be indirectly induced by a limited dispersal and a strong philopatry in males as outlined in the lesser prairie-chicken *Tympanuchus pallidicinctus* (Bouzat & Jhonson 2004), black grouse *Tetrao tetrix* (Höglund et al. 1999) and the capercaillie *Tetrao urogallus* (Regnaut et al. 2006; Segelbacher et al. 2007). In houbara bustard, a high level of polyandry has been found, leading to an absence of reproductive skew (Lesobre et al. 2010). Furthermore, no female preference for larger leks has been highlighted since males displaying solitarily showed equal access to reproduction

(Lesobre et al. 2010). Finally, recent findings uncovered longer natal dispersal distances in males than in females (Hardouin et al. 2012). Other studies failed to find evidences for kin selection among lek mating birds (DuVal 2007; Gibson et al. 2005; Loiselle et al. 2006; Martín et al. 2002; McDonald & Potts 1994). The absence of kin selection among several lekking species suggests that alternative processes explain the evolution and the maintenance of lek mating systems (Beehler & Foster 1988; Bradbury & Gibson 1983; Bradbury et al. 1986; Höglund & Alatalo 1995). In Houbara bustard, the hotspot seems be the best model to explain lek formation (Hingrat et al. 2008). Heritability of the sexual traits in males can be also considered as key factor of many models of sexual selection (Andersson 1994). Indeed, through heritability of the traits associated with female preference, attractive males may sire attractive sons ('sexy son' benefits, Kirkpatrick & Ryan 1991) and choosy female may gain fitness benefits through their offspring. Through this assumption, it may be of special interest to investigate if mate preference is based on the inherited boom's parameters and the subsequent mating success of offspring.

Inbreeding and acoustic signals

Interestingly, our results highlight that frequency parameters and duration of the booms produced by males also reflect their level of inbreeding. Inbreeding has been shown to have detrimental effects on animal individuals' fitness by affecting growth rate, development stability, immuno-competence, survival and thereby influencing male' competitive ability (reviewed in Kempenaers 2007). More specifically, male's genetic background diversity also influenced the expression of sexual traits as song parameters (Marshall et al. 2003; Reid et al. 2005; Bolund et al. 2010), also potentially used in conflict resolution. By these facts, a reduction in individual genetic diversity has often been linked to a low competitive ability. Indeed, several studies showed that individual heterozygosity or inbreeding was a good predictor of male social status such as ability to acquire and hold territories (Hoffman et al. 2007; Ryder et al. 2010; Tiira et al. 2006), territorial size and status (Höglund et al. 2002; Seddon et al. 2004), aggressive behaviour (Eklund 1996) or dominance (Hoffman et al. 2007). In the houbara bustard, frequency parameters of the booms, which are positively linked to male's body mass, have been demonstrated to support information exchanged during male-male interactions (Cornec et al. in revision). From these results, we can infer that inbred males producing high frequency booms should be disadvantaged in agonistic relationships within the lek and in their mating success if it depends on the ability to hold a display site.

Moreover if female choice relies on morphological (i.e., ornaments) or behavioural traits potentially affected by inbreeding, females are also expected to incidentally avoid inbred males which have lower reproductive success (Höglund et al. 2002; Hoffman et al. 2007; Ryder et al. 2010; Sardell et al. 2014). They might by this way avoid reproductive issues such as lower fecundity or hatching success which have been shown to be associated with inbreeding and homozygosity in many species (reviewed in Kempenaers 2007).

Over the last 3 decades, researches in evolutionary ecology helped characterizing patterns of reproductive behaviours (mate choice, competition, courtships, etc.) as well as gaining insight into the processes involved in the evolution of these patterns (good gene theory, kin cooperation or competition, inbreeding avoidance). What remain poorly known are the physiological and behavioural pathways allowing individual recognition in relation with genetic distance, compatibility or quality. Here we provided evidence that acoustic signals associated with male courtship behaviour are related to both male identity (level of kinship with other males) and quality (individual inbreeding coefficient), making acoustic communication an effective channel to provide genetic information.

Acknowledgments

This study was funded by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), a project of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and S.E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. This study was conducted under the guidance of Reneco for Wildlife Preservation, a consulting company managing ECWP. We are thankful to Frédéric Lacroix, managing director, and Gwénaëlle Levèque, project director, for their supervision. We sincerely thank all ECWP's fieldworkers involved in the collection of data. We are particularly grateful to Cécile Landsman, Mathieu Guillemain, Thibault Dieuleveut, Maël Lelièvre, Mustapha Meziane for their contribution in male recordings.

Literature cited

Acevedo-Whitehouse, K., Gulland, F., Greig, D. & Amos, W. 2003. Disease susceptibility in California sea lions. *Nature*, 422: 35.

- Ahtiainen, J. J., Alatalo, R. V., Mappes, J. & Vertainen, L. 2004. Decreased sexual signalling reveals reduced viability in small populations of the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, 271: 1839 - 1845.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Aparicio, J. M., Cordero, P. J. & Veiga, J. P. 2001. A test of the hypothesis of mate choice based on heterozygosity in the spotless starling. *Animal Behaviour*, 62: 1001 - 1006.
- Baker, J. A. & Bailey, E. D. 1987. Auditory recognition of covey mates from separation calls in northern bobwhite (*Colinus virginianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1724 - 1728.
- Beehler, B. M. & Foster, M. S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of female mating preference. *American Naturalist*, 131: 203 - 219.
- Boichard, D. 2002. PEDIG: a FORTRAN package for pedigree analysis suited for large populations. Comm. 28-13 in Proc. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France.
- Bolund, E., Martin, K., Kempnaers, B. & Forstmeier, W. 2010. Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Animal Behaviour*, 79: 947 - 955.
- Bonadonna, F. & Sanz-Aguilar, A. 2012. Kin recognition and inbreeding avoidance in wild birds: the first evidence for individual kin-related odour recognition. *Animal Behaviour*, 84: 509 - 513.
- Bouzat, J. L. & Johnson, K. 2004. Genetic structure among closely spaced leks on a peripheral population of lesser prairie chickens. *Molecular Ecology*, 13: 499 - 505.
- Bradbury, J. W. & Gibson, R. M. 1983. Leks and mate choice. In: *Mate choice* (Eds., Bateson, P.), pp. 109 - 138. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradbury, J., Gibson, R. & Tsai, I. M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour*, 34: 1694 - 1709.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*, 2nd eds. Sinauer Associates, Sunderland.
- Breed, M. D. 2014. Kin and nestmate recognition: the influence of W. D. Hamilton on 50 years of research. *Animal Behaviour*, 92: 271 - 279.
- Chargé, R., Saint Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A. & Sorci, G. 2010. Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, 79: 843 - 850.
- Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F. & Teplitsky, C. 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? *Evolutionary Applications*, 7: 521 - 532.

- Chargé, R., Teplitsky, C., Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Lacroix, F., & Sorci, G. 2013. Quantitative genetics of sexual display, ejaculate quality and size in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, 82: 399 - 407.
- Charpentier, M. J. E., Boulet, M. & Drea, C. A. 2008a. Smelling right: the scent of male lemurs advertises genetic quality and relatedness. *Molecular Ecology*, 17: 3225 - 3233.
- Charpentier, M. J. E., Drea, C. M. & Williams, C. V. 2008b. Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. *Conservation Genetics*, 9: 1605 - 1615.
- Coltman, D. W., Bowen, W. D. & Wright, J. M. 1998. Birth weight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 265: 803 - 809.
- Cornec, C., Hingrat, Y. & Rybak, F. 2014. Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the houbara bustard. *Ethology*, 120: 1 - 12.
- DuVal, E. H. 2007. Adaptive advantages of cooperative courtship for subordinate male lance-tailed manakins. *American Naturalist*, 169: 423 - 432.
- Eklund, A. 1996. The effects of inbreeding on aggression in wild male house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour*, 133: 883 - 901.
- Fisher, R. A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics*, 7: 179 - 188.
- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J. T. & Kempenaers, B. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 425: 714 - 717.
- Forstmeier, W., Burger, C., Temnow, K. & Derégnaucourt, S. 2009. The genetic basis of zebra finch vocalizations. *Evolution*, 63: 2114 - 2130.
- Gaucher, P., Paillat, P., Chappuis, C., Saint Jalme, M., Lotfikhah, F. & Wink, M. 1996. Taxonomy of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis*, 138: 273 - 282.
- Gee, J. M. 2005. No species barrier by call in an avian hybrid zone between California and Gambel's quail (*Callipepla californica*) and (*C. gambelii*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 253 - 264.
- Gibson, R. M., Pires, D., Delaney, K. S. & Wayne, R. K. 2005. Microsatellite DNA analysis shows that greater sage grouse leks are not kin groups. *Molecular Ecology*, 14: 4453 - 4459.
- Hamilton, W. D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1 - 52.
- Hamilton, W. D. 1964b. The genetical evolution of social behavior II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1 - 52.

- Hardouin, L. A., Nevoux, M., Robert, A., Gimenez, O., Lacroix, F. & Hingrat, Y. 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. *Oikos*, 121: 804 - 812.
- Hesse, S., Bakker, T. C. M., Baldauf, S. A. & Thünken, T. 2012. Kin recognition by phenotype matching is family- rather than self-referential in juvenile cichlid fish. *Animal Behaviour*, 84: 451 - 457.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N. & Lacroix, F. 2008. Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model apply to the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Avian Biology*, 39: 393 - 404.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Seabury, J. & Rautureau, P. 2004. Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis*, 146: 314 - 322.
- Hoffman, J. I., Forcada, J., Trathan, P. N. & Amos, W. 2007. Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated. *Nature*, 445: 912 - 914.
- Höglund, J. & Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, P. T. & Lindell, J. 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 266: 813 - 816.
- Höglund, J., Piertney, S. B., Alatalo, R. V., Lindell, J., Lundberg, A. & Rintamäki, P. T. 2002. Inbreeding depression and male fitness in black grouse. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 711 - 715.
- Höglund, J. & Shorey, L. 2003. Local genetic structure in a white-bearded manakin population. *Molecular Ecology*, 12: 2457 - 2463.
- Holmes, W. G. & Sherman, P. W. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist*, 22: 491 - 517.
- Houde, A. E. 1992. Sex-linked heritability of a sexually selected character in a natural population of *Poecilia reticulata*. *Heredity*, 69: 229 - 235.
- Jimenez, J. A., Hughes, K. A., Alaks, G., Graham, L. & Lacy, R. C. 1994. An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science*, 266: 271 - 273.
- Keller, L. F. & Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 230 - 241.
- Kempnaers, B. 2007. Mate choice and genetic quality: a review of the heterozygosity theory. *Advances in the Study of Behavior*, 37: 189 - 278.
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M. J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350: 33 - 38.

- Kokko, H. & Lindström, J. 1996. Kin selection and the evolution of leks: whose success do young males maximize? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 263: 919 - 923.
- Kraaijeveld-Smit, F. J. L., Ward, S. J., Temple-Smith, P. D. & Paetkau, D. 2002. Factors influencing paternity success in *Antechinus agilis*: last-male sperm precedence, timing of mating and genetic compatibility. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 100 - 107.
- Krakauer, A. H. 2005. Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature*, 434: 69 - 72.
- Kruuk, L. E. B., Sheldon, B. C. & Merilä, J. 2002. Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 269: 1581 - 1589.
- Lacroix, F. 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self-sustaining population of houbara bustards in eastern Morocco. *Houbara News*, 5: 2.
- Lens, L., Van Dongen, S., Galbusera, P., Schenk, T., Matthysen, E. & Van de Castele, T. 2000. Developmental instability and inbreeding in natural bird populations exposed to different levels of habitat disturbance. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 889 - 896.
- Lesobre, L. 2008. Absence of male reproductive skew, along with high frequency of polyandry and conspecific brood parasitism in the Lekking Houbara Bustard *Chlamydotis undulata undulata*. PhD thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Lesobre, L., Lacroix, F., Le Nuz, E., Hingrat, Y., Chalah, T. & Saint Jaime, M. 2010. Absence of male reproductive skew, along with high frequency of polyandry and conspecific brood parasitism in the lekking houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Avian Biology*, 41: 117 - 127.
- Loiselle, B. A., Ryder, T. B., Durães, R., Tori, W., Blake, J. G. & Parker, P. G. 2006. Kin selection does not explain male aggregation at leks of 4 manakin species. *Behavioral Ecology*, 18: 287 - 291.
- Loyau, A., & Lacroix, L. 2010. Watching sexy displays improves hatching success and offspring growth through maternal allocation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 277: 3453 - 3460.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209 - 220.
- Marshall, R. C., Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: S248 - S250.

- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 119 - 125.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D. G. C. 2003. *Animal signals*. Oxford University Press, New York.
- McDonald, D. B. & Potts, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science*, 266: 1030 - 1032.
- Medvin, M. B., Stoddard, P. K. & Beecher, M. D. 1992. Signals for parent offspring recognition - strong sib-sib call similarity in cliff swallows but not barn swallows. *Ethology*, 90: 17 - 28.
- Meuwissen, T. H. E. & Luo, Z. 1992. Computing inbreeding coefficient in large populations. *Genetics Selection Evolution*, 24: 305 - 313.
- Mousseau, T. A. & Roff, D. A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59: 181 - 197.
- Parr, L. A., Heintz, M. & Wroblewski, E. 2010. Visual kin recognition in nonhuman primates: (*pan troglodytes* and *macaca mulatta*): inbreeding avoidance or male distinctiveness? *The Journal of Comparative Psychology*, 124: 343 - 350.
- Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T. 1999. Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature*, 401: 155 - 157.
- Pitcher, T. E., Rodd, F. H. & Rowe, L. 2008. Female choice and the relatedness of mates in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Genetica*, 134: 137 - 146.
- R development core team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. (Version 3.0.0) [Computer Software]. Vienna, Austria: R foundation for Statistical Computing.
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L. E. V., Marr, A. B., Smith, J. N. M. & Keller, L. F. 2005. Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 272: 481 - 487.
- Ryder, T., Tori, W., Blake, J., Loiselle, B. & Parker, P. 2010. Mate choice for genetic quality: a test of the heterozygosity and compatibility hypotheses in a lek-breeding bird. *Behavioral Ecology*, 21: 203 - 210.
- Sæther, S. A. 2002. Kin selection, female preferences and the evolution of leks: direct benefits may explain kin structuring. *Animal Behaviour*, 63: 1017 - 1019.
- Sardell, R. J., Kempnaers, B. & Duval, E. H. 2014. Female mating preferences and offspring survival: testing hypotheses on the genetic basis of mate choice in a wild lekking bird. *Molecular Ecology*, 23: 933 - 946.

- Seddon, N., Amos, W., Mulder, R. A. & Tobias, J. A. 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 1823 - 1829.
- Segelbacher, G., Wegge, P., Sivkov, A. V. & Höglund, J. 2007. Kin groups in closely spaced capercaillie leks. *Journal of Ornithology*, 148: 79 - 84.
- Sherman, P. W. 1999. Birds of a feather lek together. *Nature*, 401: 119 - 120.
- Shorey, L., Piertney, S., Stone, J. & Höglund, J. 2000. Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature*, 408: 352 - 253.
- Slate, J., David, P., Dodds, K. G., Veenvliet, B. A., Glass, B. C., Broad, T. E. & McEwan, J. C. 2004. Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: theoretical expectations and empirical data. *Heredity*, 93: 255 - 265.
- StatSoft. 2001. Statistica v6.0. for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK.: StatSoft Incorporation.
- Stockley, P., Searle, J. B., Macdonald, D. W. & Jones, C. S. 1993. Female multiple mating behaviour in the common shrew as a strategy to reduce inbreeding. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 254: 173 - 179.
- Taylor, A. M. & Reby, D. 2010. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology*, 280: 221 - 236.
- Tiira, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J., Aikio, S., Ranta, E. & Primmer, C. R. 2006. Do dominants have higher heterozygosity? Social status and genetic variation in brown trout, *Salmo trutta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 657 - 665.
- Tregenza, T. & Wedell, N. 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, 415: 71 - 73.
- Van de Castele, T., Galbusera, P., Schenck, T. & Matthysen, E. 2003. Seasonal and lifetime reproductive consequences of inbreeding in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology*, 14: 165 - 174.
- Waldman, B., Rice, J. E. & Honeycutt, R. L. 1992. Kin recognition and incest avoidance in toads. *American Zoologist*, 32: 18 - 30.
- Whiteman, N. K., Matson, K. D., Bollmer, J. L. & Parker, P. G. 2006. Disease ecology in the Galápagos Hawk (*Buteo galapagoensis*): Host genetic diversity, parasite load and natural antibodies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 273: 797 - 804.

Chapitre 4

Booming far: the long-range vocal strategy of a lekking bird.

Cornec C.^{1,2}, Hingrat Y.³, Aubin T.¹ & Rybak F.¹

¹ Université Paris-Saclay, Université Paris-Sud, CNRS, Neuro-PSI, équipe communications acoustiques, UMR 9197, Orsay, F-91405, France,

² Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco,

³ RENECO for Wildlife Preservation, PoBox 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates.

Soumis à Behavioral Ecology and Sociobiology

Synthèse chapitre 4

➤ Contexte

Durant sa propagation dans l'environnement, un signal sonore va être sujet à de nombreuses modifications. La nature et l'importance des modifications subies, qui peuvent nuire à la bonne compréhension du contenu informatif du signal, vont être grandement fonction des caractéristiques du canal de transmission et de la distance émetteur-récepteur.

Durant la saison de reproduction, les mâles d'outarde houbara nord-africaine s'établissent sur des sites de parade séparés les uns des autres par des distances conséquentes, en moyenne de 550 m. Cette organisation spatiale singulière implique par conséquent la mise en place de système de communication capable de véhiculer des informations à longue distance.

➤ Question

Comment la transmission de l'information peut-elle rester efficace à grande distance malgré les modifications subies lors de la propagation?

Cette étude s'est effectuée en deux temps:

- Il s'agissait dans un premier temps d'évaluer l'importance des contraintes environnementales à l'origine des modifications subies par les booms durant leur transmission et d'estimer les distances maximales pour lesquelles les booms restaient discernables du bruit de fond ambiant.
- Il s'agissait dans un second temps de chercher comment la communication acoustique pouvait rester effective malgré les contraintes environnementales et sociales et en particulier d'étudier les stratégies mises en place au niveau du codage/décodage du signal et au niveau du comportement des individus.

➤ Expérimentation

- *Propagation*: Afin d'estimer les modifications subies par les booms durant la propagation dans le milieu naturel, nous avons réalisé des expériences de propagation consistant à diffuser des séquences de booms puis à les enregistrer à différentes distances. Compte tenu du cycle circadien de l'activité de parade des mâles et des variations journalières des conditions climatiques, nous avons effectué des tests de propagations à quatre périodes de la journée. Une communication longue distance efficace pré-suppose un système de codage/décodage adapté aux contraintes sociales et au milieu de propagation. Afin d'étudier ces adaptations, nous avons réalisé 3 expériences de playback.

- *Playback 1*: cette expérience a pour but d'étudier le rôle joué par des paramètres résistants à la propagation dans le codage/décodage de l'information identité spécifique. Trois types de signaux ont été testés: un signal contrôle correspondant à une séquence de booms naturels, un signal où uniquement le premier harmonique a été conservé et un signal où la modulation de fréquence a été supprimée.
- *Playback 2*: cette expérience a pour but d'étudier l'importance de la redondance séquentielle via la diffusion de signaux dont le nombre de booms varie au sein des séquences.
- *Playback 3*: cette expérience a pour but d'étudier le rôle respectif des signaux visuel et acoustique et de leurs possibles actions synergétiques. Les mâles ont été testés avec trois types de signaux : un signal acoustique seul constitué d'une séquence naturelle de booms, un signal visuel seul et un signal multimodal comprenant à la fois le signal visuel et le signal acoustique.

➤ Résultats

- *Propagation*: L'importance des modifications subies par les booms diffère en fonction des paramètres acoustiques pris en compte et de la période de la journée à laquelle les expériences ont été menées. Ainsi, la modulation d'amplitude est le paramètre le plus sujet à modification durant la propagation. Quant à la transmission des sons en fonction de la période de la journée, elle est meilleure la nuit et dans une moindre mesure au lever du soleil. La nuit, les booms restent discernables du bruit de fond à des distances de propagation allant jusqu'à 640 m.
- *Playback 1*: cette expérience a permis de mettre en évidence que le décodage de l'information identité spécifique repose sur la valeur de la fréquence du premier harmonique et sur la modulation de fréquence, qui sont deux paramètres résistants à la dégradation due à la propagation.
- *Playback 2*: Les résultats indiquent que la diffusion d'un seul boom, bien que contenant toute l'information, n'est pas suffisante pour induire une réponse comportementale caractéristique. Par contre 5 booms répétés suffisent pour induire une réponse agonistique chez l'oiseau testé.
- *Playback 3*: Des différences significatives et graduelles sont obtenues entre le signal visuel, acoustique et multimodal. Ces résultats suggèrent que le signal visuel seul n'est pas suffisant pour induire une réponse agonistique forte, à l'inverse du signal acoustique qui semble donc primer au niveau de la phase de booming. Cependant lorsque les signaux visuel et acoustique sont présentés simultanément des réponses comportementales plus fortes sont obtenues

suggérant que le signal visuel pourrait jouer un rôle important dans la probabilité, le timing de détection et le degré de la réponse agonistique.

➤ **Synthèse**

Selon nos résultats, il semble qu'au niveau de la structure du signal, du comportement des individus et du codage/décodage de l'information, différentes stratégies permettent de maximiser l'espace actif des vocalisations. De telles stratégies pourraient également avoir une importance majeure chez d'autres espèces à leks explosés, notamment chez de nombreuses espèces d'outarde. Ces stratégies faciliteraient l'attraction entre partenaires sexuels, la compétition entre mâles et optimiseraient ainsi le succès reproducteur de chacun.

Abstract

The pressures of selection acting on transmission of information by acoustic signals are particularly high in long distance communication networks. Males of the North African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) produce extremely low-frequency vocalisations called ‘booms’ as a component of their courtship displays. These displays are performed on sites separated by a distance of on average 550 m, constituting exploded leks. Here, we investigate the acoustic features of booms involved in species-specific identity. We first assessed the modifications of acoustic parameters during boom transmission at long-range within the natural habitat of the species, finding that the frequency content of booms was reliably transmitted up to 600 m. Additionally, by testing males’ behavioural responses to playbacks of modified signals, we found that the presence of the 1st harmonic and the frequency modulations are the key parameters for species identification, and also that a sequence of booms elicited stronger responses than a single boom. Thus, the coding-decoding process relies on redundant and propagation-resistant features, making the booms particularly well adapted for the long range transmission of information between males. During the booming phase of courtship, two sensory modalities - acoustic and visual - act in synergy. The acoustic component is dominant in the context of intra-sexual competition. While the visual component is not necessary to induce agonistic response, it acts as an amplifier and reduces the time of detection of the signaller. The utilisation of these adaptive strategies allows houbara bustard males to maximize the active space of vocalizations emitted in exploded leks.

Key words: exploded lek, houbara bustard, low frequency vocalisation, male-male competition, multimodal coding-decoding process, redundancy.

Introduction

During propagation, acoustic signals may be subject to modifications by various processes occurring along the transmission channel (Wiley and Richards 1978). Consequently, the ability to communicate by acoustic signal is often limited by the distance over which the vocalization may be perceived and decoded by a conspecific. This distance corresponds to the ‘active space’ of the signal (Marten and Marler 1977). Brenowitz (1982) defined the ‘active space’ as “the distance from the source over which signal amplitude remains above the detection threshold of potential receivers”. However, for an efficient communication, a signal has to not only be detected but also discriminated by the receiver. Lohr et al. (2003) therefore defined the ‘active space’ as “the distance over which its meaning can be transmitted”. The active space of a signal depends on its acoustic structure and on the properties of the environment (vegetation, humidity, temperature, topography, background noise, etc.) in which it is transmitted. Signal propagation through the environment leads to a reduction of the signal-to-noise ratio caused by the spherical spreading of the acoustic wave (- 6dB by doubling of distance) and by excess attenuation due to atmospheric absorption, deflection, ground effect and multiple scattering (Piercy et al. 1977; Wiley and Richards 1978, 1982; Dabelsteen et al. 1993; Forrest 1994; Naguib and Wiley 2001; Bradbury and Vehrencamp 2011). Propagation also induces the degradation of a signal’s spectral, temporal and structural characteristics. This is due to tailing effects created by reverberation, irregular amplitude fluctuations from non-stationary atmospheric turbulences, and frequency-dependent attenuation due mainly to selective frequency filtering (Piercy et al. 1977; Wiley and Richards 1978, 1982; Dabelsteen et al. 1993; Forrest 1994; Holland et al. 1998; Naguib and Wiley 2001). Thus, due to propagation effects, the detection of signals by conspecifics over background noise, the decoding of information, and the localization of the emitter can be challenging (Dabelsteen et al. 1993).

To counteract these effects, the signal structure, the coding/decoding process and the behaviour of the emitter and the receiver should be modulated in order to maximize the efficiency of the signal. With this in consideration, it has been hypothesised that local habitat structure plays an important role in driving signal evolution, imposing a selective pressure on the characteristics of sound transmission. The so-called “acoustic adaptation” or “signal structure” hypothesis (Morton 1975; Hansen 1979; Rothstein and Fleischer 1987) predicts that the acoustic characteristics of a sound are suited to maximise transmission in a given habitat (‘native habitat’). Numerous studies support this concept, providing evidence of intra- and

inter-species adaptations to local habitat conditions (Boncoraglio and Saino 2007; Brumm and Naguib 2009; Ey and Fisher 2009). However, despite supporting evidence from some studies, the hypothesis has not been universally accepted (Williams and Slater 1993; Fotheringham et al. 1997; Hylton and Godard 2001; Saunders and Slotow 2004). Signal structure may be also shaped by habitat-related background noise. Many habitats possess a typical pattern of background noise (anthropogenic, abiotic and biotic noises) which may also drive the evolution of bird vocalisations (Ryan and Brenowitz 1985). This is especially true when frequency overlap occurs between signal and noise. In this case individuals may use frequencies different from ambient noise (Slabbekoorn and Peet 2003; Patricelli and Blickley 2006; Hu and Cardoso 2009; Potvin et al. 2011). When the signal-to-noise ratio is weak due to strong background noise or to propagation at long range, individuals may increase the sound amplitude (“Lombard effect”), or may use a redundant signal (Aubin and Jouventin 1998; Cynx et al. 1998; Lengagne et al. 1999; Brumm and Todt 2002; Brumm 2004; Brumm and Slater 2006). Thus, animals adapt their coding/decoding process to the propagation constraints, given that the information content may rely on acoustic characteristics showing the most resistance to degradation and attenuation (Gish and Morton 1981; Mathevon and Aubin 1997; Aubin and Mathevon 1995; Aubin et al. 2014).

The emitter’s behaviour may also be adapted to environmental constraints, leading to adjustments in time, location and posture of calling. For example, to enhance the probability of detection of its calls by conspecifics, the signaller may gain a clear benefit from concentrating its circadian calling activity during the time of the day most efficient for signal propagation (Henwood and Fabrick 1979) or avoiding temporal overlap with other species using the same frequency band (Brumm 2006; Planqué and Slabbekoorn 2008). In addition, individual location and posture can improve signal propagation too, as shown in many songbirds where perching on elevated spots enhances their active space (Mathevon et al. 1996, 2005; Nemeth et al. 2001; Catchpole and Slater 2008). Finally, the efficiency of communication systems might be improved by complex behavioural routines where several signals, involving several sensory modalities produced serially or simultaneously, can enhance the amount of information or can complement each other (Candolin 2003; Hebets and Papaj 2005).

In the active space of a species evolved to ensure the transmission and the decoding of a signal against environmental constraints, the spacing of individuals (emitters and receivers) is mainly influenced by social (mating behaviour) and density dependence (resource availability) processes. As a consequence, the environmental constraints presented above

might be exacerbated by increasing distance between individuals, promoting the evolution of acoustic signals and emitter's behaviour for an optimal communication distance (Lemon et al. 1981; Brenowitz 1982). In the context of sexual selection, this optimal distance is expected to be related to a territory size permitting the birds to keep away direct competitors and attract mates. Among mating systems, some species have developed a singular spatial organisation, called an exploded lek, where individuals are typically separated by large distances (in comparison with classic leks) and so require long range communication (Bradbury 1981; Höglund and Alatalo 1995). In this context, signallers could therefore have a selective advantage if their signals can travel over long distances with minimal loss of information, and receivers may benefit from gaining the maximum information possible to properly adjust their behavioural response. As a consequence, individual fitness might be linked to the effectiveness of this long distance communication. Thus, communication system in species using an exploded lek system represents an excellent model to study signal structure adaptation, coding/decoding strategies, and the other behavioural traits ensuring that the information content along transmission channels remains reliable despite the high distances between individuals.

The North African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) possesses an exploded lek socio-sexual system (Hingrat et al. 2007, 2008). During the breeding season, houbara males perform complex and spectacular courtship behaviours on traditional display sites separated from each other by an average of 550 m (Hingrat et al. 2008). This courtship follows a succession of distinct sequences including a visual running phase and a booming vocal phase (Cornec et al. 2014). In this study, we investigated the different adaptations at the emitter and receiver level (signal structure, coding/decoding process and bird behaviour) occurring during the courtship of the species. We first assessed the modifications of boom signals during their propagation through the species' natural habitat. Considering the species' circadian courtship activity and that the variations of daily climatic conditions in their habitat are likely to be responsible for differential sound degradation, propagation experiments were carried out at different times of day. Then, by playback experiments on males, we investigated the acoustic parameters involved in species-specific recognition. Finally, we performed two other playback experiments in order to study the role of redundancy in the boom sequences and the potential synergetic role of visual and acoustic signals in the decoding process.

Materials and methods

Courtship description

During the breeding season (January–May), male houbara bustards perform conspicuous and spectacular courtships composed of two main phases: the running phase, where the male sharply drops his head on his back and begins frantically running in circles or straight lines, and the booming phase, where the male produces a stereotyped sequence of low-frequency sounds called booms (Gaucher et al. 1996, Cornec et al. 2014). In both phases, the male erects the ornamental black and white feathers on each side of its neck as well as white occipital feathers. Houbara males display for several hours at particular periods of the day: principally at dusk, night and dawn, and spend the rest of the day feeding or roosting (Hingrat et al. 2008; Rybak et al. in prep). They preferentially select open area with low vegetation cover and height for display, usually settling on elevated points to enhance their conspicuousness (Hingrat et al. 2008). Surveys of males equipped with VHF transmitters conducted between 2002 and 2007 demonstrated high display site fidelity both during and between breeding seasons (ECWP unpublished data; Hingrat et al. 2004).

Study area

The study was carried out in 2012, 2013 and 2014 from March to April in a 663 km² area called Al Baten, which extends from the Middle Atlas to the Moulouya River in eastern Morocco (33.23°N, 03.94°W). Additionally, in 2013 fieldwork was conducted between April and May in a high plain bordered by smooth relief located near Enjil, within the Middle Atlas (33.05°N, 04.35°W). Altitude ranges between 800 to 1700 m a.s.l in Al Baten, and is about 1600 m a.s.l in Enjil. These arid habitats are characterized by hills and slightly undulating gravel ‘reg’ plains, intersected by wadis and temporarily flooded areas (Hingrat et al. 2007). Dense vegetation is often present in wadis, while reg is typically covered by sparse shrubby vegetation.

Propagation experiment

To assess the modifications of booms during propagation, we broadcast 10 exemplars of a selected sequence of 5 booms with a Marantz PMD671 recorder (sampling frequency: 22.05 kHz) connected to a DIVATECH loudspeaker (frequency response: 20 to 2000 Hz ± 6 dB) powered by a 12 Volt battery, at a mean intensity of 80 dB SPL (measured at 1 m from the loudspeaker with a Brüel & Kjaer 2235 sound level meter, linear setting). This value

corresponds to male boom intensity measured in captivity (unpublished data). The sequences of booms were re-recorded using a Gras 46AE microphone (frequency response: 3.15Hz – 20 kHz \pm 2dB) positioned at 0.6 m off the ground (corresponding to the mean height of the head of a standing houbara), connected to a Marantz PMD661 recorder (sampling frequency: 44.1 kHz) over eight distances: control signal at 1 m, propagated signals at 20, 40, 80, 160, 320, 640 and 1280 m. The propagation experiment was carried out at Al Baten in April 2012 and 2013.

Considering male display activity occurs at intervals across a 24 hour period, we divided each day into four distinct phases: afternoon (when males do not display), dusk (when males start their courtship), and night and dawn (when courtship activity is the most intense) (Rybak et al. in prep). Propagation experiments were then conducted under good weather conditions (windy and rainy days were avoided) from 14:20–15:38 (afternoon), from 17:33–18:38 (dusk), from 2:56–4:10 am (night) and from 5:44–6:39 (dawn).

Boom modifications were quantified by comparing the propagated signals with the control signal. Of the 10 sequences of booms recorded for each distance, only the 6 highest quality sequences were used, and only the third boom of each of these six sequences was analysed. Using Avisoft-SASlab Pro (R. Specht, version 4.40; Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany), modifications of the amplitude modulations were assessed by calculating smoothed envelopes (Env). Modifications of frequency composition were assessed by calculating the signal spectrum (Spe) using fast Fourier transforms (window size: 4096 data points, overlapping: 50%, bandpass: 0-15Hz), and modifications of the frequency modulations were assessed by computing digital spectrographic (Spg) cross-correlations using Avisoft Correlator (for the method, see Khanna et al. 1997). To minimize the influence of accidental and non-representative events occurring in the environment, each of these measures were averaged ($n = 6$) for each propagation distance. Means of control signals were correlated with means of propagated signals using Pearson's r product-moment coefficient.

In the study sites, climatic conditions are known to greatly vary between the four daily sample periods, and thus expected to influence sound propagation. Therefore we collected temperature, humidity and wind speed data from 15th of March to 30th of April 2012 and from 1st of March to 30th of April 2013 from a weather station (Campbell scientific GRWS100), located 45.7 km (33.00739°N; 4.09815°W) from the location of the loudspeaker. The variation of temperature, humidity and wind speed were analysed for the 4 time periods defined above, using Friedman tests followed by Wilcoxon matched pair tests.

To determine the level of the ambient noise in the species' habitat, we used a Voltcraft SL-451 sound level measurement device (reading range 30-130 dB, accuracy ± 1.4 dB, linear scale, slow setting). Ambient noise was recorded in the same location as the propagation experiment, and was recorded for each of the 4 time periods in 5 min (1 measurement per second) samples on two different days (April 10 and 11, 2014), under good weather conditions (i.e. with a wind speed less than 4.17 m.s^{-1}). Background noise difference was tested between time periods using Wilcoxon matched pair tests.

Playback experiments

Three playback experiments were conducted to assess the coding-decoding process. These focussed on acoustic features displaying the most resilience to degradation (playback 1), the importance of redundancy (playback 2) and the importance of multimodal signals (playback 3). Playback 1 was performed at Al Baten plain from 20 March to 15 April 2013 on 12 males. Playback 2 was performed at Al Baten plain from 5 to 31 March 2014 on 12 males. Playback 3 was performed at Enjil plain from 28 April to 27 May 2013 on 11 males; an additional two males were also tested at Al Baten between 3 April and 5 April to increase sample size. All males selected were observed for several days before each experiment to assess their faithfulness to their display sites and to determine their preferred display location. Since 2002, display sites have been located every year at Al Baten following a standardized method (Hingrat et al. 2008). A total of 66 and 70 display sites were identified in 2013 and 2014 respectively. At Enjil, as less intensive surveys were conducted prior to 2013, circular observations were carried out during the 2 h after dawn and the 2 h before dusk. A total of 16 display sites were identified in this area using these methods.

Signals played back

Playback 1: we tested each male with three categories of signals: a control signal corresponding to a natural sequence of 6 booms (C signal), the same sequence filtered with a bandpass [80-100] Hz, thus consisting in a sequence of booms with only the first harmonic present (1st H signal), and the same sequence of booms without frequency modulation (WFM signal), obtained by equalizing at the same level the frequencies of the booms using the Avisoft-SasLab Pro graphic synthesizer (Figure 1).

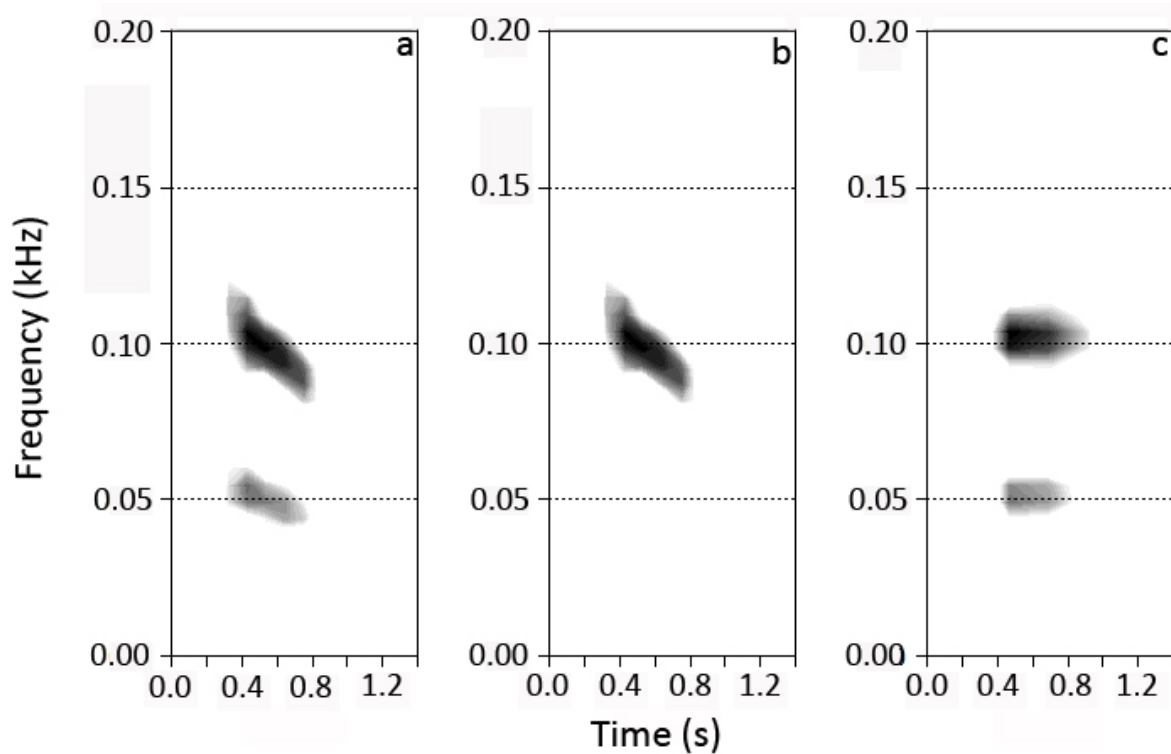


Figure 1: Spectrograms of three booms extracted from the experimental signals: (a) natural unmodified boom (control signal), (b) same boom with only the first harmonic kept (1st H signal) and (c) same boom without frequency modulation from (WFM signal).

Playback 2: we tested each male with three categories of signals differing by the number of booms per sequence: one single boom signal (1B), a signal consisting of the same boom repeated five times (5B) and a signal consisting of the same boom repeated ten times (10B). To build 5B and 10B signals, we used natural sequences of 5 and 10 booms in which all the booms were replaced by the same single boom.

Playback 3: each male was tested with acoustic and visual lures. The acoustic lure consisted of a natural sequence of 6 booms played back and the visual lure consisted of a dummy houbara male. Each lure was either presented alone, as a unimodal acoustic signal (A), as a unimodal visual signal (V) or as a multimodal signal combining acoustic and visual signals (AV).

The sequences of booms used for these tests had been previously recorded in 2010 and 2011 (for details of recordings see Cornec et al. 2014) from males not tested in the present study. All the booms had a high signal-to-noise ratio, with frequency and temporal parameters within the natural range of the species, and all were rescaled to match their root mean square

(RMS) amplitude at the same output. For each acoustic signal, the sequence of booms was repeated 5 times with two successive sequences separated by three minutes of silence, this corresponds to the average natural interval between sequences of booms, thus making a total duration of 13 min. To avoid pseudo-replication (McGregor et al. 1992), three different sequences were prepared for each category.

The visual signal was a sexually mature male houbara stuffed and mounted in a booming posture, showing its conspicuous white and black feathers (Figure 2). This male was a captive-born individual which died naturally (trauma) at the Emirates Center for Wildlife Propagation (Missour, Morocco). Its body size was within the normal natural parameters of the species. The stuffed lure was fixed on a wood board coated by fine brown sand and mounted on rails in a wooden box (41 x 63 x 69 cm) coated with brown sand mimicking the natural ground. The box has one open side masked by a brown curtain, making the stuffed male entirely hidden when it was inside the box. The curtain and the dummy male were manually moved by an experimenter situated behind the box to make the stuffed male move outside (visible) or inside (hidden). The presentation of the visual lure followed the same pattern as the presentation of the acoustic lure: the stuffed male was made visible for a duration of 14 s (corresponding to the mean duration of a boom sequence), five times, and each presentation was separated by an interval of 3 min for a total of 13 min.

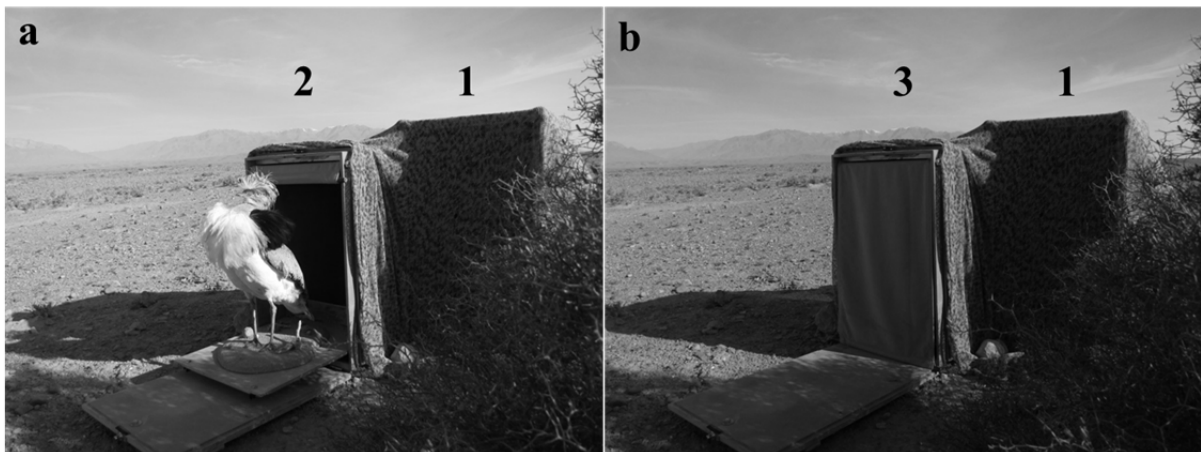


Figure 2: (a) The dummy male houbara bustard out of the box with the curtain raised (1) and the loudspeaker (2). (b) The dummy male inside the box with the curtain down (3).

Playback procedure

Two hours before dawn, the playback set-up (see propagation experiment) was positioned on the ground, under a mesh net, close to the target display site (on average 175.31 ± 56.14 m).

The distance between the playback set-up and the display site was a trade-off between being as close as possible and avoiding signal alteration due to obstacles, such as micro-topography or vegetation. The box containing the stuffed male was placed close to the loudspeaker and positioned so its opening side pointed towards the tested male (Figure 2). One observer, lain down under a mesh net close to the loudspeaker, activated the broadcast of the signals. A second observer was installed 300 m from the display site to watch and video-record the behaviour of the tested male and to give instructions to the first observer using a walkie-talkie (i.e. when to start and end the broadcast of the signals). All experiments started at dawn, when the male was on its display site. None of tested males show any aversion to the equipment, and all had normal courtship behaviour before playback (complete courtship sequence observed, see Cornec et al. 2014). Between two playbacks, the observers waited until the male came back on its initial display site and returned to normal display activity. To avoid any order effect, the playback of the different signals was randomised. On each male, each playback was performed the same day whenever it was possible (for 60% of males), or on two (for 35% of males) or three (for 5% of males) consecutive days.

Responses measured and statistical analysis

For each trial, the behaviour of the tested male was video-recorded during the whole playback session using a high definition camera (Sony Handycam DCR-SR190) mounted on a telescope (Swarowski ATS80 HD 20-60 x 80). The response behaviour of the male was measured for a total of 23 min – i.e., during 13 min corresponding to the broadcast of the stimulus and for 10 min after the broadcast.

The following responses were scored: (1) the distance to the loudspeaker, corresponding to the ratio: initial distance male-loudspeaker before the broadcast / minimal (male approach) or maximal (male runaway) distance male-loudspeaker after the broadcast, (2) the latency to approach, corresponding to the time elapsed between the onset of the signal played back and the first approach towards the loudspeaker, (3) the percentage of time spent in courtship, (4) the total number of courtships, (5) the mean duration of the running phase measured for each courtship performed, (6) the mean number of booms produced, (7) the mean duration of the booming phase and (8) the percentage of booms emitted in direction of the loudspeaker.

Statistical Analysis

To reduce bias associated with scaling, all values were standardized as follows: Standard Score = (raw score – mean score for the variable) / Standard deviation.

We used a principal component analysis (PCA) to create a composite response corresponding to the first principal component PC1 which had eigenvalues greater than 1 (Kaiser's criterion). Only variables estimated for all males for each experiment and within each set of signals played back were included in PCA analyses (distance to playback set-up, latency to approach, percentage of time spent in courtship and total number of courtships). For the other variables, and for some males, the absence of data was related to strong responses to the experiment, where males approach the playback set-up and thus stop their courtship behaviour. As all data were not normally distributed, we used non-parametric statistics (verified by a Shapiro–Wilk test). For playback 1, we used Wilcoxon matched pair tests to compare principal components scores and estimated variables not included in the PCA of the control signal with the two modified signals (1st H and WFM). For playbacks 2 and 3, variations within principal components scores and the estimated variables not included in the PCA were compared using Friedman tests. Principal components scores and variables not included in the PCA were compared two-by-two between signals using Wilcoxon matched pair tests. All statistical tests were performed with Statistica 6.1 (Statsoft 2001).

Results

Propagation experiments

Regardless of the time of day, the correlations between the propagated signal (envelope, spectrum and spectrogram) and the control signal decreased as the propagation distances increased (Table 1). Nevertheless, the degradation of signals was stronger in the afternoon and less severe during the night and at dawn. The booms were indistinguishable from background noise at distances beyond 1280 m during the night and at distances beyond 320 m in the afternoon. The envelopes were more strongly degraded than the spectra and the spectrograms at all periods of the day. The correlation of spectra and spectrograms remained up to 0.5 values until 1280 m distance in the night and at dawn, and until 640 m at dusk (Table 1).

Table 1: Pearson r correlation coefficients between control and propagated signals made on envelopes (Env), spectra (Spe) and spectrograms (Spg) at 4 different times of the day.

Time	Afternoon			Dusk			Night			Dawn		
Domain	Env	Spe	Spg	Env	Spe	Spg	Env	Spe	Spg	Env	Spe	Spg
1m/20m	0,96	0,99	0,99	0,92	1,0	0,99	0,93	0,99	0,99	0,96	1,0	0,99
1m/40m	0,96	0,99	0,99	0,91	0,99	0,99	0,93	0,98	0,97	0,89	0,99	0,98
1m/80m	0,89	0,99	0,98	0,92	0,99	0,99	0,89	0,98	0,98	0,91	0,99	0,98
1m/160m	0,75	0,91	0,93	0,71	0,95	0,93	0,91	0,97	0,95	0,78	0,97	0,94
1m/320m	0,37	0,53	0,49	0,37	0,77	0,76	0,53	0,91	0,80	0,79	0,96	0,93
1m/640m	--	--	--	0,17	0,63	0,57	0,56	0,71	0,63	0,31	0,75	0,61
1m/1280m	--	--	--	--	--	--	0,03	0,54	0,60	0,12	0,70	0,62

Analyses of weather data recorded in spring 2014 showed that in the arid zone ecosystems where houbara males display, the temperature varies significantly between the four periods of the day (Friedman’s test: $N = 216$, Chi-square = 555.317, $p < 0.001$), and decreases from the afternoon until dawn (Table 2). A reversed pattern was obtained for the relative humidity (Friedman’s test: $N = 216$, Chi-square = 492,912, $p < 0.001$) with the maximal humidity level observed at dawn and a minimal value for the afternoon (Table 2). Wind speed increased during the day and then dropped significantly during the night, remaining low at dawn (Friedman’s test: $N = 216$, Chi-square = 329,801, $p < 0.001$, Table 2). The level of background noise was significantly lower at night and higher at dawn and during the afternoon (Table 2).

Table 2: Mean \pm SD values of meteorological measurements and of background noise collected at four different times within 24h. Values that share similar superscript letters did not differ significantly (Wilcoxon matched pair tests, $P > 0.5$, Supplementary Table S1). Meteorological measurements were collected by a weather station located at 45.7 km from the location of the loudspeaker. Background noise was recorded in the same place where the propagation experiment was completed.

24h period	Temperature (°C)	Humidity (%)	Wind speed (m.s ⁻¹)	Background noise (dB)
Dawn	9,826 \pm 3,191	63,093 \pm 16,789	2,271 \pm 1,982 ^a	58,371 \pm 5,308 ^b
Afternoon	21,369 \pm 4,647	25,159 \pm 14,156	4,849 \pm 2,795	57,993 \pm 8,188 ^b
Dusk	20,334 \pm 4,949	31,055 \pm 18,456	5,529 \pm 2,533	53,872 \pm 4,106
Night	10,728 \pm 3,287	60,357 \pm 16,914	2,412 \pm 2,184 ^a	48,720 \pm 4,230

Playback experiments

Playback experiment 1: One male out of 12 did not exhibit responses to any of the 3 signals and was excluded from the analysis. The first principal component (PC1) explained 68% of the total variance for the measured responses. Examination of the component loadings (Table 3) revealed that all 4 responses taken into account loaded highly on PC1. As males stopped their courtship when they approached, higher positive PC1 score values corresponded to a short latency time to approach, a close approach to the loudspeaker and consequently to a diminution of the courtship activity (% of time spent in courtship and total number of courtships). Comparison of PC1 scores showed that males responded less strongly to the WFM signal than to the control signal (Figure 3 and Table 4). Male responses were not significantly different between the control signal and the 1stH signal (Figure 3 and Table 4). When examining the 4 variables not included in the PCA (Wilcoxon matched pair tests), no significant differences between signals were found (Supplementary Table S4).

Table 3: Variance explained and loadings of the response measures on the first (PC1) principal component for the three playback experiments.

	Playback 1	Playback 2	Playback 3
Distance to the playback set-up	-0,89	-0,95	-0,93
Latency to approach	-0,79	-0,81	-0,79
% time spent in courtship	-0,83	-0,91	-0,85
Total number of courtships	-0,80	-0,90	-0,92
Eigenvalue	2,73	3,21	3,05
Percent of variance	0,68	0,80	0,76

Table 4: Results of non-parametric Wilcoxon signed-ranks tests applied on principal component obtained for the three playback experiments.

Stimuli	N	Z	p value	Stimuli
Playback 1				
C/1st H	11	1,6	0,109	C/1st H
C/ WFM	11	2,489	0,013	C/ WFM
Playback 2				
1B/5B	11	2,489	0,013	1B/5B
1B/10B	11	2,578	0,001	1B/10B
5B/10B	11	0,533	0,594	5B/10B
Playback 3				
V/A	12	2,824	0,005	V/A
V/AV	12	2,98	0,003	V/AV
A/AV	12	2,118	0,035	A/AV

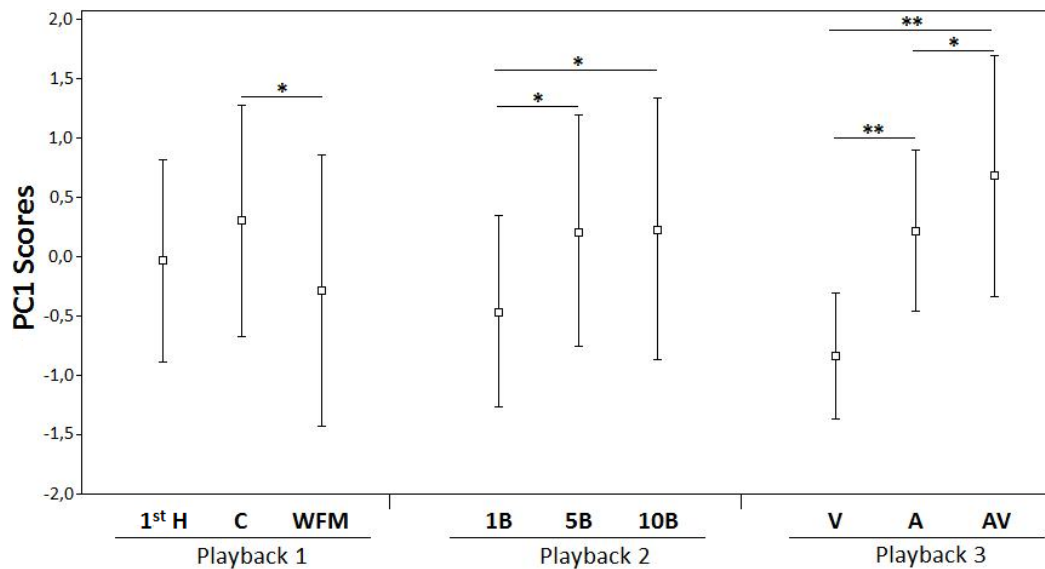


Figure 3: PC1 scores (mean \pm SE) obtained for the three playbacks experiments. For playback 1: C = control signal, 1st H = signal with only the first harmonic kept, WFM = signal without frequency modulation. For playback 2: 1B = 1 boom, 5B = 5 booms, 10B = 10 booms. For playback 3: V = visual signal, A = acoustic signal, AV = multimodal signal. (non-parametric Wilcoxon signed-ranks test, ** $P < 0.05$).

Playback experiment 2: One male out of 12 did not exhibit response to any of the 3 signals and was excluded from the analysis. The first principal component (PC1) explained 80% of the total variance in the four responses measured. All the variables load significantly on PC1 (Table 3). Higher positive values of PC1 scores corresponded to a fast and strong response (low latency to approach and close distance to the loudspeaker), leading to a decrease in courtship activity. Comparison of PC1 scores showed significant differences between the signals played back (Friedman's test: $N = 11$, Chi-square = 11.45, $p = 0.003$). When we analysed each signal separately, PC1 scores of 5B and 10B were both significantly higher than the one of 1B (Figure 3 and Table 4). No significant difference was found between PC1 scores of 5B and 10B (Figure 3 and Table 4).

Friedman's tests performed on response variables not included in the ACP revealed that the percentages of booms emitted toward the playback set-up were significantly different between the signals ($N = 7$, Chi-square = 7.714, $p = 0.021$, Supplementary Table S3). A significant difference was obtained between 5B and 1B signals (1B signal: 0.164 ± 0.218 , 5B signal: 0.491 ± 0.296 , Wilcoxon matched pair tests: $N = 9$, $Z = 2.665$, $p = 0.007$, Supplementary Table S2 and S5). A difference close to the significance was also obtained between 10B signal and 1B signal (10B signal: 0.455 ± 0.366 , Wilcoxon matched pair tests: $Z = 1.836$, $N =$

10, $p = 0.066$, Supplementary Table S2 and S5). For all other variables no difference was found between signals.

Playback experiment 3: One male out of 13 did not exhibit response to any of the 3 signals and was excluded from the analysis. The first principal component (PC1) explained 76% of the total variance measured. The 4 variables loaded highly on PC1 (Table 3). Comparison of PC1 scores showed significant differences between the signals (Friedman's test: $N = 12$, Chi-square = 15.167, $p < 0.001$). Two-by-two comparisons revealed that the PC1 scores were also significantly different between the presentation of visual signal, acoustic signal and multimodal signal. Males responded significantly more strongly to the multimodal signal compare to the unimodal signals (Figure 3 and Table 4). Comparisons between the unimodal signals revealed a significantly higher PC1 score for the acoustic signal than for the visual signal. With this last signal, few approaches toward the playback set-up were observed.

When examining the 4 variables not included in the PCA (Friedman's test and Wilcoxon matched pair tests), no significant differences between signals were found (Supplementary Table S2 and S6).

Discussion

Physical and social environments are two variables possessing a strong influence on shaping communication processes. Here, we investigated how the communication signals emitted during the courtship of the North African houbara bustard may be efficient in spite of constraints imposed by social and environmental characteristics.

A long range propagation

Propagation experiments showed that, in optimal conditions (i.e. during the night and in an absence of wind), booms were reliably transmitted up to 600 m, considering the three acoustic domains (envelope, spectrogram and spectrum). However, this distance reduces during the day, dropping to 160 m in the afternoon and 320 m at dusk and dawn. According to the correlation results obtained in the 3 domains, frequency modulations and spectral content appear to be the parameters with the most resistance to propagation, and remain significantly distinguishable up to 1280 m distance in the night and at dawn, and up to 640 m at dusk. Considering that males perform their courtship at dawn, dusk and during the night, and that courtship sites are separated from each other by on average 550 meters (Hingrat et al. 2008),

booms produced during the main periods of courtship can thus be effectively perceived by the adjacent neighbour receivers.

A low-frequency sound

In the context of an exploded lek, booms must be transmitted over long distance with a minimal loss of information. The attenuation by absorption, ground effect, multiple scattering (diffraction or reflection) and the degradation by reverberation and amplitude fluctuation of acoustic signals during transmission impose limits on acoustic communications (Wiley & Richards 1978). Propagation of signals in the environment is also strongly frequency dependent, with high frequency sounds being the most affected (Marten and Marler 1977; Marten et al. 1977). In the houbara bustard, booms are low-frequency signals (fundamental frequency of 46 Hz on average, Cornec et al. 2014) and thus appear well adapted to communicate at long range with little attenuation and degradation (Willey et al. 1978; Forrest 1994; Garstang et al. 1995; Larom et al. 1997). Nevertheless, propagation of low frequency sounds may be limited for animals vocalizing near to the ground, especially in open habitats (Cosens and Falls 1984; Catchpole and Slater 1995). Indeed, ground attenuation caused by interferences between direct and reflected waves have a noticeable effect on sound above 3 kHz and below 1 kHz (acoustic window: Marten and Marler 1977; Marler et al. 1977) and is particularly significant at <1 m from the surface (Forrest 1994). To minimize this effect, males preferentially select their courtship site on elevated points with low vegetation cover and height (Hingrat et al. 2008).

A circadian calling activity

Many species adapt their singing activity in function of the marked circadian changes of environmental conditions which influence the range over which sound can be transmitted and heard (transmission hypothesis: Marten et al. 1977; Wiley and Richards 1978, 1982; Henwood and Fabrick 1979). Animals will benefit by concentrating their acoustic signals at times of day and under weather conditions that permit the most effective long-range communication (Walsh and Inglis 1989; Larom et al. 1997; Van Staaden and Römer 1997). For example, birds sing most intensively at dawn and one explanation for this is that conditions at this time are more conducive and so more favourable for the propagation of sound ('dawn chorus' Henwood and Fabrick 1979; Catchpole and Slater 1995; Kroodsma and

Miller 1996), although other factors may also have a role in this choice of vocalisation times (Dabelsteen and Mathevon 2002).

Even though low-frequency sounds (like booms) are less affected by atmospheric absorption than high-frequency sounds (Ingård 1953; Bass et al. 1990), they remain subject to alteration by atmospheric turbulences associated with high temperature and wind. These conditions are particularly pronounced in open habitats (Wiley and Richards 1978, 1982) and play an important role in moment-to-moment variations of the excess attenuation (Wiener and Keast 1959). Eddies created by air movement or thermals produced by temperature gradients with diameters equal to the period of sound wavelengths will refract, reflect and diffract the wave and therefore attenuate the signal (Wiley and Richards 1978, 1982; Garstang 2004). In houbara bustard habitat the highest temperatures, the lowest humidity levels and the strongest winds were recorded in the afternoon and at dusk. At these times of the day, the propagation of the booms is thus the worst. The courtship activity of houbara bustard males follows a circadian rhythm where booms are produced most intensively during the time of the day most effective for long-range communication. Indeed, males houbara bustard show crepuscular (morning and evening) and nocturnal display patterns with a maximal number of booms emitted during night and at dawn (Rybak et al. in prep). This behavioural strategy allows males to maximize the active space of their booms.

Signal propagation can also be profoundly modulated by the level of the background noise. Anthropogenic, environmental (wind) and biological (vocalizations from other species) noises can greatly affect the active space of a sound (Forrest 1994). Our recordings showed that background noise was the lowest during the night but increased from dawn to the afternoon, where it reached its maximum level. In our open habitat, environmental noise is often caused by the wind which is most intense at dusk and in the afternoon. Such environmental noise is usually of low frequency with the main part of the energy situated below 2 kHz (Forrest 1994) and so potentially matching with the frequency of houbara booms. However, houbara males avoid vocalising during these periods of peak wind strength. The high level of background noise observed at dawn can be partly explained by the “dawn chorus” where the song activity of many bird species is at its most intensive. This noise is dominated by high frequencies and does not have a real masking effect on low frequency booms of houbara.

An adapted coding/decoding process

Despite acoustic and behavioural adaptations, some acoustic parameters degrade faster than others during propagation over long distances (Willey et al. 1978). Therefore, the information is often encoded upon parameters possessing the most resistance to degradation and attenuation (Brenowitz 1982; Brémond and Aubin 1990; Dabelsteen and Pedersen 1992; Robisson et al. 1993; Mathevon and Aubin 1997, 2001; Holland et al. 2000; Aubin et al. 2004). For example, in the White-browed Warbler (*Basileuterus leucoblepharus*) the species identity relies on the frequency modulation, highly resistant to the propagation, whereas the individual identity and motivation is encoded on other acoustic parameters rapidly altered by propagation (public and privacy information, Aubin et al. 2004). In the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) the frequency modulation, which is resistant to propagation, is a key parameter coding species-specific information (Mathevon and Aubin 2001). In the houbara bustard, the first harmonic and its slow frequency modulation appeared also to be parts of the boom which are transmitted at long range (Figure 4), while amplitude modulation does not appear as a reliable parameter given that it is strongly modified during propagation. Our playback experiment revealed that these two acoustic parameters, the first harmonic and the frequency modulation, were necessary and sufficient to elicit a territorial response of males. Thus, in houbara bustard males, the coding-decoding of species-specific information relies on stereotyped and resistant features: the slow decreasing frequency modulation, varying slowly up and down, and the first harmonic which contains the maximum energy (Cornec et al. 2014). This coding-decoding process remains effective over long range and may facilitate the maximization of communication distance within the intra- and the inter-sexual networks.

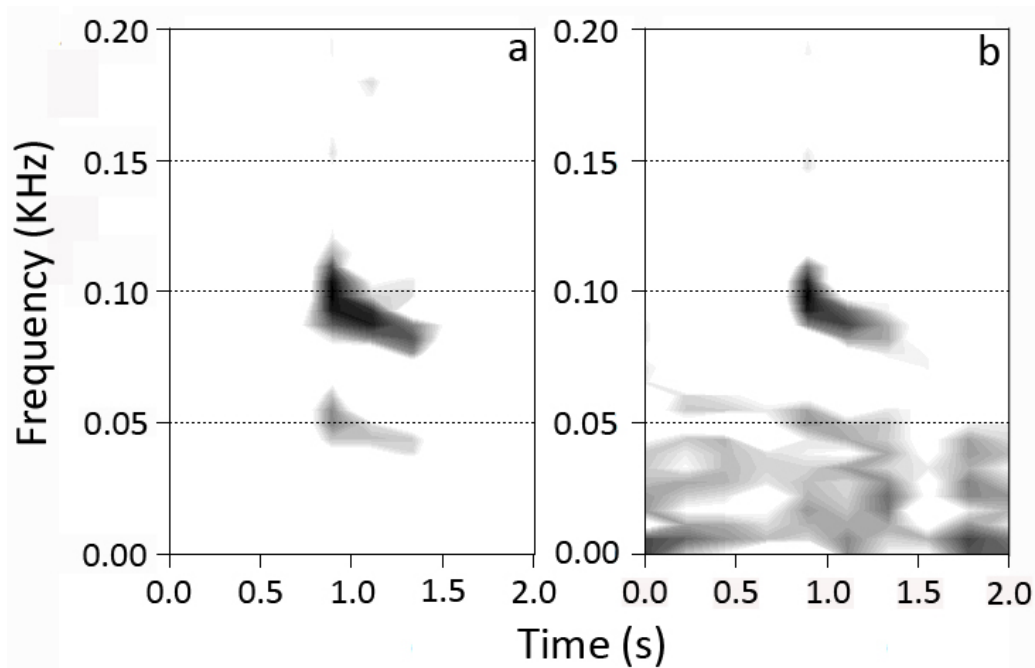


Figure 4: Spectrograms of a natural boom emitted and re-recorded at 1 m (a) and 160 m (b) during dusk.

A redundant signal

According to the mathematical theory of communication (Shannon and Weaver 1949), signallers can increase the efficiency of information transfer by increasing the duration of their signals by a redundant process. Vocalizations of male houbara bustard appear to be highly redundant with a repetition of the same information many times within the boom sequence. The results obtained in the second playback experiment showed that the broadcast of only one boom, while containing the whole information content, induced less strong responses than the broadcast of 5 or 10 booms. Thus to ensure a reliable recognition, a series of booms is necessary to secure the transmission of the information content. Moreover, in noisy condition, as in our case where wind generates a high level of background noise, redundancy may enhance the probability of communicating within noiseless short time-windows, as mentioned by Lengagne et al. (1999) in the king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). Sequential redundancy in animal signals is widespread (Bradbury and Vehrencamp 2011) and has been shown in many bird species including the Eurasian Chaffinch (*Fringilla coelebs*) (Brumm and Slater 2006) and the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) (Potash 1972).

Interestingly, our results also showed that the sequences of repeated booms appeared to be more locatable than the single boom since males vocalized more significantly in the direction

of the loudspeaker with sequences of five and ten booms. No significant difference was found between the sequences containing five and ten booms. This fits to what is observed in wild males who produce on average 6.44 ± 1.44 booms per sequence (Cornec et al. 2014). Similar results have been demonstrated in colonies of king penguins where a high number of syllables in the signal of parents facilitate their localization by their chicks (Aubin and Jouventin 2002).

A multimodal courtship signal

In many species of birds, males produce multimodal signals within a single display, such as plumage ornamentation, song, and courtship behaviour (Birkhead et al. 1998; Borgia and Presgraves 1998; Patricelli et al. 2003; Smith and Evans 2008). According to Moller and Pomiankowski (1993), elaborate multimodal signals seem more common in polygamous and polygynous species where sexual selection is intense. This is particularly true for lekking species where females evaluate several males before copulation and where males compete for lek attendance and mate access. Both males and females might benefit significantly from evaluating several cues simultaneously. Intra-sexual (competition between males) and inter-sexual (mate choice) processes might shape the evolution of complex multimodal communication. Multimodal signals may interact as a functional unit and enhance the signal efficacy and the information transfer across the communication channel (Johnstone 1996; Candolin 2003; Hebets and Papaj 2005). Houbara bustard males perform spectacular courtship displays during the breeding season which combine visual and acoustic displays to form a composite signal. In our experiment, we examined the respective role of visual and acoustic signals and their synergetic action during the booming phase. The results revealed a gradually increasing response of males from the unimodal visual to the multimodal signal. Interestingly, when they are broadcasted independently, visual and acoustic signals generated different behavioural responses. In response to the visual signal alone, males remained at a distance from the stuffed male. Conversely, the acoustic signal presented alone elicits a strong agonistic response and thus appears as necessary and sufficient. In this case, males stop their courtship and approach towards the playback set-up. However, the efficacy of a dominant signal can be enhanced by its interaction with a second signal (inter-signal interaction hypothesis, Hebets and Papaj 2005), as shown in the squirrel treefrog (*Hyla squirella*), and the túngara frog (*Physalaemus pustulosus*) (Taylor et al. 2007, 2008, 2011). In our case, the composite multimodal signal induces a change in the male response compared to the isolated signals and elicits significantly higher levels of agonistic response. Territorial males approach

significantly faster and closer to the playback set-up compared to the isolated signals. Even though visual signalling appeared not necessary in the context of intra-sexual competition, it may play an important role in the timing and degree of agonistic responses. For example, the source of low frequency sounds are hard to precisely locate, and visual signals may therefore facilitate a boom's localization and thus enhance the efficiency of the courtship display (increased detection and amplifiers: Candolin 2003; Hebets and Papaj 2005).

Conclusion

The communication system of houbara bustard males seems reliable in an intra-sexual network, allowing long range communication. The efficiency of the communication system relies on adaptive strategies occurring at different levels across the communication channel: 1) at the signal structure level with the emission of low-frequency and redundant booms enhancing the signal's active space and with the use of acoustic and visual signals acting in synergy, 2) at the bird's behaviour level with the use of particular courtship sites and adapted time windows of sound emission, and 3) at the level of the acoustic coding/decoding process, with a species-specific recognition relying on the parameters most resistant to propagation. The exploded lek mating system represents an ideal framework for further research into the respective influence of environmental and social constraints on the evolution of communication systems.

Acknowledgments

This study was funded by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), a project of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC, and S.E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. This study was conducted under the guidance of RENECO for Wildlife Preservation, a consulting company managing ECWP. We are thankful to Frédéric Lacroix, managing director, and Gwénaëlle Levèque, project director, for their supervision. We sincerely thank all ECWP's employees/fieldworkers/breeders involved in the collection of data used in this study. We are particularly grateful to Cécile Landsman, Thibault Dieuleveut and Maël Lelièvre for their contributions during the different field experiments. We thank Dr Tom Martin for the improvement of the English text.

Literature cited

- Aubin T, Jouventin P (1998) Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 265:1665–1673
- Aubin T, Jouventin P (2002) Localisation of an acoustic signal in a noisy environment: the display call of the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *The Journal of Experimental Biology* 205:3793–3798
- Aubin T, Mathevon N (1995) Adaptation to severe conditions of propagation: long-distance distress calls and courtship calls of a colonial seabird. *Bioacoustics* 6:153–161
- Aubin T, Mathevon N, Da Silva ML (2014) Species identity coding by the song of a rainforest Warbler: an adaptation to long-rang transmission? *Acta acoustica* 100:748–758
- Bass HE, Sutherland IC, Zuckerwar AJ (1990) Atmospheric absorption of sound: update. *The Journal of the Acoustical Society of America* 88:2019–2020
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ (1996) Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44:179–191
- Bradbury JW (1981) The evolution of leks. In: Alexander RD, Tinkle DW (eds) *Natural Selection and Social Behavior*. Chiron Press, New York, pp 138–169
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (2011) *Principles of Animal Communication*, Second Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Brémond JC, Aubin T (1990) Responses to distress calls by blackheaded gulls *Larus ridibundus*: the role of non-degraded features. *Animal Behaviour* 39:503–511
- Brenowitz EA (1982) The active space of red-winged blackbird song. *The Journal of Comparative Physiology A* 147:511–522
- Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21:134–142
- Brumm H (2004) The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73:434–440
- Brumm H (2006) Signalling through acoustic windows: nightingales avoid interspecific competition by short-term adjustment of song timing. *The Journal of Comparative Physiology A* 192:1279–1285
- Brumm H, Naguib M (2009) Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Advances in the study of behavior* 40:1–33
- Brumm H, Slater PJB (2006) Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:475–481

- Brumm H, Todt D (2002) Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Animal Behaviour* 63:891–897
- Candolin U (2003) The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* 78:575–595
- Catchpole CK, Slater PJB (2008) *Bird song; Biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge
- Cornec C, Hingrat Y, Rybak F (2014) Individual signature in a lekking species: visual and acoustic courtship parameters may help discriminating conspecifics in the houbara bustard. *Ethology* 120:1–12
- Cosens SE, Falls JB (1984) A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15:161–170
- Cynx J, Lewis R, Tavel B, Tse H (1998) Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal behaviour* 56:107–113
- Dabelsteen T, Larsen ON, Pedersen SB (1993) Habitat-induced degradation of sound signals: Quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *Journal of the Acoustical Society of America* 93:2206–2220
- Dabelsteen T, Mathevon N (2002) Why do songbirds sing intensively at dawn? A test of the acoustic transmission hypothesis. *Acta ethologica* 4:65–72
- Dabelsteen T, Pedersen SB (1992) Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by male blackbirds (*Turdus merula*). *Behaviour* 121:259–287
- Ey E, Fisher J (2009) The acoustic adaptation hypothesis – a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* 19:21–48
- Forrest TG (1994) From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist* 34:644–654
- Fotheringham JR, Martin PR, Ratcliffe L (1997) Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). *Animal Behaviour* 53:1271–1285
- Garstang M (2004) Long-distance, low-frequency elephant communication. *The Journal of Comparative Physiology A* 190:791–805
- Garstang M, Larom D, Raspet R, Lindeque M (1995) Atmospheric controls on elephant communication. *Journal of Experimental Biology* 198:939–951
- Gaucher P, Paillat P, Chappuis C, Saint Jalme M, Lotfikhah F, Wink M (1996) Taxonomy of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis* 138:273–282

- Gish SL, Morton ES (1981) Structural adaptation to local habitat acoustics in Carolina wren songs. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 56:74–84
- Hansen P (1979) Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* 27:1270–1271
- Hebets EA, Papaj DR (2005) Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:197–214
- Henwood K, Fabrick A (1979) A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *The American Naturalist* 114:260–274
- Hingrat Y, Saint Jalme M, Chalah T, Orhant N, Lacroix F (2008) Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model apply to the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Avian Biology* 39:393–404
- Hingrat Y, Saint Jalme M, Ysnel F, Le Nuz E, Lacroix F (2007) Habitat use and mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. *Journal of Ornithology* 148:39–52
- Hingrat Y, Saint Jalme M, Ysnel F, Lacroix F, Seabury J, Rautureau P (2004) Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis* 146:314–322
- Höglund J, Alatalo RV (1995) *Leks*. Princeton University Press, New Jersey
- Holland J, Dabelsteen T, Paris AL (2000) Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour* 60:463–470
- Holland J, Dabelsteen T, Pedersen SB, Larsen ON (1998) Degradation of song in the wren *Troglodytes troglodytes*: implications for information transfer and ranging. *The Acoustical Society of America* 103:2154–2166
- Hu Y, Cardoso GC (2009) Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology* 20:1268–1273
- Hylton R, Godard RD (2001) Song properties of indigo buntings in open and forested habitats. *Wilson Bulletin* 113:243–245
- Ingård U (1953) A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation. *The Journal of the Acoustical Society of America* 25:405–411
- Jiguet F, Bretagnolle V (2014) Sexy males and choosy females on exploded leks: Correlates of male attractiveness in the little bustard. *Behavioural Processes* 103:246–255
- Johnstone RA (1996) Multiple displays in animal communication: ‘backup signals’ and ‘multiple messages’. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* 351:329–338
- Khanna H, Gaunt LL, McCallum DA (1997) Digital spectrographic cross-correlation: tests of sensitivity. *Bioacoustics* 7:209–234

- Kroodsma DE, Miller EH (1996) Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca, New York
- Larom D, Garstang M, Payne K, Raspet R, Lindeque M (1997) The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. *The Journal of Experimental Biology* 200:421–431
- Lemon RE, Struger J, Lechowicz MJ, Norman RF (1981) Song features and singing heights of American warblers: maximization or optimization of distance? *Journal of the Acoustical Society of America* 69:1169–1176
- Lengagne T, Aubin T, Lauga J, Jouventin R (1999) How do king penguins *Aptenodytes patagonicus* apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1623–1628
- Lohr B, Wright TF, Dooling RJ (2003) Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal behaviour* 65:763–777
- Marten K, Marler P (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:271–290
- Marten K, Quine D, Marler P (1977) Sound Transmission and Its Significance for Animal Vocalization II. Tropical Forest Habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:291–302
- Mathevon N, Aubin T (1997) Reaction to conspecific degraded song by the wren *Troglodytes troglodytes*: Territorial response and choice of song post. *Behavioural Processes* 39:77–84
- Mathevon N, Aubin T (2001) Sound-based species specific recognition in the blackcap *Sylvia atricapilla* shows high tolerance to signal modifications. *Behaviour* 138:511–524
- Mathevon N, Aubin T, Dabelsteen T (1996) Song degradation during propagation: importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology* 102:397–412
- Mathevon N, Dabelsteen T, Blumenrath SH (2005) Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. *The Journal of the Acoustical Society of America* 117:442–449
- McGregor PK, Catchpole CK, Dabelsteen T (1992) Design of playback experiments: the Thornbridge Hall NATO ARW consensus. In: McGregor PK (ed) *Playback and studies of animal communication*. Plenum, New York, pp 1–9
- Møller AP, Pomiankowski AN (1993) Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:167–176
- Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109:17–34
- Naguib M, Wiley RH (2001) Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour* 62:825–837

- Nemeth E, Winkler H, Dabelsteen T (2001) Differential degradation of antbird songs in a Neotropical rainforest: adaptation to perch height? *The Journal of the Acoustical Society of America* 110:3263–3274
- Patricelli GL, Blickley JL (2006) Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk* 123:639–649
- Patricelli GL, Uy JAC, Borgia G (2003) Multiple male traits interact: attractive bower decorations facilitate attractive behavioural displays in satin bowerbirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 270:2389–2395
- Piercy JE, Embleton TFW, Sutherland LC (1977) Review of noise propagation in the atmosphere. *The Journal of the Acoustical Society of America* 61:1403–1418
- Planqué R., Slabbekoorn H (2008) Spectral overlap in songs and temporal avoidance in a Peruvian bird assemblage. *Ethology* 114:262–271
- Potash LM (1972) A signal detection problem and possible solution in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Animal Behaviour* 20:192–195
- Potvin DA, Parris KM, Mulder RA (2011) Geographically pervasive effects of urban noise on frequency and syllable rate of songs and calls in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 278:2464–2469
- Robisson P, Aubin T, Brémond JC (1993) Individuality in the voice of the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology* 94:279–290
- Rothstein S, Fleischer R (1987) Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. *Condor* 89:1–23
- Ryan MJ, Brenowitz EA (1985) The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist* 126:87–100
- Saunders J, Slotow R (2004) The evolution of song structure in southern African birds: an assessment of the acoustic adaptation hypothesis. *Ostrich* 75:147–155
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The mathematical theory of communication*. University Illinois Press, Urbana
- Slabbekoorn H, Peet M (2003) Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267
- Smith CL, Evans CS (2008) Multimodal signaling in fowl, *Gallus gallus*. *The Journal of Experimental Biology* 211:2052–2057
- StatSoft. (2001). *Statistica v6.0. for Windows (Computer program manual)*. Tulsa, OK.: StatSoft Incorporation

- Taylor RC, Buchanan BW, Doherty JL (2007) Sexual selection in the squirrel treefrog, *Hyla squirella*: the role of multimodal cue assessment in female choice. *Animal Behaviour* 74:1753–1763
- Taylor RC, Klein BA, Stein J, Ryan MJ (2008) Faux frogs: multimodal signalling and the value of robotics in animal behaviour. *Animal Behaviour* 76:1089–1097
- Taylor RC, Klein BA, Stein J, Ryan MJ (2011) Multimodal signal variation in space and time: how important is matching a signal with its signaler? *The Journal of Experimental Biology* 214:815–820
- Van Staaden MJ, Römer H (1997) Sexual signalling in bladder grasshoppers: tactical design for maximizing calling range. *The Journal of Experimental Biology* 200:2597–2608
- Walsh PB, Inglis JM (1989) Seasonal and diel rate of spontaneous vocalization in coyotes in south Texas. *Journal of Mammalogy* 70:169–171
- Wiener FM, Keast DN (1959) Experimental study of propagation of sound over ground. *The Journal of the Acoustical Society of America* 31:724–733
- Wiley RH, Richards DG (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:69–94
- Wiley RH, Richards DB (1982) Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: Kroodsma DE, Miller EH (eds) *Acoustic communication in birds* Volume 1. Academic Press, New York, pp 131–181
- Williams JM, Slater PJB (1993) Does Chaffinch *Fringilla coelebs* song vary with the habitat in which it is sung? *Ibis* 135:202–208.

Supplementary Table S1. Results of non-parametric Wilcoxon signed-ranks tests comparing Temperature, Humidity, Wind speed and Background noise measured at 4 different times of day.

24h period	Temperature (°C)		Humidity (%)		Wind speed (m.s ⁻¹)		Background noise (dB)	
	Z	p value	Z	p value	Z	p value	Z	p value
Night/ Dawn	10,735	< 0,001	7,082	< 0,001	0,929	0,353	21,235	< 0,001
Night/ Afternoon	12,743	< 0,001	12,580	< 0,001	10,688	< 0,001	16,664	< 0,001
Night/ Dusk	12,701	< 0,001	12,069	< 0,001	11,292	< 0,001	18,959	< 0,001
Dawn/ Afternoon	12,743	< 0,001	12,678	< 0,001	11,185	< 0,001	1,075	0,282
Dawn/ Dusk	12,716	< 0,001	12,231	< 0,001	11,756	< 0,001	16,597	< 0,001
Afternoon/ Dusk	6,958	< 0,001	8,979	< 0,001	5,414	< 0,001	10,459	< 0,001

Supplementary Table S2. Mean \pm SD (N) of the measures of response obtained during the three playback experiments and for all signals played back.

Behavioural responses	Playback 1			Playback 2			Playback 3		
	C	1 st H	WFM	1B	5B	10B	V	A	AV
Distance to the playback set-up	0,442 \pm 0,322 (11)	0,527 \pm 0,335 (11)	0,883 \pm 0,576 (11)	0,868 \pm 0,299 (11)	0,624 \pm 0,385 (11)	0,545 \pm 0,4 (11)	0,992 \pm 0,153 (12)	0,566 \pm 0,279 (12)	0,381 \pm 0,279 (12)
Latency to approach (s)	548,703 \pm 470,56 (11)	566,867 \pm 493,616 (11)	973,91 \pm 582,717 (11)	1127,727 \pm 441,719 (11)	623,334 \pm 610,601 (11)	574,182 \pm 526,504 (11)	1288,333 \pm 339,777 (12)	544,724 \pm 518,184 (12)	251,425 \pm 231,971 (12)
% time spent in courtship	59,871 \pm 39,484 (11)	74,479 \pm 30,694 (11)	71,136 \pm 38,828 (11)	87,582 \pm 24,562 (11)	70,626 \pm 33,224 (11)	68,672 \pm 39,973 (11)	89,098 \pm 16,564 (12)	78,849 \pm 29,048 (12)	51,644 \pm 41,412 (12)
Total number of courtship	3,636 \pm 4,081 (11)	5,727 \pm 3,608 (11)	5,636 \pm 4,61 (11)	7,364 \pm 3,075 (11)	5,182 \pm 3,656 (11)	5,091 \pm 4,011 (11)	9,917 \pm 3,315 (12)	5,833 \pm 2,29 (12)	4,25 \pm 3,911 (12)
Duration of running phase (s)	20,829 \pm 7,768 (9)	20,904 \pm 7,532 (10)	19,362 \pm 6,544 (8)	20,484 \pm 3,645 (9)	21,261 \pm 4,177 (9)	27,958 \pm 17,983 (7)	19,278 \pm 4,209 (12)	21,255 \pm 5,314 (10)	19,69 \pm 6,365 (8)
Number of booms	2,904 \pm 1,819 (9)	2,715 \pm 1,433 (9)	3,632 \pm 1,89 (9)	4,15 \pm 1,683 (11)	3,692 \pm 1,966 (9)	4,19 \pm 2,322 (9)	4,201 \pm 0,915 (12)	3,165 \pm 1,896 (11)	3,656 \pm 1,895 (10)
Duration booming phase (s)	4,722 \pm 3,999 (9)	4,746 \pm 3,2 (9)	6,891 \pm 4,507 (9)	9,163 \pm 3,976 (11)	7,469 \pm 4,528 (9)	8,581 \pm 5,556 (9)	8,67 \pm 2,155 (12)	6,45 \pm 4,851 (11)	7,477 \pm 4,163 (10)
% booms toward playback set-up	0,552 \pm 0,37 (9)	0,658 \pm 0,239 (9)	0,8 \pm 0,331 (9)	0,164 \pm 0,218 (11)	0,491 \pm 0,296 (9)	0,455 \pm 0,366 (9)	0,36 \pm 0,328 (12)	0,456 \pm 0,365 (11)	0,407 \pm 0,33 (10)

Supplementary Table S3. Results of non-parametric Friedman tests made on 9 behavioural responses obtained during the playback experiments 2 and 3. Significant results are in bold.

Behaviour response	Playback 2			Playback 3		
	N	Chi-square	p value	N	Chi-square	p value
Duration running phase	6	2.333	0.311	8	1	0.606
Number of booms	7	0.286	0.867	10	5	0.082
Duration booming phase	7	0.286	0.867	10	3.2	0.202
% booms toward playback set-up	7	7.714	0.021	10	4	0.135

Supplementary Table S4. Results of non-parametric Wilcoxon signed-ranks tests made on 9 behavioural responses obtained on 12 males tested with a control corresponding in a natural sequence of boom (C) and two experimental signals: one signal where only the first harmonic was kept (1st H) and one signal without frequency modulation (WFM). Significant results are in bold.

Behavioural responses	C/1 st H			C/ WFM		
	N	Z	p value	N	Z	p value
Duration running phase	9	0,77	0,441	7	1,352	0,176
Number of booms	9	0,56	0,575	8	0,943	0,345
Duration booming phase	9	0,14	0,889	8	0,845	0,398
% booms towards playback set-up	9	1,12	0,263	8	0,169	0,866

Supplementary Table S5. Results of Wilcoxon matched pair tests made on behavioural responses obtained for the three experimental signals. 1B: a single boom played back, 5B and 10B: the same boom repeated respectively 5 and 10 times. Significant results are in bold.

Behavioural responses	1B/5B			1B/10B			5B/10B		
	N	Z	p value	N	Z	p value	N	Z	p value
Duration running phase	8	0,7	0,484	6	1,572	0,116	6	1,363	0,173
Number of booms	9	0,77	0,441	9	0,178	0,859	7	0,507	0,612
Duration booming phase	9	1,214	0,213	9	0,533	0,594	7	0,676	0,499
% booms towards playback set-up	9	2,665	0,007	9	1,836	0,066	7	0,338	0,735

Supplementary Table S6. Results of Wilcoxon matched pair tests made on behavioural responses obtained for the three experimental signals: for the unimodal signal (V and A) and for the multimodal signal (AV). Significant results are in bold.

Behavioural responses	V/A			V/AV			A/AV		
	N	Z	p value	N	Z	p value	N	Z	p value
Duration running phase	10	1,172	0,241	8	0,280	0,779	8	0,000	1,000
Number of booms	11	1,956	0,051	10	1,172	0,241	10	1,121	0,262
Duration booming phase	11	1,422	0,155	10	1,07	0,284	10	1,07	0,284
% booms towards playback set-up	11	0,667	0,505	10	0,866	0,386	10	0,98	0,327

Discussion



Les travaux effectués au cours de ma thèse ont pour but de participer à la compréhension des fonctions biologiques des signaux émis dans un contexte de sélection sexuelle par les mâles d'une espèce d'oiseau non-chanteur, l'outarde houbara.

J'ai tout d'abord cherché à décrire les signaux visuels et acoustiques de la parade des mâles et à cerner les différents niveaux d'informations pouvant être transmis par ces signaux. D'une part des études analytiques ont exploré les relations entre les paramètres caractérisant les vocalisations et des caractères morphologiques, physiologiques, génétiques et comportementaux des mâles, afin de décrypter le codage de l'information. D'autre part des expériences de diffusion de leurres acoustiques (naturels ou modifiés) et visuels ont été effectuées afin de mettre en évidence le rôle et l'importance des différents niveaux d'information dans la régulation des interactions entre les mâles. Enfin, j'ai cherché à comprendre comment ces informations pouvaient être transmises de manière fiable malgré les contraintes sociales et environnementales.

1. La parade: structure et niveaux d'information

L'analyse des paramètres acoustiques montre qu'en produisant des vocalisations constituées par la répétition d'une seule unité sonore, les mâles outarde houbara sont susceptibles de véhiculer différents types d'informations codées par un même paramètre, ou par différents paramètres acoustiques.

Les analyses des paramètres acoustiques permettent de mettre en évidence ceux ayant potentiellement une valeur informative. L'importance effective de ces paramètres pour les individus récepteurs du signal dans le cadre d'une communication doit ensuite être testée et démontrée par des expériences comportementales. Au cours de ma thèse, la capacité de nombreux paramètres à coder des informations a été testée via des expériences de diffusion de leurres acoustiques qui ont révélé que certains étaient effectivement décodés et interprétés par les individus récepteurs. Pour d'autres paramètres, les fonctions dans les relations intra- et inter-sexuelles restent hypothétiques et seront discutées au cours des paragraphes suivants.

1.1. Information spécifique

La plupart des signaux acoustiques produits par les espèces animales sont destinés aux individus conspécifiques, lesquels adaptent en retour leurs comportements en fonction des

informations transmises (Becker 1982; Kroodsma & Miller 1996). Ainsi le codage de l'information spécifique apparaît comme essentiel à l'établissement de toutes les interactions sociales entre individus de la même espèce. Le codage de l'information spécifique repose nécessairement sur des paramètres variant peu entre individus de la même espèce. Les analyses montrent que pour notre modèle d'étude, les paramètres les plus fixes sont l'intervalle de temps entre les booms d'une même séquence et la modulation de fréquence (**chapitre 1**). Une étude comparant les séquences de booms produits par les mâles d'outarde houbara nord-africaine et les mâles d'outarde de Macqueen, espèces phylogénétiquement proches, montre que l'espèce asiatique produit des séquences de booms plus longues caractérisées par un intervalle de temps entre les booms plus court et des booms non modulés en fréquence (Gaucher et al. 1996). Les résultats de l'étude expérimentale des réponses des mâles à des booms dont la modulation de fréquence était manipulée corroborent les résultats des analyses. En effet la suppression de la modulation de fréquence des booms induit, dans un contexte d'interaction agonistique, une absence de réponse de la part des mâles (**chapitre 4**) laissant supposer que ces derniers extraient l'information identité spécifique en s'appuyant sur ce paramètre acoustique. La modulation de fréquence semble également jouer un rôle important dans la reconnaissance spécifique chez plusieurs autres espèces d'oiseaux (Aubin et al. 2014; Aubin & Jouventin 2002; Becker 1982; Charrier et al. 2001; Charrier & Sturdy 2005; Mathevon & Aubin 2001; Mathevon et al. 2008). Une modulation de fréquence lente et linéaire telle que celle mesurée dans les booms de l'outarde est un paramètre résistant en termes de propagation (Mathevon & Aubin 2001). Le codage de l'identité spécifique par la modulation de fréquence pourrait ainsi être particulièrement bien adapté pour communiquer à grande distance.

1.2. Les mâles signalent-ils leur qualité plutôt que leur identité ?

L'utilisation de plusieurs méthodes d'analyse complémentaires a permis de mettre en évidence l'existence de variations inter-individuelles de la durée de la phase de course et de la durée de la phase de booming (**chapitre 1**). De même, l'ensemble des paramètres acoustiques pris en compte dans l'analyse présentent un coefficient de variation intra-individuelle inférieur au coefficient de variation inter-individuelle (**chapitre 1**). La potentialité de codage individuel de ces paramètres est confirmée par l'analyse factorielle discriminante. Le codage de la signature individuelle est multiparamétrique et semble davantage porté par les paramètres liés au domaine fréquentiel.

1.2.1. Identité individuelle versus qualité

Malgré l'existence d'une signature individuelle (**chapitre 1**) marquée, il ne peut y avoir reconnaissance individuelle pérenne si les traits impliqués ne sont pas fixes pendant la saison de reproduction, voire d'une année sur l'autre. Par contre, les traits signalant la capacité compétitive des individus varient en fonction de facteurs internes (phénotypique, physiologique) et externes (environnementaux) (Dale et al. 2001).

Si des paramètres différents codent indépendamment les deux types d'informations comme cela a été montré chez la chouette hulotte *Strix aluco* (Appleby & Redpath 1997; Galeotti & Pavan 1991, 1993), il y a ségrégation de l'information. Les informations sur l'identité et la qualité peuvent aussi être codées par les mêmes paramètres comme cela a été montré chez le daim européen *Dama dama* (Briefer et al. 2010) et comme cela est le cas chez l'outarde houbara (chapitre 1 et 2). Les paramètres acoustiques distinguant les mâles notamment les paramètres fréquentiels, sont dynamiques puisqu'ils évoluent au cours de la saison de reproduction (**chapitre 2**). Il est ainsi probable que la variation dans le temps des booms affaiblit la fiabilité de la signature individuelle. Ces paramètres dynamiques pourraient donc d'avantage supporter une information sur la variation au cours du temps de la condition physique et physiologique des mâles (« current-state signals », Bergman & Sheehan 2013) comme cela a été suggéré chez le daim européen (McElligott et al. 2003; Pitcher et al. 2014; Vannoni & McElligott 2009) et le bison d'Amérique du Nord *Bison bison* (Wyman et al. 2008, 2012). Les mâles compétiteurs par le biais de ces paramètres dynamiques fournissant une information sur leur condition pourraient ainsi être en mesure de détecter une diminution de la capacité compétitive de leurs rivaux et donc de juger quel rival est le plus vulnérable et le meilleur moment pour le défier.

1.2.2. Des paramètres condition-dépendants

Le comportement de parade chez l'outarde houbara est coûteux d'un point de vue énergétique et les mâles perdent jusqu'à 10% de leur poids lors de la saison de reproduction (Saint Jalme et al. 1996). Les différences inter-individuelles des durées des phases de course et de booming pourraient être directement fonction de la dépense énergétique liée à la parade et trouver leur origine dans les différences de condition physique et/ou physiologique entre les mâles, comme cela a été montré pour de nombreux comportement de parade chez d'autres espèces (Bradbury & Vehercamp 2011; Byers et al. 2010). Les durées des phases de course et de booms pourraient alors constituer des indicateurs fiables de la condition des mâles.

Concernant les signaux acoustiques, de nombreuses études ont mis en évidence l’empreinte imposée par des contraintes d’ordre physique, anatomique et/ou physiologique sur la production des sons et sur les paramètres les définissant (Bradbury & Vehrencamp 2011). Ainsi, de tels paramètres peuvent constituer des indicateurs fiables des capacités et de la constitution des mâles et donc de leur qualité intrinsèque. Chez l’outarde houbara, le niveau fréquentiel des booms semble être un indicateur de la constitution physique des individus (**Chapitre 2**). Ainsi, signaux visuels (phases de course) et acoustiques (booms) peuvent être appréciés par les autres mâles (compétition intra-sexuelle et résolution des conflits).

1.2.3. Des signaux de qualité utilisés lors des interactions agonistiques entre mâles

Les mâles d’outarde houbara défendent leurs sites de parade tout au long de la saison de reproduction (Hingrat et al. 2004), et sont - bien qu’on n’en connaisse pas exactement la fréquence - en interaction avec les mâles établis au sein du même lek et avec des mâles prospectant pour l’acquisition d’un site de parade. L’expression de signaux permettant de faciliter et de stabiliser les interactions entre les mâles a donc une valeur adaptative certaine.

Il est généralement admis que dans un contexte d’interaction agonistique, les différences de capacité compétitive des individus sont corrélées à des différences de masse corporelle (Bradbury & Vehrencamp 2011). Les opposants peuvent alors utiliser ces signaux pour estimer leurs capacités compétitives réciproques, comme cela est le cas par exemple chez le plongeon imbrin (Mager et al. 2007). Les mâles d’outarde houbara disposent d’informations clés au sein des booms (fréquence) pour pouvoir juger de la capacité compétitive de leurs rivaux.

De manière expérimentale, nous avons souligné l’importance de la fréquence des booms lorsqu’une intrusion sur le site de parade était simulée (**chapitre 2**). Lorsque des signaux de fréquences différentes - qui simulent des mâles de caractéristiques physiques et comportementales différentes - sont artificiellement diffusés, les mâles adaptent leurs réponses à la « qualité » des intrus. Les différences de réponses obtenues sont probablement dictées par le degré d’asymétrie des capacités compétitives des deux protagonistes (le mâle testé et le mâle simulé par la diffusion des booms), asymétrie qui déterminera la résolution du conflit.

Une implication dans les conflits agonistiques a également été mise en évidence pour les signaux visuels. En effet les mâles testés, durant les expériences de playback (**chapitre 2**), modulent la durée de leur phase de course lorsqu’une intrusion est simulée suggérant que ce paramètre pourrait avoir valeur de signal dans les interactions entre mâles. Ainsi, la durée de

course de la parade n'est pas non plus fixe dans le temps, mais variable en fonction du contexte. En augmentant ce paramètre de leur parade, les mâles pourraient temporairement exagérer l'information transmise afin de paraître plus compétitifs (Steger & Caldwell 1983). Il serait dans ce cadre intéressant d'étudier de manière quantitative les relations entre la durée de ces phases et des caractères physiques et physiologiques pouvant refléter divers aspects de la condition des mâles et d'estimer si ces durées varient parallèlement à la perte de poids ou en fonction des variations du taux de testostérone mis en évidence au cours de la saison de reproduction (Saint Jalme et al. 1996).

Chez plusieurs espèces d'oiseaux, les mâles modifient la fréquence fondamentale ou dominante de leur vocalisation lorsqu'une interaction agonistique est simulée (Hardouin et al. 2007; Price et al. 2006). Wagner (1992) proposa, à ce sujet, trois hypothèses pour expliquer le rôle de l'altération des fréquences. Une de ces hypothèses prédit que l'altération serait un moyen d'exagérer le signalement de la capacité compétitive des mâles - dans la mesure où la fréquence dominante est négativement corrélée à la taille chez ces espèces (signal malhonnête de la taille). Si cette hypothèse est exacte, une prédiction est que les mâles ayant la capacité compétitive la plus faible devraient modifier plus leurs signaux que les mâles ayant une capacité compétitive supérieure. Cette prédiction semble vérifiée chez l'outarde houbara puisque les mâles produisant les booms les plus hauts en fréquence augmentent d'avantage leur durée de phase de course (**chapitre 2**). Il a été argumenté et démontré de manière empirique, que l'existence d'une stratégie de tricherie pouvait s'équilibrer et se maintenir évolutivement à une occurrence faible au sein du système de communication dès lors que l'avantage évolutif conféré par le biais de signaux malhonnête est contre balancé par le coût infligé si la tricherie est démasquée (Adams & Caldwell 1990; Adams & Mesterton-Gibbons 1995; Dawkins & Guilford 1991; Dawkins & Krebs 1978; Gardner & Morris 1989; Hughes 2000; Searcy & Nowicki 2005; Steger & Caldwell 1983).

1.2.4. Des signaux de qualité utilisables par les femelles ?

Si les signaux visuels et acoustiques de la parade sont condition dépendant et codent pour la qualité des individus, il est légitime de s'interroger sur leur rôle dans la sélection des mâles par les femelles. Par exemple, sachant que la masse corporelle (Chargé et al. 2013) et les caractéristiques acoustiques (**chapitre 3**) sont des traits héritables, les femelles s'accouplant avec des mâles produisant les booms dont la fréquence fondamentale est basse, pourraient augmenter la valeur sélective de leur descendance (« good gene »). Cependant, les traits des mâles impliqués dans le choix des femelles restent indéterminés à ce jour. Notre étude

souligne néanmoins l'importance de considérer la fréquence des booms, au même titre que les traits visuels et ostentatoires de la parade, comme potentiel critère de choix pour les femelles dans les études à venir.

1.3. Information sur l'apparentement

Les ressemblances entre les paramètres fréquentiels, temporel et la modulation de fréquence des booms produits par des individus apparentés mettent en évidence l'existence d'un contrôle génétique de l'expression de la structure des booms et une héritabilité des paramètres acoustiques (**chapitre 3**). Un certain nombre de ces paramètres acoustiques sont probablement fonction de caractères morphoanatomiques, neurologiques et physiologiques impliqués dans la production des sons, caractères eux-mêmes héritables (Forstmeier et al. 2009). Ainsi les booms pourraient être de bons indicateurs des liens de parenté entre individus, et potentiellement être associés à la reconnaissance de parentèle au sein des leks.

Une structuration singulière des leks, basée sur l'association de mâles apparentés, a été mise en évidence chez certaines espèces d'oiseaux. Cette association peut-être la conséquence d'une dispersion limitée des individus ou d'une phylopatricie des mâles comme démontré chez le tétras pâle *Tympanuchus pallidicinctus* (Bouzat & Johnson 2004), le tétras lyre *Tetrao tetrix* (Höglund et al. 1999) ou le grand tétras (Regnaut et al. 2006; Segelbacher et al. 2007). Elle peut également être le résultat d'un processus d'identification et de reconnaissance des individus apparentés, comme cela a été suggéré chez le paon bleu (Petrie et al. 1999), le dindon sauvage *Meleagris gallapavo* (Krakauer 2005) et le manakin casse-noisette *Manacus manacus* (Shorey et al. 2000). Comme démontré chez le paon bleu (Petrie et al. 1999) et en général chez les espèces polygynes (Hauber & Sherman 2001), la sélection de parentèle semble exister dans ce cadre en l'absence de tout apprentissage social ou environnemental et reposerait sur la concordance entre le phénotype de l'individu qui effectue la reconnaissance avec les phénotypes des autres individus, par autoréférence (« self matching », Hauber & Sherman 2001; Hepper 1991; Holmes & Sherman 1982; Lacy & Sherman 1983; Sherman 1991). Un tel mécanisme ne peut exister que si les indices phénotypiques utilisés sont corrélés au génotype comme nous l'avons mis en évidence chez l'outarde houbara.

Dans la nature, aucune relation entre la proximité acoustique et la proximité spatiale des mâles sauvages enregistrés n'a été mise en évidence (**chapitre 3**). Cette absence de relation reflète l'absence de structuration spatiale basée sur l'association de mâles apparentés. Ces résultats concordent avec ceux d'une étude des coefficients d'apparentement entre mâles

sauvages effectuée à partir de l'analyse de 17 locus microsatellites (Lesobre 2008). L'absence d'association entre mâle apparenté au sein de lek a été mise en évidence chez d'autres espèces (DuVal 2007; Gibson et al. 2005; Lebigre et al. 2008; Loiselle et al. 2006; Madden et al. 2004; Martin et al. 2002; McDonald 2009; McDonald & Potts 1994). Cette absence suggère que d'autres mécanismes peuvent être à l'origine de la formation et le maintien des systèmes reproducteur de type lek chez ces espèces (Höglund & Alatalo 1995) tel le modèle du « hotspot » (Bradbury & Gibson 1983) ou le modèle du « hotshot » (Beehler & Foster 1988). Chez l'outarde houbara, le modèle du « hotspot » semble être le meilleur modèle pour expliquer l'origine évolutive des leks (Hingrat et al. 2008).

1.4. Information sur le coefficient de consanguinité

Chez les espèces ayant un système socio-sexuel de type lek, le biais reproducteur, la fidélité aux sites de parade ou de ponte, l'association entre individus apparentés ou des biais de dispersion peuvent conduire à une perte importante de la variation génotypique au sein de la population menant à une dérive génétique (Bouzat & Johnson 2004; Segelbacher et al. 2007). Au sein de populations où le risque de consanguinité est important, le fort degré d'apparentement entre partenaires sexuels augmente le nombre de descendants homozygotes et augmente la probabilité d'expression d'allèles récessifs délétères (Keller & Waller 2002) et la diminution de la fréquence des hétérozygotes à forte valeur sélective (« super-dominance ») (Mitton 1993). Cela est associé à une réduction de la fécondité, du succès reproducteur, de la survie des individus et de leurs descendances, du taux de développement, de la résistance aux parasites (Kempnaers 2007): c'est la dépression de consanguinité. Plusieurs études ont mis en évidence une relation entre la diversité génétique des individus et l'expression de certains caractères sexuels secondaires (Bolund et al. 2010; Joron & Brakefield 2003; Mariette et al. 2006; Marshall et al. 2003; Reid et al. 2003, 2005). Dans ce sens, il existe, chez l'outarde houbara, un lien entre la structure acoustique des booms et le coefficient de consanguinité des mâles (**Chapitre 3**). Ainsi plus les mâles ont un coefficient de consanguinité élevé, et plus leurs booms sont hauts en fréquence, de courte durée et avec une modulation de fréquence prononcée. Ce lien existe car ces paramètres des booms sont - au moins en partie - génétiquement déterminés.

Comme décrit précédemment, la fréquence des booms est un paramètre pris en compte par les mâles lors des interactions agonistiques (**chapitre 2**). Ainsi, en produisant des booms hauts en fréquence, les mâles les plus consanguins seraient désavantagés dans un contexte de

compétition intra-sexuelle, leur conférant une capacité limitée à acquérir et à défendre efficacement un site de parade comme démontrée chez plusieurs espèces de divers taxons (chez les poissons: Tiira et al. 2006; les mammifères: Eklund 1996; Meagher et al. 2000; les oiseaux: Seddon et al. 2004) et notamment des espèces à lek (Hoffman et al. 2007; Höglund et al. 2002; Ryder et al. 2010).

De même, l'influence de la diversité génétique sur les paramètres acoustiques des booms pourrait affecter le succès reproducteur des mâles. Le succès reproducteur des mâles ne dépend pas exclusivement des choix effectués par les femelles (Höglund et al. 1997), et pourrait être indirectement influencé par le degré de consanguinité des mâles en diminuant leurs performances dans la compétition intra-sexuelle. En effet, il a été montré chez plusieurs espèces à lek que le choix des femelles était fonction de la place hiérarchique (mâles dominants) et/ou de la position spatiale des mâles au sein des leks (mâle au centre des leks), caractéristiques résultant directement de la compétition entre les mâles (Höglund & Alatalo 1995). Le succès reproducteur des mâles les plus homozygotes peut également être affecté directement si les traits sexuels sélectionnés par les femelles sont aussi ceux influencés par la diversité génétique de leur porteur. De plus, la consanguinité étant liée à une diminution du pouvoir fécondant des mâles, les femelles auraient un avantage à sélectionner les mâles les plus hétérozygotes ou du moins, les moins consanguins afin d'éviter une fertilisation incomplète de leurs gamètes (Kempnaers 2007). Ainsi, on peut s'attendre à ce que les mâles d'outarde houbara les plus homozygotes produisant les booms les plus hauts en fréquence aient également un désavantage dans l'attraction des femelles, comme cela a été démontré chez d'autres espèces à lek (Höglund et al. 2002; Hoffman et al. 2007; Ryder et al. 2010; Sardell et al. 2014).

2. Transmission de l'information

2.1. Espace actif du signal

Les pressions de sélection agissant sur les signaux de communication et leurs modalités d'échanges sont liées aux contraintes environnementales et sociales, c'est-à-dire l'audience constituée par les partenaires et les rivaux sexuels, et l'audience fortuite (prédateurs par exemple). Dans ce cadre, les signaux sélectionnés sont ceux qui peuvent être transmis à la distance fonctionnelle où ils remplissent leurs rôles biologiques (Ryan & Kime 2003). Ainsi, dans le cas des leks explosés, les signaux de communication ont évolué sous la double

contrainte environnementale et sociale afin de minimiser la dégradation des signaux au cours de leur propagation sur de grandes distances et garantir la transmission d'un contenu informatif fiable.

Les expériences de propagation (**chapitre 4**) montrent que les booms se propagent jusqu'à 640 mètres la nuit en restant discernables du bruit de fond dans le milieu ouvert de l'outarde houbara. Les paramètres fréquentiels et la modulation de fréquence sont les paramètres les plus résistants à la propagation et restent distinguables du bruit de fond jusqu'à 640 m au coucher du soleil et 1280 la nuit et au lever du soleil. La transmission des booms est donc possible entre deux voisins adjacents dont les sites de parades sont séparés en moyenne par 550 mètres (Hingrat et al. 2008). Il est donc envisageable que les booms jouent un rôle important dans des interactions agonistiques à grande distance en stabilisant les relations entre les mâles et en limitant les conflits directs coûteux en énergie. Il est aussi possible que les booms aient pour fonction de repousser des individus à la recherche d'un territoire vacant. L'implication des booms dans l'attraction des femelles à grandes distances peut également être envisagée.

2.2. Un système de codage/décodage de l'information adapté à la communication grande distance

La nécessité biologique de la communication dans un système reproducteur de type lek explosé impose des signaux capables de véhiculer des informations sur des distances importantes. Suivant la théorie de l'adaptation acoustique (Morton 1975), on peut s'attendre à ce que la structure de tels signaux ait évolué en minimisant la dégradation et l'atténuation et en maximisant la propagation du signal (Endler 1992; Ryan & Kime 2003). Ainsi, les basses fréquences des booms les rendent moins sujets à l'atténuation par absorption atmosphérique et dissipation en chaleur (Morton 1975). Ils seront également moins sujets aux réverbérations engendrées par les obstacles constitués par la végétation ou par les turbulences atmosphériques. En effet les réverbérations apparaissent lorsque la longueur d'onde du son avoisine ou est inférieure à la taille des obstacles rencontrés durant la propagation. Les sons aigus, de faibles longueurs d'onde sont donc d'avantages sujets aux réverbérations et aux fluctuations d'amplitude induites par les turbulences atmosphériques (Naguib & Wiley 2001; Wiley & Richards 1978, 1982).

Par ailleurs, l'utilisation de signaux de basse fréquence permet de diminuer les interférences avec les vocalisations d'autres espèces et la compétition entre espèces pour l'espace sonore.

En effet, très peu d'espèces produisent des vocalisations de très basse fréquence. Ainsi le bruit de fond biotique généré par les autres espèces présentes dans l'habitat de l'outarde houbara - dominé par des Passeriformes tel des Alaudidae, des Muscicapidae, des Sylviidae, des Laniidae, et des Pteroclididae - est majoritairement dominé par des sons plus hauts en fréquence qui n'ont pas un effet masquant réel sur les booms.

Une autre caractéristique des vocalisations produites par les mâles d'outarde houbara pouvant être vue comme une adaptation à la communication à grande distance est la répétition de plusieurs booms au sein d'une même séquence (redondance séquentielle) (**chapitre 4**). La redondance séquentielle est caractérisée par la répétition dans le temps d'une même information en dépit des dégradations subies par le signal lors de sa propagation et de la diminution du rapport signal/bruit (codage « anti-erreur »). Ainsi le récepteur dispose toujours d'une quantité d'information suffisante pour décoder et interpréter le message (Endler 1992; Ryan & Kime 2003). De plus, en augmentant la durée de leur signal à travers la redondance séquentielle, les mâles augmentent la probabilité de communiquer au sein de fenêtres temporelles où le bruit ambiant est plus faible. Ce type de stratégie est retrouvé chez de nombreuses espèces d'oscines (oiseaux chanteurs) comme les pinsons des arbres *Fringilla coelebs* (Brumm & Slater 2006) et chez des oiseaux non chanteurs comme la caille du Japon *Coturnix coturnix japonica* (Potash 1972) et le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* (Lengagne et al. 1999), lesquels augmentent la redondance de leurs signaux en réponse à une élévation du bruit ambiant. Il serait dans ce cadre intéressant d'étudier si les mâles d'outarde houbara ajustent également la redondance de leurs signaux en fonction du bruit de fond.

De nombreuses études ont démontré que les contraintes liées à la propagation favorisent la sélection non seulement de la structure du signal, mais surtout des paramètres codant l'information (Aubin et al. 2014; Aubin & Mathevon 1995; Mathevon & Aubin 2001; Mathevon et al. 2004). Les expériences de propagation nous montrent qu'au sein de l'habitat naturel de l'outarde houbara, la modulation de fréquence et les paramètres spectraux des booms semblent être peu modifiés par la propagation jusqu'à des distances conséquentes (**chapitre 4**). Ces paramètres codent des informations particulièrement importantes dans un contexte de compétition intra-sexuelle, à savoir la capacité compétitive des émetteurs - par les paramètres fréquentiels (**chapitre 2**) - et l'identité spécifique - par la modulation de fréquence (**chapitre 4**). Ainsi ces informations peuvent être transmises efficacement le long du canal de transmission et perçues et décodées par les récepteurs malgré les distances importantes séparant les individus.

Malgré les différentes adaptations retrouvées chez l'outarde houbara pour maximiser la portée de leurs signaux sonores, ces signaux vont irrémédiablement subir, lors de leurs transmissions dans l'environnement, une dégradation qualitative de leurs propriétés et une diminution de leur intensité. Les modifications intervenant au cours de la propagation peuvent être source d'information pour le récepteur du signal sonore. Il a été montré chez de nombreuses espèces d'oiseaux que ces modifications permettaient au récepteur d'estimer les distances le séparant de l'individu émetteur (Morton 1986; Naguib & Wiley 2001) et qu'elles pouvaient jouer un rôle important dans les réponses comportementales induites notamment dans un contexte territorial. En effet, de nombreuses espèces répondent de manière différentielle à des sons dégradés et non dégradés, diffusés à la même intensité. Les individus peuvent répondre de manière moins agressive à des sons dégradés, jugeant que l'individu conspécifique simulé par la diffusion est trop éloigné pour constituer une menace réelle (McGregor et al. 1983; McGregor & Krebs 1984). L'individu testé peut également estimer en fonction de l'amplitude de la dégradation du son les distances le séparant de la source d'émission, il vole ainsi jusqu'à la distance simulée et survole alors le haut-parleur d'où est diffusé le son dégradé (Naguib 1997). Cette source potentielle d'information peut avoir une valeur adaptative importante chez l'outarde houbara comme par exemple lors des parades nocturnes lorsque les mâles ne peuvent pas être détectés visuellement.

2.3. Position de l'émetteur

Les vocalisations des mâles sont produites à environ 60-70 cm du sol (distance entre le sol et la tête de l'oiseau) et peuvent faire l'objet de modifications causées par « l'effet de sol ». L'effet de sol correspond à la réflexion de l'onde sonore sur le sol, de la sorte que l'onde sonore qui arrive au récepteur est la somme d'une onde qui provient directement de la source (onde directe) et d'une onde qui provient d'une réflexion sur le sol (onde réfléchie) (Wiley & Richards 1978). La combinaison de ces deux ondes va entraîner des phénomènes d'interférences qui se traduisent par l'atténuation ou le renforcement de certaines fréquences. Les phénomènes d'interférences varient en fonction des propriétés du sol (absorption, impédance et rugosité). L'effet de sol dépend également grandement de la position de la source émettrice et du récepteur: plus la source se situe près du sol, plus l'effet de sol sera marqué et il s'amenuise lorsque l'émetteur se situe à plus d'un mètre du sol (Forrest 1994). Les individus émetteurs peuvent donc sélectionner leur position d'émission en adéquation avec une minimisation de l'effet de sol. Un tel choix semble exister chez les mâles houbara

car ces derniers établissent leur site de parade sur des zones légèrement surélevées (Hingrat et al. 2008).

2.4. Rythme circadien de l'activité de parade

Les variations journalières des conditions climatiques rencontrées au sein des habitats semi-arides de l'outarde houbara, suivent une périodicité marquée, caractérisée par des fortes amplitudes thermiques (notamment entre les températures diurnes et nocturnes), une fluctuation importante du taux d'humidité et des vents. Ces conditions variables sont plus ou moins favorables à la transmission des ondes sonores. Le rythme circadien de l'activité vocale des mâles houbara, caractérisé par une activité soutenue la nuit et au lever du soleil, une activité moins importante au coucher du soleil et une absence d'activité en plein après-midi, semblent en adéquation avec les changements périodiques des conditions climatiques. Ainsi, d'après nos résultats, c'est la nuit et au lever du soleil que les booms se propagent le plus loin (**chapitre 4**). L'activité de parade est la plus soutenue aux heures où les conditions semblent les plus optimales à la transmission des sons. Une activité vocale nocturne a été documentée chez un certain nombre d'espèces d'oiseaux, incluant de nombreuses espèces diurnes comme le plongeon imbrin (La 2012). Certaines hypothèses évoquées pour expliquer ce phénomène, comme la compétition inter-spécifique pour l'espace sonore et la pression de prédation (La 2012), ne semblent pas plausibles chez l'outarde houbara. En effet, aucune autre espèce ne produit des signaux sonores de basse fréquence dans son habitat et certains de ces prédateurs, comme le grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus*, le renard roux *Vulpes vulpes* ou le chacal doré *Canis aureus* sont actifs la nuit.

2.5. Signal multimodal : augmentation des probabilités de détection

Une des expériences de playback (**chapitre 4**) avait pour but d'identifier les fonctions respectives de chacun des signaux (acoustique et visuel) et leurs effets synergétiques. Les booms diffusés en association avec la présentation d'un leurre visuel suscitent des réponses plus fortes que des booms diffusés seuls. Les réponses induites par le signal multimodal soulignent l'importance du canal visuel dans les interactions entre mâles. Le bruit de fond ambiant, la luminosité, la topographie ou la végétation sont autant de contraintes susceptibles d'agir sur la transmission des signaux acoustiques et visuels. De plus, les signaux de basse fréquence sont par définition moins directionnels que les signaux de haute fréquence (Randal

& Tech 1987), ce qui les rend plus difficiles à localiser par l'émetteur (Pye & Langbauer 1998). Ainsi, des signaux visuels, associés à la couleur des plumes et/ou à leur contraste pourraient participer à rendre les mâles plus faciles à localiser, non seulement pour leur rivaux mais probablement également pour les femelles comme cela a été suggéré chez la grande outarde dont les mâles orientent spécifiquement le panache blanc de leur plume vers le soleil ce qui pourrait leur permettre d'améliorer leur détectabilité (Olea et al. 2010). L'association du canal visuel et du canal acoustique permettrait d'optimiser la communication à grande distance. Ces résultats soulignent le fait que la compréhension des systèmes de communication de l'outarde houbara doit être appréhendée selon une représentation multi-sensorielle.

Perspectives



1. Organes et mécanismes impliqués dans la production des booms

Parallèlement aux analyses acoustiques effectuées au cours de cette thèse, une étude morpho-anatomique des mécanismes impliqués dans la production des booms permettrait de mieux comprendre leur structure acoustique et notamment la production de basses fréquences, et de mieux appréhender le codage de certaines informations.

La production de vocalisations de type boom a été notée chez des espèces de diverses familles comme le casoar de Bennett *Casuarus bennetti* et le casoar à casque *Casuarus casuarus* (Mack & Jones 2003), le tétras pâle et le tétras des prairies (De Juana 1994), l'autruche d'Afrique *Struthio camelus* (Folch 1992), le strigops kakapo *Strigops habroptila* (Collar 1997), chez plusieurs espèces de butor (Martinez-Vilalta & Motis 1992; Polak 2006; Poulin & Lefebvre 2003; Puglisi & Adamo 2004; Puglisi et al. 1997, 2001) et d'outardes, telle l'outarde à tête noire *Ardeotis nigriceps*, l'outarde de Macqueen, l'outarde kori *Ardeotis kori*, l'outarde de Ludwig *Neotis ludwigii* ou la grande outarde, (Collar 1996; Gaucher et al. 1996; Jenkins & Smallie 2009; Lichtenberg & Hallager 2006). Bien que les mécanismes d'émissions des sons ne soient pas clairement élucidés chez ces espèces, quelques particularités anatomiques ayant vraisemblablement une implication dans la production de ce type de vocalisations de très basse fréquence ont été notées. L'œsophage est généralement considéré comme une chambre de résonance qui amplifie les sons (Ziswiler & Famer 1972), dont l'élasticité facilitée par la présence de nombreux plis longitudinaux (McLelland 1989) lui permet de constituer une masse vibrante (Fletcher 2010; Riede et al. 2004). Ainsi, les tétras des prairies possèdent un œsophage extensible qui peut se remplir d'air. L'oiseau ferme son bec et cloisonne ses narines à l'aide de sa langue afin que l'air ne s'échappe pas, l'œsophage se remplit d'air puis une contraction permet la production sonore (De Juana 1994). Chez la grande outarde et l'outarde kori, les mâles adultes possèdent une structure inhabituelle de l'œsophage auquel sont annexés des sacs œsophagiens extensibles (Johnsgard 1991), mais leur implication dans l'émission sonore n'a pas encore été établie. Des études approfondies menées sur le butor étoilé démontrent également une origine œsophagienne de la production des booms (Chapins 1922). Au début de la saison de reproduction, des changements anatomiques correspondant notamment à un élargissement du diamètre du cou lié à l'augmentation de la musculature et à l'apparition de deux protubérances localisées de part et d'autre de la trachée, à l'arrière de la langue surviennent chez cette espèce (Chapin 1922; Puglisi et al. 2001). Les booms seraient alors produits grâce à l'accumulation et à la compression d'air dans l'œsophage, fermé par les

protubérances qui empêcheraient l'air de s'échapper après chaque respiration (Chapin 1922; Puglisi et al. 2001). Il serait alors possible que la radiation sonore ne s'effectue pas au niveau du bec mais directement par la vibration des parois de l'œsophage ou des sacs œsophagiens gonflés comme cela a été mentionné chez la tourterelle domestique *Streptopelia capicola* (Fletcher 2010; Riede et al. 2004).

2. Les signaux visuels

La parade des mâles d'outarde houbara est une combinaison complexe de postures, de mouvements et de traits colorés caractérisés par la présence de plumes ornementales noires et blanches dont la position varie en fonction des phases de la parade induisant des changements de contraste. Ces différents signaux visuels sont susceptibles de coder des informations multiples potentiellement impliqués dans l'attraction des femelles et les interactions entre mâles comme démontré chez de nombreuses espèces à lek et notamment des espèces d'outardes. Ainsi, chez la grande outarde la taille de la moustache est corrélée à l'âge, au poids et à l'intensité de parade des individus et est un paramètre qui influence le succès reproducteur des individus et les interactions agressives entre les mâles (Alonso et al. 2010; Morales et al. 2003). Chez l'outarde canepetière, le choix des femelles est notamment basé sur la symétrie des traits colorés (Jiguet & Bretagnolle 2014). Malgré l'importance potentielle dans la sélection sexuelle des signaux visuels exprimés au cours de la parade des mâles d'outarde houbara, les systèmes de codage-décodage des informations transmises par ces signaux n'ont jamais été étudiés en détail.

3. Étude de la multimodalité

Au cours de mon travail, je n'ai exploré que les signaux produits pendant la phase de booming. Il faudrait également tester la fonction des signaux visuels exprimés pendant la phase de course, afin d'appréhender la communication multimodale de manière plus complète. Diverses hypothèses ont été suggérées pour expliquer la mise en place et l'évolution de signaux multimodaux (Candolin 2003; Hebets & Papaj 2005). Certaines hypothèses sont potentiellement transposables au cas de l'outarde houbara.

Il a été montré chez le tétras des armoises que les femelles étaient d'avantage attirées à longue distance par la composante acoustique du signal multimodal produite par les mâles et que la

probabilité pour qu'une femelle s'accouple avec un mâle dépendait de la composante visuelle exprimée au cours de la parade (Gibson 1996, hypothèse du 'efficacy trade-off' proposée par Hebets & Papaj 2005). Un tel scénario est envisageable chez l'outarde houbara, et des expériences de propagation de la composante visuelle de la parade pourront dans ce cadre être envisagées.

Par ailleurs, nous avons montré que les signaux sonores produits au cours de la parade étaient corrélés à la condition des individus (**chapitre 2**), et nous suggérons que la variation inter-individuelle de la durée de la phase de course (**chapitre 1**) soit elle aussi liée à la variation entre les mâles de leur condition. Les deux catégories de signaux, visuel et acoustique, seraient dans ce cas redondantes dans leur codage d'une information sur la condition, ce qui sécuriserait la transmission du message (Partan & Marler 2005).

L'utilisation conjointe de plusieurs canaux sensoriels différant par les modalités de leurs transmissions dans le milieu permet une communication plus adaptée aux variations environnementales (Multiple sensory environments – Efficacy backup, Hebets & Papaj 2005). Les mâles d'outarde houbara semblent ainsi privilégier la seule composante sonore de leur parade en période nocturne ou lorsque la luminosité est faible alors qu'ils réalisent la phase de course et la phase de booming lorsque la lumière devient meilleure (observations personnelles).

4. Un réseau de communication

L'étude des interactions agonistiques menée au cours de cette thèse se base sur une vision simplifiée de la réalité en considérant uniquement la dyade émetteur-récepteur. De manière plus réaliste, les systèmes de communication dans le cadre de la compétition intra-sexuelle s'effectuent dans un réseau bien plus complexe composé de plusieurs émetteurs et de plusieurs récepteurs. Pour l'étudier, il faudrait effectuer un échantillonnage acoustique sur de larges échelles temporelles et spatiales en enregistrant simultanément et de manière continue plusieurs mâles au sein du lek. Dans ce but il sera nécessaire de développer un système d'échantillonnage autonome basé sur la conversion des signaux audio captés par un microphone en signaux radio transmis simultanément pour tous les mâles à un récepteur (Blumstein et al. 2011; Huetz & Aubin 2012; Patricelli & Krakauer 2010). Associé à la localisation précise de chaque mâle émetteur, un tel système permettrait de définir s'il existe une alternance ou une superposition (overlapping) des vocalisations par les différents mâles et

une hiérarchie dans les interactions acoustiques, caractérisée par exemple par la présence de leader acoustique qui initie et termine les périodes d'interaction acoustique.

5. Comparaisons inter-spécifiques

Dans une perspective comparative avec d'autres espèces d'outardes présentant des contraintes écologiques et sociales différentes de celles imposées à notre espèce, il sera intéressant d'élargir dans un premier temps l'étude à l'outarde de Macqueen. Des différences notables entre l'outarde de Macqueen et l'outarde houbara existent au niveau de la structure des vocalisations produites par les mâles en période de reproduction (Gaucher et al. 1996). Chez l'outarde de Macqueen la fréquence fondamentale des booms est plus basse (Rybak communication personnelle) et ils sont plus répétés que chez l'outarde houbara (Gaucher et al. 1996). Ces différences peuvent être mises en lien avec l'organisation spatiale des leks différente entre les deux espèces. En effet, là où une distance moyenne de 550 mètres sépare deux voisins adjacents chez l'outarde houbara (Hingrat et al. 2008) elle est de 1446 mètres (intervalle: 760 – 2810 mètres) chez l'outarde de Macqueen (Riou & Combreau 2014). Par ailleurs l'outarde de Macqueen présente la particularité d'avoir une population migratrice qui se reproduit dans les steppes d'Asie centrale et une population sédentaire nichant dans les régions désertiques du Moyen-Orient (Combreau et al. 2011; Launay et al. 1999; Osborne et al. 1997). Les différences environnementales entre les milieux de vie de ces deux populations ont pu favoriser des adaptations acoustiques et/ou comportementales spécifiques à chacun des milieux. De plus il serait également intéressant de savoir si les types de stratégies mises en évidence chez l'outarde houbara sont généralisables pour d'autres espèces ayant un régime socio-sexuel de type lek explosé. La comparaison avec des espèces à lek classique peut au même titre être envisagée. En effet, contrairement au lek explosé, au sein des leks classiques, les mâles parades à proximité les uns des autres. Sous les pressions de sélection imposée par ces différentes contraintes sociales et environnementales on peut s'attendre à ce que les systèmes de communication mise en place divergent entre ces deux types d'organisations socio-sexuelles.

6. Quels enseignements pour la conservation de l'espèce ?

Les programmes de reproduction des élevages conservatoires d'outarde houbara reposent sur l'évitement de la consanguinité, l'égalisation de la représentation des fondateurs, et la préservation d'un maximum de variabilité génétique. Une des conséquences de ce type de gestion est le relâchement de la sélection, notamment sexuelle (Frankham et al. 2000; Lacy 2000; Saura et al. 2008). Ainsi des comportements, potentiellement liés à la valeur sélective des individus sauvages pourraient disparaître ou évoluer en captivité. De tels changements pourraient avoir des conséquences sur la viabilité des populations réintroduites.

L'étude comparative des booms produits par les mâles captifs et ceux présents en milieu naturel (**annexe 1**) révèlent des différences notables. Les booms des individus captifs ont une fréquence fondamentale supérieure et sont moins nombreux par séquence que ceux produits par les mâles en milieu naturel. Ces changements acoustiques peuvent avoir deux origines. Ils peuvent être dus à une altération du comportement de parade liée aux conditions de captivité (taille et distribution des cages, concentration importante d'individus, stimulations sexuelles répétées) et sont théoriquement circonscrites et réversibles. Ils peuvent aussi être la conséquence de modifications génotypiques qui induisent des effets patents et des implications plus importantes. Une étude récente montre que des traits morphologiques héréditaires (masse corporelle), comportementaux (taux de parade) et physiologiques (taille de l'éjaculat), ont évolué - augmentation de l'ensemble de ces traits - en seulement quatre générations (Chargé et al. 2014). Dans la mesure où la fréquence fondamentale des booms est corrélée à certains de ces traits et où elle est héréditaire comme nous l'avons montré - ce paramètre acoustique est également susceptible d'être modifié entre les générations. De tels changements pourraient rendre les mâles issus de l'élevage et relâchés moins attractifs et moins adaptés à la transmission d'information à grande distance. Afin de répondre à cette question, il faudrait identifier des mâles lâchés établis sur site de parade, les enregistrer, et comparer leurs signaux (acoustique et visuel) avec ceux des mâles sauvages.

Références



- Adams, E. S. & Caldwell, R. L.** 1990. Deceptive communication in asymmetric fights of the stomatopod crustacean *Gonodactylus bredini*. *Animal Behaviour*, 39: 706 - 716.
- Adams, E. S. & Mesterton-Gibbons, M.** 1995. The cost of threat displays and the stability of deceptive communication. *Journal of Theoretical Biology*, 175: 405 - 421.
- Akçaya, C., Swift, R. J., Reed, V. A. & Dickinson, J. L.** 2013. Vocal kin recognition in kin neighborhoods of western bluebirds. *Behavioral Ecology*, 24: 898 - 905.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C.** 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, 323: 738 - 753.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C.** 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Animal Behaviour*, 39: 601 - 603.
- Alexander, R. D.** 1975. Natural selection in specialized chorusing behavior in acoustical insects. In: *Insects, science and society* (Eds. Pimental, D.), pp. 35 - 77. Academic Press, New York.
- Alonso, J. C. & Magaña, M., Palacín, C. & Martín, C. A.** 2010. Correlates of male mating success in great bustard leks: the effects of age, weight, and display effort. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 1589 - 1600.
- Alonso-Alvarez, C., Doutrelant, C. & Sorci, G.** 2004. Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology*, 15: 805 - 809.
- Andersson, M.** 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299: 818 - 820.
- Andersson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andersson, S.** 1989. Sexual selection and cues for female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 403 - 410.
- Andersson, S.** 1992. Female preference for long tails in lekking Jackson's widowbirds: experimental evidence. *Animal Behaviour*, 43: 379 - 388.
- Andersson, S.** 1993. Sexual dimorphism and modes of sexual selection in lekking Jackson's widowbirds *Euplectes jacksoni*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49: 1 - 17.
- Appleby, M. C.** 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31: 600 - 608.
- Appleby, B. M. & Redpath, S. M.** 1997. Variation in the male territorial hoot of the tawny owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis*, 139: 152 - 158.

Auber, L. 1957. The distribution of structural colours and unusual pigments in the class Aves. *Ibis*, 287: 463 - 476.

Aubin, T. & Jouventin, P. 2002. Localisation of an acoustic signal in a noisy environment: the display call of the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 3793 - 3798.

Aubin T., Mathevon, N. 1995. Adaptation to severe conditions of propagation: long-distance distress calls and courtship calls of a colonial seabird. *Bioacoustics*, 6: 153 - 161.

Aubin, T., Mathevon, N., & Da Silva, M. L. 2014. Species identity coding by the song of a rainforest warbler: an adaptation to long-range transmission? *Acta Acustica united with Acustica*, 100: 748 - 758.

B

Badyaev, A. V. & Leaf, E. S. 1997. Habitat associations of song characteristics in phylloscopus and hippolais warblers. *The Auk*, 114: 40 - 46.

Bailey, T. A., Samour, J. H. & Bailey, T. C. 1998. Hunted by falcons, protected by falconry: can the houbara bustard (*Chlamydotis undulata macqueenii*) fly in the 21st century? *Journal of Avian Medicine and Surgery*, 12: 190 - 201.

Bailey, T., Silvanose, C. D., Naldo, J., Combreau, O., Launay, F., Wernery, U., Kinne, J., Gough, R. & Manvell, R. 2000. Health consideration of illegally traded houbara bustards *Chlamydotis undulata macqueenii* in the Middel East. *Oryx*, 34: 325 - 334.

Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L. & Cunningham, M. A. 1981. The role of male vs. male interactions in maintaining population dialect structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 65 - 69.

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

Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral ecology*, 15: 163 - 168.

Ballou, J. & Lacy, R. C. 1995. Identifying genetically important individuals for management of genetic diversity in captive populations. In: *Population management for survival and recovery* (Eds., Ballou, J. D., Gilpin, M. & Foose, T.), pp. 76 - 111. Columbia University Press, New York.

Baptista, L. F. & Schuchmann, K. L. 1990. Song Learning in the anna hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology*, 84: 15 - 26.

Barbaud, C., Mariani, A., & Jouventin, P. 2000. Variation in call properties of the snow petrel, *Pagodroma nivea*, in relation to sex and body size. *The Australian Journal of Zoology*, 48: 421 - 430.

- Barske, J., Schlinger, B. A., Wikelski, M. & Fusani, L.** 2011. Female choice for male motor skills. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 278: 3523 - 3528.
- Bateman, A. J.** 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349 - 368.
- Bateson, P. P. G.** 1983. *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beani, L. & Dessí-Fulgheri, F.** 1995. Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour*, 49: 347 - 356.
- Becker, P. H.** 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic communication in birds, volume 1* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 214 - 252. Academic Press, New York.
- Beehler, B. M. & Foster, M. S.** 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American Naturalist*, 131: 203 - 219.
- Beletsky, L. D., Chao, S. & Smith, D. G.** 1980. An investigation of song-based species recognition in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour*, 73: 189 - 203.
- Bendich, A. & Olson, J. A.** 1989. Biological actions of carotenoids. *FASEB Journal*, 3: 1927 - 1932.
- Benedict, L., Rose, A. & Warning, N.** 2012. Canyon wrens alter their songs in response to territorial challenges. *Animal Behaviour*, 84: 1463 - 1467.
- Bennett, P. M. & Owens, I. P. F.** 2002. *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- Bergman, T. J. & Sheehan, M. J.** 2013. Social knowledge and signals in primates. *American Journal of Primatology*, 75: 683 - 694.
- Bertelli, S. & Tubaro, P. L.** 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 423 - 430.
- Birkhead, T. R.** 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. In: *Sperm competition and sexual selection* (Eds., Birkhead, T. R. & Møller, A. P.), pp. 579 - 622. Academic Press, London.
- Birkhead, T. R. & Hunter, F. M.** 1990. Mechanisms of sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 5: 48 - 52.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P.** 1992. *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press, Londres.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P.** 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.
- Birkhead, T. R., Møller, A. P. & Sutherland, W. J.** 1993. Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs? *Journal of Theoretical Biology*, 161: 51 - 60.

- Birkhead, T. R. & Pizzari, T.** 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature reviews genetics*, 3: 262 - 273.
- Bjerke, T. K.** 1984. The response of male redwings *Turdus iliacus* to playback of different dialects. *Fauna Norvegica Series C. Cinculus*, 7: 24 - 27.
- Blount, J. D., Metcalfe, N. B., Birkhead, T. R. & Surai, P. F.** 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science*, 300: 125 - 127.
- Blumstein, D. T., Mennill, D. J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Deppe, J. L., Krakauer, A. H., Clark, C., Cortopassi, K. A., Hanser, S. F., McCowan, B., Ali, A. S. & Kirschel, A. N. G.** 2011. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48: 758 - 767.
- Boggs, C. L.** 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In: *Insect reproduction* (Eds., Leather, S. R. & Hardie, J.), pp 215 - 242. CRC Press, New York.
- Bokony, V., Garamszegi, L. Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A.** 2008. Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1229 - 1238.
- Bolund, E., Martin, K., Kempnaers, B. & Forstmeier, W.** 2010. Inbreeding depression of sexually selected traits and attractiveness in the zebra finch. *Animal Behaviour*, 79: 947 - 955.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G. & Deneubourg, J. L.** 1996. Mathematical model of self-organizing hierarchies in animal societies. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58: 661 - 717.
- Borgia, G. & Collis, K.** 1989. Female choice for parasite-free male satin bowerbirds and the evolution of bright male plumage. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 445 - 454.
- Bostwick, K. S.** 2000. Display behaviors, mechanical sounds, and evolutionary relationships of the club-winged manakin (*Machaeropterus deliciosus*). *The Auk*, 117: 465 - 478.
- Bostwick, K. S.** 2006. Mechanisms of feather sonation in Aves: unanticipated levels of diversity. *Acta Zoologica Sinica*, 52: 68 - 71.
- Botero, C. A., Rossman, R. J., Caro, L. M., Stenzler, L. M., Lovette, I. J., De Kort, S. R. & Vehrencamp, S. L.** 2009. Syllable type consistency is related to age, social status, and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal Behaviour*, 77: 701 - 706.
- Bourass, K., Léger, J. F., Zaime, A., Qninba, A., Rguibi Idrissi, H., El Agbani, M. A., Benhoussa, A. & Hingrat, Y.** 2012a. Diet of non-breeding North African houbara bustards, *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Ornithology*
- Bourass, K., Zaime, A., Qninba, A., Benhoussa, A., Rguibi Idrissi, H. & Hingrat, Y.** 2012b. Evolution saisonnière du régime alimentaire de l'outarde houbara nord-africaine,

Chlamydotis undulata undulata. Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie, 34: 29 - 43.

Bourget, L. 2007. Structure, fonctionnement et évolution du lek chez une espèce menacée, l'outarde houbara (*Chlamydotis undulata undulata*). Rapport Master 2, Université Jean Monnet, Saint-Étienne.

Bouzat, J. L. & Johnson, K. 2004. Genetic structure among closely spaced leks on a peripheral population of lesser prairie chickens. *Molecular Ecology*, 13: 499 - 505.

Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. In: *Natural selection and social behavior* (Eds., Alexander, R. D. & Tinkle, D. W.), pp. 138 - 169. Chiron Press, New York.

Bradbury, J. W. & Gibson, R. M. 1983. Leks and mate choice. In: *Mate choice* (Eds., Bateson, P.), pp. 109 - 138. Cambridge University Press, Cambridge.

Bradbury, J. W., Gibson, R. M. & Tsai, I. M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Animal Behaviour*, 34: 1694 - 1709.

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*, 2nd eds. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Brenowitz, E. A. 1982. Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 29 - 38.

Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. 2008. How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology*, 211: 317 - 326.

Briefer, E., Vannoni, E. & McElligott, A. G. 2010. Quality prevails over identity in the sexually selected vocalisations of an ageing mammal. *BMC Biology*, 8: 35.

Broders, O., Osborne, T. & Wink, M. 2003. A mtDNA phylogeny of bustards (family Otidae) based on nucleotide sequences of cytochrome b-gene. *Journal Für Ornithologie*, 144: 176 - 185.

Brown, J. L. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, 8: 60 - 65.

Brown, J. L. 1999. The new heterozygosity theory of mate choice and the MHC. *Genetica*, 104: 215 - 221.

Brumm, H. 2009. Song amplitude and body size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1157 - 1165.

Brumm, H. & Slater, P. J. B. 2006. Ambient noise, motor fatigue and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 475 - 481.

Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 2000. Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 267: 321 - 326.

Buchanan, K. L., Leitner, S., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. 2004. Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 2381 - 2386.

Buchanan, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: 1149 - 1156.

Bucholz, R. 1995. Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Animal Behaviour*, 50: 929 - 943.

Burley, N. 1988. The differential allocation hypothesis - an experimental test. *American Naturalist*, 132: 611 - 628.

Butchart, S. H. M., Seddon, N. & Ekstrom, J. M. M. 1999. Polyandry and competition for territories in bronze-winged jacanas. *Journal of Animal Ecology*, 68: 928 - 939.

Byers, J., Hebets, E. & Podos, J. 2010. Female mate choice based upon male motor performance. *Animal Behaviour*, 79: 771 - 778.

C

Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78: 575 - 595.

Cardoso, G. C., Mamede, A. T., Atwell, J. W., Mota, P. G., Ketterson, E. D. & Price, T. D. 2008. Song frequency does not reflect differences in body size among males in two oscine species. *Ethology*, 114: 1084 - 1093.

Carrascal, L. M., Palomino, D., Seoane, J. & Alonso, C. L. 2008. Habitat use and population density of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* in Fuerteventura (Canary Islands). *African Journal of Ecology*, 46: 291 - 302.

Carrascal, L. M., Seoane, J., Palomino, D. & Alonso, C. L. 2006. Habitat preferences, population size and demographic trends of houbara bustard *Chlamydotis undulata* in Lanzarote and La Graciosa (Canary Islands). *Ardeola*, 53: 251 - 269.

Catchpole, C. K. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: *Acoustic communication in birds* (Eds., Kroodsma, D. & Miller, E. H.), pp. 297 - 319. Academic Press, New York.

Catchpole, C. K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 439 - 445.

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

Catchpole, C. K. 2000. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in *Acrocephalus* warblers. *Advances in the Study of Behavior*, 29: 45 - 97.

Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 2008. Bird Song: biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.

Chammem, M., Khorchani, T., Boukhris, M., Combreau, O., Chniti, L. & Hammadi, M. 2003. L'outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata* en Tunisie: statut actuel et distribution géographique. *Alauda*, 71: 41 - 47.

Chapin, J. P. 1922. The function of the oesophagus in the Bittern's booming. *The Auk*, 39: 196 - 202.

Chargé, R., Saint Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A. & Sorci, G. 2010. Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, 79: 843 - 850.

Chargé, R., Sorci, G., Hingrat, Y., Lacroix, F. & Saint Jalme, M. 2011. Immune mediated change in the expression of a sexual trait predicts offspring survival in the wild. *PlosOne*, 6: e25305.

Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F. & Teplitsky, C. 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? *Evolutionary Applications*, 7: 521 - 532.

Chargé, R., Teplitsky, C., Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Lacroix, F. & Sorci, G. 2013. Quantitative genetics of sexual display, ejaculate quality and size in a lekking species. *Journal of Animal Ecology*, 82: 399 - 407.

Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P. & Aubin, T. 2001. Acoustic communication in a Black-headed Gull colony, how chicks identify their parents? *Ethology*, 107: 964 - 974.

Charrier, I. & Sturdy, C. B. 2005. Call-based species recognition in black-capped chickadees. *Behavioural Processes*, 70: 271 - 281.

Chase, I. D. 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, 80: 218 - 240.

Chase, I. D. 1986. Explanations of hierarchy structure. *Animal Behaviour*, 34: 1265 - 1266.

Chew, B. P. & Park, J. S. 2004. Carotenoid action in the immune response. *Journal of Nutrition*, 134: S257 - S261.

Clark, C. J. 2009. Courtship dives of Anna's hummingbird offer insights into flight performance limits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 276: 3047 - 3052.

Clark, C. J. & Feo, T. J. 2008. The Anna's hummingbird chirps with its tail: a new mechanism of sonation in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 275: 955 - 962.

- Clayton, D. H.** 1991a. Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In: Bird–parasite interactions: ecology, evolution and behaviour (Eds., Loye, J. E. & Zuk, M.), pp. 258 - 259. Oxford University Press, Oxford.
- Clayton, D. H.** 1991b. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today*, 7: 329 - 334.
- Clutton-Brock, T.** 2007. Sexual selection in males and females. *Science*, 318: 1882 - 1885.
- Clutton-Brock, T.** 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77: 3 - 11.
- Clutton-Brock, T. H., Price, O. & McColl, A.** 1992. Mate retention, harassment and the evolution of ungulate leks. *Behavioural Ecology*, 3: 234 - 242.
- Clutton-Brock, T. H. & Vincent, A. C.** 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351: 58 - 60.
- Coleman, S. W., Patricelli, G. L. & Borgia, G.** 2004. Variable female preferences drive complex male displays. *Nature*, 428: 742 - 745.
- Collar, N. J.** 1980. Bustards in decline. *British Birds*, 73: 198 - 199.
- Collar, N.** 1996. Family Otididae. In: Handbook of the birds of the world: Hoatzin to auks, volume 3 (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 240 - 273. Lynx Edicions, Barcelona.
- Collar, N. J.** 1997. Family Psittacidae (parrots). In: Handbook of the birds of the world: Sandgrouse to cuckoos, volume 4 (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 280 - 480. Lynx Edicions, Barcelona.
- Combreau, O., Launay, F. & Lawrence, M.** 2001. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*). *Animal Conservation*, 4: 133 - 141.
- Combreau, O., Riou, S., Judas, J., Lawrence, M. & Launay, F.** 2011. Migratory Pathways and Connectivity in Asian houbara bustards: Evidence from 15 years of satellite tracking. *PlosOne*, 6: e20570.
- Costa, F. J. V. & Macedo, R. H.** 2005. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. *Animal Behaviour*, 70: 1401 - 1409.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A.** 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 771 - 783.
- Cowles, S. A. & Gibson, R. M.** 2015. Displaying to females may lower male foraging time and vigilance in a lekking bird. *The Auk*, 132: 82 - 91.

Cramp, S. & Simmons, K. 1980. Handbook of the birds of Europe, the middle east and north africa, Volume 2. Oxford University Press, Oxford.

Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. & Hunt, S. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the study of behaviour*, 29: 159 - 214.

Cynx, J., Bean, N. J. & Rossman, I. 2005. Testosterone implants alter the frequency range of zebra finch songs. *Hormones and Behavior*, 47: 446 - 451.

D

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

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

Dakin, R. & Montgomerie, R. 2011. Peahens prefer peacocks displaying more eyespots, but rarely. *Animal Behaviour*, 82: 21 - 28.

Dale, S., Amundsen, T., Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. 1990. Mate sampling behaviour of female pied flycatchers: evidence for active mate choice. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 27: 87 - 91.

Dale, J., Lank, D. B. & Reeve, H. K. 2001. Signaling individual identity versus quality: A model and case studies with ruffs, queleas, and house finches. *The American Naturalist*, 158: 75 - 86.

Dale, S., Rinden, H. & Slagsvold, T. 1992. Competition for a mate restricts mate search of female pied flycatchers. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 30: 165 - 176.

D'Aloia, M. A. 2001. Studies on the population structure of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* in the Middle East with DNA analysis techniques. *Zoology in the Middle East*, 22: 25 - 35.

Danchin, E., Boulinier, T. & Massot, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology*, 79: 2415 - 2428.

Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.

Darwin, C. 1971. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.

Davies, N. B. 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature*, 302: 334 - 336.

Dawkins, M. S. & Guilford, T. 1991. The corruption of honest signaling. *Animal Behaviour*, 41: 865 - 873.

- Dawkins, R. & Krebs, J. R.** 1978. Animal signals: information or manipulation? In: Behavioural ecology: an evolutionary approach (Eds., Krebs, J. R. & Davies, N. B.), pp 282 - 309. Blackwell Scientific, Oxford.
- De Juana, E.** 1994. Family Tetraonidae (grouse). In: Handbook of the birds of the world: new world vulture to guineafowl, volume 2 (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 376 - 410. Lynx Edicions, Barcelona.
- DeLay, L., Faaborg, J., Naranjo, J., Paz, S. M., De Vries, T. & Parker, P. G.** 1996. Paternal care in the cooperatively polyandrous Galapagos hawk. *The Condor*, 98: 300 - 311.
- Doucet, S. M. & Meadows, M. G.** 2009. Iridescence: a functional perspective. *Journal of The Royal Society Interface*, 6: S115 - S132.
- Doucet, S. M. & Montgomerie, R.** 2003. Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology*, 14: 503 - 509.
- Ducrest, A. L., Keller, L. & Roulin, A.** 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 502 - 510.
- Dugatkin, L. A.** 1997. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, 8: 583 - 587.
- Durães, R., Loiselle, B. A., Parker, P. G. & Blake, J. G.** 2009. Female mate choice across spatial scales: influence of lek and male attributes on mating success of blue-crowned manakins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 276: 1875 - 1881.
- DuVal, E. H.** 2007. Adaptive advantages of cooperative courtship for subordinate male lance-tailed manakins. *American Naturalist*, 169: 423 - 432.

E

- Eberhard, W. G.** 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- Eberhard, W. G. & Cordero, C.** 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 493 - 496.
- Edly-Wright, C., Schwagmeyer, P. L., Parker, P. G. & Mock, D. W.** 2007. Genetic similarity of mates, offspring health and extrapair fertilization in house sparrows. *Animal Behaviour*, 73: 367 - 378.
- Eklund, A. C.** 1996. The effects of inbreeding on aggression in wild male house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour*, 133: 883 - 901.
- Elliott, A.** 1994. Family Megapodiidae (Megapodes). In: Handbook of the birds of the world, volume 2 (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 278 - 310. Lynx Edicions, Barcelona.

Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215 - 223.

Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139: S125 - S153.

Endler, J. A. & Basolo, A. L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 415 - 420.

Endler, J. A., Endler, L. C. & Doerr, N. R. 2010. Great bowerbirds create theaters with forced perspective when seen by their audience. *Current Biology*, 20: 1679 - 1684.

Enquist, M. & Leimar, O. 1983. Evolution of fighting behavior - Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387 - 410.

Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. & Segerdahl, N. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, 40: 1 - 14.

Eriksson, D. & Wallin, L. 1986. Male bird song attracts females - a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 297 - 299.

Eshel, I., Volovik, I. & Sansone, E. 2000. On Fisher–Zahavi’s handicapped sexy son. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 509 - 523.

F

Faaborg, J., Parker, P. G., DeLay, L., De Vries, T., Bednarz, J. C., Paz, S. M., Naranjo, J. & Waite, T. A. 1995. Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 83 - 90.

Falls, J. B. 1982. Individual recognition by sound in birds. In: *Acoustic communication in birds volume 2: song learning and its consequences* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 237 - 278. Academic Press, New York.

Falls, J. B. 1988. Does song deter intruders in white throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*)? *Canadian Journal of Zoology*, 66: 206 - 211.

Falls, J. B. 1992. Playback: a historical perspective. In: *Playback and studies of animal communication* (Eds., McGregor, P. K.), pp. 11 - 33. Plenum, New York.

Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a process* (Eds., Huxley, J., Hardy, A. C. & Ford, E. B.), pp. 71 - 83. Allen and Unwin, London.

Fisher, R. A. 1915. The evolution of sexual preferences. *Eugenics Review*, 7: 184 - 192.

Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.

- Fiske, P., Rintamäki, P. T. & Karvonen, E.** 1998. Mating success in lekking males: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 9: 328 - 338.
- Fitze, P. S. & Richner, H.** 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology*, 13: 401 - 407.
- Fletcher, N. H.** 2010. Acoustical background to the many varieties of birdsong. *Acoustics Australia*, 38: 59 - 62.
- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J. T. & Kempenaers, B.** 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 425: 714 - 717.
- Folch, A.** 1992. Order struthioniformes. In: *Handbook of the birds of the world: Ostrich to duck*, volume 1 (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 76 - 110. Lynx Edicions, Barcelona.
- Folstad, I. & Karter, A. J.** 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, 139: 603 - 622.
- Forrest, T. G.** 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34: 644 - 654.
- Foster, M. S.** 1983. Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds. *American Naturalist*, 122: 53 - 72.
- Fox, H. M. & Vevers, G.** 1960. *The nature of animal colors*. Macmillan, New York.
- Frankham, R., Manning, H., Margan, S. H. & Briscoe, D. A.** 2000. Does equalization of family sizes reduce genetic adaptation to captivity? *Animal Conservation*, 4: 357 - 363.
- Freeman, A. R. & Hare, J. F.** 2015. Infrasound in mating displays: a peacock's tale. *Animal Behaviour*, 102: 241 - 250.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Meziane, D. & Hingrat, Y.** 2013. Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes. *Journal of Ecology*, 101: 484 - 492.
- Fusani, L., Beani, L. & Dessi-Fulgheri, F.** 1994. Testosterone affects the acoustic structure of male call in the grey partridge (*Perdix perdix*). *Behaviour*, 128: 301 - 310.
- Fusani, L., Giordano, M., Day, L. & Schlinger, B.** 2007 High-speed video analysis reveals individual variability in the courtship displays of male golden-collared manakins. *Ethology*, 113: 964 - 972.
- Fusani, L. & Schlinger, B. A.** 2012. Proximate and ultimate causes of male courtship behavior in golden-collared manakins. *Journal of Ornithology*, 153: S119 - S124.

G

- Galeotti, P. & Pavan, G.** 1991. Individual recognition of male tawny owls (*Strix Aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethology, Ecology and Evolution*, 3: 113 - 126.
- Galeotti, P. & Pavan, G.** 1993. Differential responses of male tawny owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *Ibis*, 135: 300 - 304.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. & Moller, A. P.** 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour*, 53: 687 - 700.
- Galvàn, I.** 2008. The importance of white on black: unmelanized plumage proportion predicts display complexity in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 303 - 311.
- Gao, X., Combreau, O., Qiao, J., Yang, W., Yao, J. & Xu, K.** 2009. Distribution and migration of houbara bustard (*Chlamydotis undulata*) in China. *Journal of Arid Land*, 1: 74 - 79.
- Gardner, R. & Morris, M. R.** 1989. The evolution of bluffing in animal contests: an ESS approach. *Journal of Theoretical Biology*, 137: 235 - 243.
- Gaucher, P.** 1995. Breeding biology of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in Algeria. *Alauda*, 63: 291 - 298.
- Gaucher, P., Paillat, P., Chappuis, C., Saint Jalme, M., Lotfikhah, F. & Wink, M.** 1996. Taxonomie of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetics divergence. *Ibis*, 138: 273 - 282.
- Gaunt, S. L. L., Baptista, L. F., Sánchez, J. E. & Hernandez, D.** 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*colibri coruscans* and *c. thalassinus*). *The Auk*, 111: 87 - 103.
- Geberzahn, N. & Aubin, T.** 2014. Assessing vocal performance in complex birdsong: a novel approach. *BMC Biology*, 12: 58.
- Genevois, F. & Bretagnolle, V.** 1994. Male blue petrels reveal their body-mass when calling. *Ethology Ecology and Evolution*, 6: 377 - 383.
- Gibson, R. M.** 1989. Field playback of male display attracts females in lek breeding sage grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 439 - 443.
- Gibson, R. M.** 1996. Females choice in sage grouse: the roles of attraction and active comparison. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 55 - 59.
- Gibson, R. M. & Bradbury, J. W.** 1985. Sexual selection in lekking sage grouse: phenotypic correlates of male mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 117 - 123.
- Gibson, R. M., Pires, D., Delaney, K. S. & Wayne, R. K.** 2005. Microsatellite DNA analysis shows that greater sage grouse leks are not kin groups. *Molecular Ecology*, 14: 4453 - 4459.

Gonzalez, G., Sorci, G., Smith., L. C. & De Lope, F. 2002. Social control and physiological cost of cheating in status signalling male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 108: 289 - 302.

Goransson, G., Hogstedt, G., Karlsson, J., Kallander, H. & Ulfstrand, S. 1974. Sangensroll fur revirhallandet hos naktergal *Luscinia luscinia* – nagra experiment med playback-teknik. *Var Fagelvarld*, 33: 201 - 209.

Goriup, P. D. 1997. The world status of the houbara bustard *Chlamydotis undulata*. *Bird Conservation International*, 7: 373 - 397.

Goriup, P. D. 1999. Houbara bustard conservation makes progress. *Oryx*, 33: 184 - 187.

Gowaty, P. A. 1996. Battles of the sexes and the origins of monogamy. In: *Partnerships in Birds. The study of monogamy* (Eds., Black, J. M.), pp. 21 - 52. Oxford University Press, Oxford.

Gowaty, P. A. & Buschhaus, N. 1998. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy. *American Zoologist*, 38: 207 - 225.

Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144: 517 - 546.

Gray, J. E. 1832. *Otis macqueenii*. Harswickes' illustrated. *Indian Zoology*, 2: no pagination.

Green, S. & Marler, P. 1979. The analysis of animal communication. In: *Handbook of behavioral neurobiology: social behavior and communication*, volume 3 (Eds., Marler, P. & Vandenbergh, G.), pp. 73 - 158. Plenum Press, New York.

Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Thuman, K. A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11: 2195 - 2212.

Griffith, S. C., Parker, T. H. & Olson, V. A. 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour*, 71: 749 - 763.

H

Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Cox, W. A., Han, K., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C. & Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320: 1763 - 1768.

Hagelin, J. C. 2001. Castration in Gambel's and scaled quail: Ornate plumage and dominance persist, but courtship and threat behaviors do not. *Hormone and Behavior*, 39: 1 - 10.

- Hardouin, L. A., Hingrat, Y., Nevoux, M., Lacroix, F. & Robert, A.** 2015. Survival and movement of translocated houbara bustards in a mixed conservation area. *Animal Conservation*, DOI: 10.1111/acv.12196
- Hardouin, L. A., Nevoux, M., Robert, A., Gimenez, O., Lacroix, F. & Hingrat, Y.** 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. *Oikos*, 121: 804 - 812.
- Hardouin, L. A., Reby, D., Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V.** 2007. Communication of male quality in owl hoots. *American Naturalist*, 169: 552 - 562.
- Hardouin, L. A., Robert, A., Nevoux, M., Gimenez, O., Lacroix, F. & Hingrat, Y.** 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. *Journal of Applied Ecology*, 51: 1494 - 1503.
- Hart, N. S.** 2001. The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20: 675 - 703.
- Hartley, I. R., Davies, N. B., Hatchwell, B. J., Desrochers, A., Nebel, D. & Burke, T.** 1995. The polygynandrous mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*. II. Multiple paternity and parental effort. *Animal Behaviour*, 49: 789 - 803.
- Hatchwell, B. J., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A.** 2001. kin discrimination in cooperatively breeding long tailed tits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 268: 885 - 890.
- Hauber, M. E. & Sherman, P. W.** 2001. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends in Neuroscience*, 24: 609 - 616.
- Hauser, M. D.** 1997. The evolution of communication. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hebets, E. A. & Papaj, D. R.** 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 197 - 214.
- Hepper, P. G.** 1991. Kin recognition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hill, G. E.** 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350: 337 - 339.
- Hill, G. E., Doucet, S. M. & Buchholz, R.** 2005. The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. *Animal Behaviour*, 69: 387 - 394.
- Hill, G. E. & McGraw, K. J.** 2006. Bird coloration: mechanisms and measurements volume I. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hingrat, Y. & Saint Jalme, M.** 2005. Mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in eastern morocco. *Ardeola*, 52: 91 - 102.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N. & Lacroix, F.** 2008: Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model

apply to the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*? Journal of Avian Biology, 39: 393 - 404.

Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Seabury, J. & Rautureau, P. 2004. Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata undulata*. Ibis, 146: 314 - 322.

Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Le Nuz, E. & Lacroix, F. 2007b. Habitat use and mating system of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata* in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. Journal of Ornithology, 148: 39 - 52.

Hingrat, Y., Ysnel, F., Saint Jalme, M., Le Cuziat, J., Béranger, P. M. & Lacroix, F. 2007a. Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the houbara bustard. Biodiversity and Conservation, 16: 597 - 620.

Hock, K. & Huber, R. 2007. Effects of fighting decisions on formation and structure of dominance hierarchies. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 40: 45 - 61.

Hock, K. & Huber, R. 2009. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. Behaviour, 146: 69 - 87.

Hoelzer, G. A. 1989. The good parent process of sexual selection. Animal Behaviour, 38: 1067 - 1078.

Hoffman, J. I., Forcada, J., Trathan, P. N. & Amos, W. 2007. Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated. Nature, 445: 912 - 914.

Höglund, J. & Alatalo, R. V. 1995. Leks. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Höglund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, P. T. & Lindell, J. 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, 266: 813 - 816.

Höglund, J., Johansson, T. & Pelabon, C. 1997. Behaviourally mediated sexual selection: characteristics of successful male black grouse. Animal Behaviour, 54: 255 - 264.

Höglund, J. & Lundberg, A. 1987. Sexual selection in a monomorphic lek-breeding bird: correlates of male mating success in the great snipe *Gallinago media*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 21: 211 - 216.

Höglund, J., Piirtney, S. B., Alatalo, R. V., Lindell, J., Lundberg, A. & Rintamäki, P. T. 2002. Inbreeding depression and male fitness in black grouse. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, 269: 711 - 715.

Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H. & Hoi, H. 1995. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 37: 399 - 405.

Holmes, W. G. & Sherman, P. W. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. American Zoologist, 22: 491 - 517.

Houtman, A. M. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 249: 3 - 6.

Huetz, C. & Aubin, T. 2012. Bioacoustics approaches to locate and identify animals in terrestrial environments. In: *Sensors for Ecology* (Eds., Gaill, F., Lagadeuc, Y. & Le Galliard, J. F.), pp.83 - 96. INEE CNRS press, Paris.

Hughes, M. 2000. Deception with honest signals: signal residuals and signal function in snapping shrimp. *Behavioral Ecology*, 11: 614 - 623.

Hunter, T. A. 2008. On the role of wing sounds in Hummingbird communication. *The Auk*, 125: 532 - 541.

J

Jacquet, J. M. 1998. Seasonal changes in food intake and body mass in captive houbara bustards (*Chlamydotis undulata*) and effect of ambient temperature. *Journal of Arid Environments*, 38: 359 - 370.

Jacquet, J. M. & Launay, F. 1997. Diurnal behavioural patterns in the houbara bustard (*Chlamydotis undulata*) in captivity: effects of temperature and daylength. *Applied Animal Behaviour Science*, 55: 137 - 151.

Jacquín. 1784. *Psophia undulata*. *Beytr. Gesch. Vogel.*, 24: plate 9.

Jenkins, A. & Smallie, J. 2009. Terminal velocity: end of the line for Ludwig's Bustard? *Africa-birds & birding*, 14: 34 - 39.

Jenni, D. A. & Collier, G. 1972. polyandry in the american jacana (*jacana spinosa*). *The Auk*, 89: 743 - 765.

Jennions, M. D., Møller, A. P. & Petrie, M. 2001. Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. *Quarterly Review of Biology*, 76: 3 - 36.

Jiguet, F. & Bretagnolle, V. 2014. Sexy males and choosy females on exploded leks: Correlates of maleattractiveness in the little bustard. *Behavioural Processes*, 103: 246 - 255.

Johnsen, A., Andersson, S., Ornborg, J. & Lifjeld, J. T. 1998. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves: Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 265: 1313 - 1318.

Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, Hemipodes, and Sandgrouses: Birds of dry places*. Oxford University Press, Oxford.

Johnstone, R. A. 1995. Sexual selection, honest advertising and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 70: 1 - 65.

Johnstone, R. A. 1997. The evolution of animal signals. In: Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach. 4th eds. (Eds., Krebs, J. R. & Davies, N. B.), pp. 155 - 178. Wiley-Blackwell Science, Oxford.

Joron, M. & Brakefield, P. M. 2003. Captivity masks inbreeding effects on male mating success in butterflies. *Nature*, 424: 191 - 194.

Judas, J., Combreau, O., Lawrence, M., Saleh, M., Launay, F. & Xingyi, G. 2006. Migration and range use of Asian houbara bustard *Chlamydotis macqueenii* breeding in the Gobi Desert, China, revealed by satellite tracking. *Ibis*, 148: 343 - 351.

K

Keller, L. F. & Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 230 - 241.

Kempnaers, B. 2007. Mate choice and genetic quality: A review of the heterozygosity theory. *Advances in the study of behavior*, 37: 189 - 278.

Kempnaers, B., Congdon, B., Boag, P. & Robertson, R. J. 1999. Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology*, 10: 304 - 311.

Kempnaers, B., Verheyen, G. R. & Dhondt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus catmints*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8: 481 - 492.

Kervinen, M., Lebigre, C., Alatalo, R. V., Siitari, H. & Soulsbury, C. D. 2015. Life-history differences in age-dependent expressions of multiple ornaments and behaviors in a lekking bird. *The American Naturalist*, 185: 13 - 27.

Keyser, A. J. & Hill, G. E. 1999. Condition-dependent variation in the blueultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 266: 771 - 777.

Keyser, A. J. & Hill, G. E. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, 11: 202 - 209.

Khanna, H., Gaunt, L. L. & McCallum, D. A. 1997. Digital spectrographic cross-correlation: tests of sensitivity. *Bioacoustics*, 7: 209 - 234.

Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 36: 1 - 12.

Kirkpatrick, M. & Barton, N. H. 1997. The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 94: 1282 - 1286.

Kirkpatrick, M. & Hall, D. W. 2004. Sexual selection and sex linkage. *Evolution*, 58: 683 - 691.

Kirkpatrick, M. & Ryan, M. J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350: 33 - 38.

Kokko, H. & Lindström, J. 1996. Kin selection and the evolution of leks: whose success do young males maximize? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 263: 919 - 923.

Kokko, H. & Monaghan, P. 2001. Predicting the direction of sexual selection. *Ecology Letters*, 4: 159 - 165.

Komdeur, J., Richardson, D. S. & Burke, T. 2004. Experimental evidence that kin discrimination in the Seychelles warbler is based on association and not on genetic relatedness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 963 - 969.

Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L. & Komdeur, J. 2007. The evolution of mutual ornamentation. *Animal Behaviour*, 74: 657 - 677.

Krakauer, A. H. 2005. Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature*, 434: 69 - 72.

Krebs, J. R. 1977. Song and territory in the great tit. In: *Evolutionary ecology* (Eds., Stonehouse, B. & Perrins, C.), pp. 47 - 62. Macmillan, New York.

Krokene, C., Rigstad, K., Dale, M. & Lifjeld, J. T. 1998. The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioural Ecology*, 9: 649 - 656.

Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of passerine song development. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 3 - 19. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Kroodsma, D. E. 2004. The diversity and plasticity of birdsong. In: *Nature's music, the science of birdsong* (Eds., Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp. 108 - 131. Elsevier Academic Press, San Diego, London.

Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. 1996. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York.

L

La, V. T. 2012. Diurnal and nocturnal birds vocalize at night: a review. *The Condor*, 114: 245 - 257.

Lacroix, F. 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self-sustaining population of houbara bustards in eastern Morocco. *Houbara News*, 5: 2.

Lacy, R. C. 2000. Should we select genetic alleles in our conservation breeding programs? *Zoo Biology*, 19: 279 - 282.

- Lacy, R. C. & Sherman, P. W.** 1983. Kin recognition by phenotype matching. *The American Naturalist*, 121: 489 - 512.
- Lake, P. E. & Ravie, O.** 1984. An exploration of cryoprotective compounds for fowl spermatozoa. *British Poultry Science*, 25: 145 - 150.
- Lambrechts, M. M. & Dhondt, A. A.** 1995. Individual voice discrimination in birds. *Current Ornithology*, 12: 115 - 139.
- Lanctot, R. B., Scribner, K. T., Kempenaers, B. & Weatherhead, P. J.** 1997. Lekking without a paradox in the buff-breasted sandpiper. *The American Naturalist*, 149: 1051 - 1070.
- Land, M. F.** 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 24: 75 - 106.
- Lande, R.** 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 78: 3721 - 3725.
- Landsmann, C. & Guillemain, M.** 2010. Première approche du « booming » chez l'outarde houbara Nord-Africaine (*Chlamydotis undulata undulata*) dans son milieu naturel: mise en évidence d'une activité de parade nocturne. Rapport interne ECWP, Maroc.
- Lane, S. J., Alonso, J. C. & Martin, C. A.** 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology*, 38: 193 - 203.
- Lank, D. B. & Dale, J.** 2001. Visual signals for individual identification: the silent "song" of ruffs. *The Auk*, 118: 759 - 765.
- Lank, D. B., Smith, C. M., Hanotte, O., Ohtonen, A., Bailey, S. & Burke, T.** 2002. High frequency of polyandry in a lek mating system. *Behavioral Ecology*, 13: 209 - 215.
- Launay, F., Roshier, D., Loughland, R. & Aspinall, S. J.** 1997. Habitat use by houbara bustard (*Chlamydotis undulata macqueenii*) in arid shrubland in the United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments*, 35: 111 - 121.
- Launay, F., Combreau, O. & Al Bowardi, M.** 1999. Annual migration of houbara bustard *Chlamydotis undulata macqueenii* from the United Arab Emirates. *Bird Conservation International*, 9: 155 - 161.
- Lavee, D.** 1985. The influence of grazing and intensive cultivation on the population size of the houbara bustard in the Northern Negev in Israel. *Bustard Studies*, 3: 103 - 107.
- Lebigre, C., Alatalo, R. V., Forss, H. E. & Siitari, H.** 2008. Low levels of relatedness on black grouse leks despite male philopatry. *Molecular Ecology*, 17: 4512 - 4521.
- Le Cuziat, J., Vidal, E., Roche, P. & Lacroix, F.** 2005a. Human activities affect the potential distribution of the houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ardeola*, 52: 21 - 30.

- Le Cuziat, J., Lacroix, F., Roche, P., Vidal, E., Médail, F., Orhant, N. & Béranger, P. M.** 2005b. Landscape and human influences on the distribution of the endangered North African houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in Eastern Morocco. *Animal Conservation*, 8: 143 - 152.
- Lefebvre, J. P.** 1994. Bases physiques de l'acoustique. In: *Acoustique générale* (Eds., Filippi, P. J. T.). Les Editions de Physique, Paris.
- Lehtonen, P. K., Primmer, C. R. & Laaksonen, T.** 2009. Different traits affect gain of extrapair paternity and loss of paternity in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 77: 1103 - 1110.
- Lemon, R. E.** 1967. The response of cardinals to songs of different dialects. *Animal Behaviour*, 15: 538 - 547.
- Lemon, R. E.** 1975. How birds develop song dialects. *Condor*, 77: 385 - 406.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J. & Jouventin, R.** 1999. How do king penguins *Aptenodytes patagonicus* apply the Mathematical Theory of Information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 266: 1623 - 1628.
- Leroy, Y.** 1979. L'univers sonore animal, rôles et évolution de la communication acoustique. Gauthier-Villars, Paris.
- Lesobre, L.** 2008. Absence of male reproductive skew, along with high frequency of polyandry and conspecific brood parasitism in the lekking houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Lesobre, L., Lacroix, F., Le Nuz, E., Hingrat, Y., Chalah, T. & Saint Jaime, M.** 2010. Absence of male reproductive skew, along with high frequency of polyandry and conspecific brood parasitism in the lekking houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Avian Biology*, 41: 117 - 127.
- Lichtenberg, E. M. & Hallager, S.** 2006. A description of commonly observed behaviors for the kori bustard (*Ardeotis kori*). *Journal of Ethology*, 26: 17 - 34.
- Ligon, J. D.** 1999. The evolution of avian breeding systems. Oxford University Press, Oxford.
- Ligon, J. D., Kimball, R. & Merola-Zwartjes, M.** 1998. Mate choice by female red junglefowl: the issues of multiple ornaments and fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour*, 55: 41 - 50.
- Lindsay, C., Staines, H. J., McCormick, P., McCallum, C., Choulani, F. & Wishart, G. J.** 1999. Variability in the size of the nucleus in spermatozoa from houbara bustards, *Chlamydotis undulata undulata*. *Journal of Reproduction and Fertility*, 117: 307 - 313.
- Lloyd, P.** 1999. Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis*, 141: 637 - 643.

Loffredo, C. A. & Borgia, G. 1986. Male courtship vocalizations as cues for mate choice in the satin bowerbird (*ptilonorhynchus violaceus*). *The Auk*, 103: 189 - 195.

Loiselle, B. A., Ryder, T. B., Duraes, R., Tori, W., Blake, J. G. & Parker, P. G. 2006. Kin selection does not explain male aggregation at leks of 4 manakin species. *Behavioral Ecology*, 18: 287 - 291.

Loyau, A. & Lacroix, F. 2010. Watching sexy displays improves hatching success and offspring growth through maternal allocation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 277: 3453 - 3460.

Lynch, M. & Walsh, B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

M

Mack, A. L. & Jones, J. 2003. Low-frequency vocalizations by cassowaries (*Casuarius spp.*). *The Auk*, 120: 1062 - 1068.

Madden, J. R., Lowe, T. J., Fuller, H. V., Coe, R. L., Dasmahapatra, K. K., Amos, W. & Jury, F. 2004. Neighbouring male spotted bowerbirds are not related, but do maraud each other. *Animal Behaviour*, 68: 751 - 758.

Mager, J. N., Walcott, C. & Piper, W. H. 2007. Male common loons, *Gavia immer*, communicate body mass and condition through dominant frequencies of territorial yodels. *Animal Behaviour*, 73: 683 - 690.

Mariette, M., Kelley, J. L., Brooks, R. & Evans, J. P. 2006. The effects of inbreeding on male courtship behaviour and coloration in guppies. *Ethology*, 112: 807 - 814.

Marler, P. R. & Slabbekoorn, H. 2004. *Nature's music: the science of birdsong*. Academic Press, London.

Marshall, R. C., Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: S248 - S250.

Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J., Pitra, C. & Lieckfeldt, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal study. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 119 - 125.

Martinez-Vilalta, A. & Motis, A. 1992. Family Ardeidae (herons). In: *Handbook of the birds of the world: Sandgrouse to cuckoos, volume 4* (Eds., Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 376 - 430. Lynx Edicions, Barcelona.

Mateos, C. & Carranza, J. 1995. Female choice for morphological features of male ring-necked pheasants. *Animal Behaviour*, 49: 737 - 748.

Mateos, C. & Carranza, J. 1997. The role of bright plumage in male-male interactions in the ring-necked pheasant. *Animal Behaviour*, 54: 1205 - 1214.

Mathevon, N. & Aubin, T. 2001. Sound-based species specific recognition in the blackcap *Sylvia atricapilla* shows high tolerance to signal modifications. *Behaviour*, 138: 511 - 524.

Mathevon, N., Aubin, T., Dabelsteen, T. & Vielliard, J. M. E. 2004. Are communication activities shaped by environmental constraints in reverberating and absorbing forest habitats? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76: 259 - 263.

Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., Da Silva, M. L., Sebe, F. & Boscolo, D. 2008. Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PLoS ONE*, 3: e1580.

Maynard, D. F., Ward, K. A. A., Doucet, S. M. & Mennill, D. J. 2014. Telemetric and video assessment of female response to male vocal performance in a lek-mating manakin. *Behavioral Ecology*, doi: 10.1093/beheco/aru137

Maynard Smith, J. & Harper, D. 2003. *Animal Signals*. Oxford University Press, Oxford.

Mays, H. L. & Hill, G. E. 2004. Choosing mates: Good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 554 - 559.

McDonald, D. B. 2009. Young boy networks without kin clusters in a lek-mating manakin. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 63: 1029 - 1034.

McDonald, D. B. & Potts, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science*, 266: 1030 - 1032.

McDonald, P. G. & Wright, J. 2011. Bell miner provisioning calls are more similar among relatives and are used by helpers at the nest to bias their effort towards kin. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 278: 3403 - 3411.

McElligott, A. G., Naulty, F., Clarke, W. V. & Hayden, T. J. 2003. The somatic cost of reproduction: what determines reproductive effort in prime-aged fallow bucks? *Evolutionary Ecology Research*, 5: 1239 - 1250.

McGraw, K. J., Mackillop, E. A., Dale, J. & Hauber, M. E. 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology*, 205: 3747 - 3755.

McGregor, P. K. 1983. The response of corn buntings to playback of dialects. *Z. Tierpsychol.*, 62: 256 - 260.

McGregor, P. K., Catchpole, C. K. & Dabelsteen, T. 1992. Design of playback experiments: the Thornbridge Hall NATO ARW consensus. In: *Playback and studies of animal communication* (Eds., McGregor, P. K.), pp. 1 - 9. Plenum, New York.

McGregor, P. K., Clayton, H. S., Kolb, U., Stockley, P. & Young, R. J. 1990. Individual differences in the displays of fan-tailed warblers *Cisticola juncidis*: associations with territory and male quality. *Ibis*, 132: 111 - 118.

McGregor, P. K. & Krebs, J. R. 1982. Song types in a population of great tits (*parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour*, 79: 126 - 152.

McGregor, P. K. & Krebs, J. R. 1984. Sound degradation as a distance cue in great tit (*Parus major*) song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16: 49 - 56.

McGregor, P. K., Krebs, J. R. & Ratcliffe, L. M. 1983. The response of great tits (*Parus major*) to the playback of degraded and undegraded songs: the effect of familiarity with the stimulus song type. *The Auk*, 100: 898 - 906.

McLelland, J. 1989. Digestive system. In: *Form and function in birds*, volume 1 (Eds., King, A. S. & McLelland, J.), pp. 69 - 181. Academic Press, New York.

Mead, L. S. & Arnold, S. J. 2004. Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 264 - 271.

Meagher, S., Penn, D. J. & Potts, W. K. 2000. Male–male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *PNAS*, 97: 3324 - 3329.

Medina, F. M. 1999. Foraging use of cultivated field by the houbara bustard *Chlamydotis undulata fuerteventurae* Rothschild and Hartert, 1894 on Fuerteventura (Canary Islands). *Bird Conservation International*, 9: 373 - 386.

Milligan, M. M. & Verner, J. 1971. Inter-population song dialect discrimination in the white-crowned sparrow. *Condor*, 73: 208 - 213.

Mitton, J. B. 1993. Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. In: *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding* (Eds., Thornhill, N. W.), pp. 17 - 41. University of Chicago Press, Chicago.

Miyazaki, M. & Waas, J. R. 2003. Acoustic properties of male advertisement and their impact on female responsiveness in little penguins *Eudyptula minor*. *Journal of Avian Biology*, 34: 229 - 232.

Mjelstad, H. 1991. Displaying intensity and sperm quality in the capercaillie *Tetrao urogallus*. *Fauna Norvegica serie C Cinclus*, 14: 93 - 94.

Møller, A. P. 1987. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: Evidence for status signalling. *Animal Behaviour*, 35: 1637 - 1644.

Møller, A. P. 1988. Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*: Effects of intra- and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 373 - 378.

Møller, A. P. 1992. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *The American Naturalist*, 139: 1089 - 1101.

Møller, A. P. & Alatalo, R. V. 1999. Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 266: 85 - 91.

Møller, A. P. & Birkhead, T. R. 1989. Copulation behaviour in mammals: evidence that sperm competition is widespread. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 119 - 131.

Møller, A. P. & Erritzøe, J. 1998. Badge, body and testes size in house sparrows *Passer domesticus*. *Ornis Scandinavica*, 19: 72 - 73.

Møller, A. P. & Höglund, J. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 245: 1 - 5.

Monnet, A. C. 2014. Apport des modèles de niche aux translocations d'espèces: cas du renforcement de populations d'Outarde houbara. Thèse, L'Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E. & Alonso, J. 2003. Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *Journal of Ethology*, 21: 51 - 56.

Morales, M. B., Jiguet, F. & Arroyo, B. 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola*, 48: 85 - 88.

Moran, N. A. & Jarvik, T. 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. *Science*, 328: 624 - 627.

Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109: 17 - 34.

Morton, E. S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour*, 99: 65 - 86.

Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E. 1995. Extended song learning in wild European starlings. *Animal Behaviour*, 49: 357 - 366.

Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: *Acoustic communication in birds II* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 147 - 208. Academic Press, New York.

N

Naguib, M. 1997. Ranging of songs with the song type on use of different cues in Carolina wrens: effects of familiarity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 385 - 393.

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

Neff, B. D. & Pitcher, T. E. 2005. Genetic quality and sexual selection: An integrated framework for good genes and compatible genes. *Molecular Ecology*, 14: 19 - 38.

Neubauer, R. L. 1999. Super-normal length song preferences of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) and a theory of the evolution of bird song. *Evolutionary Ecology*, 13: 365 - 380.

Nooker, J. K. & Sandercock, B. K. 2008. Phenotypic correlates and survival consequences of male mating success in lek-mating greater prairie-chickens (*Tympanuchus cupido*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1377 - 1388.

Nowicki, S., Marler, P., Maynard, A. & Peters, S. 1992. Is the tonal quality of bird song learned? Evidence from song sparrows. *Ethology*, 90: 225 - 235.

Nowicki, S., Searcy, W. A. & Peters, S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the “nutritional stress hypothesis”. *The Journal of Comparative Physiology A*, 188: 1003 - 1014.

O

Ödeen, A. & Håstad, O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 20: 855 - 861.

Olea, P. P., Casas, F., Redpath, S. & Viñuela, J. 2010. Bottoms up: great bustards use the sun to maximise signal efficacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 927 - 937.

Oring, L. W. 1982. Avian mating systems. In: *Avian biology* (Eds., Farner, D. J., King, J. R. & Parkes, K. C.), pp. 1 - 92. Academic Press, New York.

Osborne, P. E., Alonso, J. C. & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology*, 38: 458 - 471.

Osborne, P. E., Launay, F. & Gliddon, D. 1997. Wintering habitat use by houbara bustards *chlamydotis undulata* in Abu Dhabi and implications for management. *Biological Conservation*, 81: 51 - 56.

Osorio, D. & Ham, A. D. 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. *Journal of Experimental Biology*, 205: 2017 - 2027.

P

Palestis, B. G., Nisbet, I. C. T., Hatch, J. J., Arnold, J. M. & Szczys, P. 2012. Tail length and sexual selection in a monogamous, monomorphic species, the roseate tern *Sterna dougallii*. *Journal of Ornithology*, 153: 1153 - 1163.

Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525 - 567.

Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Reviews*, 65: 131 - 145.

- Partan, S. R. & Marler, P.** 2005. Issues in the classification of multimodal communication signals. *The American Naturalist*, 166: 231 - 245.
- Patricelli, G. L. & Krakauer, A. H.** 2010. Tactical allocation of effort among multiple signals in sage grouse: an experiment with a robotic female. *Behavioral Ecology*, 21: 97 - 106.
- Peek, F. W.** 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, 20: 112 - 118.
- Pepperberg, I. M.** 1994. Vocal learning in grey parrots (*psittacus erithacus*): effects of social interaction, reference, and context. *The Auk*, 111: 300 - 313.
- Petrie, M., Hall, M., Halliday, T., Budgey, H. & Pierpoint, C.** 1992. Multiple mating in a lekking bird: why do peahens mate with more than one male and with the male more than once? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 349 - 358.
- Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T.** 1999. Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature*, 401: 155 - 157.
- Petrinovich, L. & Patterson, T. L.** 1981. The responses of white-crowned sparrows to songs of different dialects and subspecies. *Z. Tierpsychol.*, 57: 1 - 14.
- Pitcher, B. J., Briefer, E. F., Vannoni, E. & McElligotta, A. G.** 2014. Fallow bucks attend to vocal cues of motivation and fatigue. *Behavioral Ecology*, 25: 392 - 401.
- Pitra, C., Lieckfeldt, D., Frahnert, S. & Fickel, J.** 2002. Phylogenetic relationships and ancestral areas of the bustards (gruiformes: Otidae), inferred from mitochondrial DNA and nuclear intron sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23: 63 - 74.
- Pitra, C., D'Aloia, M. A., Lieckfeldt, D. & Combreau, O.** 2004. Genetic variation across the current range of the Asian houbara bustard (*Chlamydotis undulata macqueenii*). *Conservation Genetics*, 5: 205 - 215.
- Pizzari, T. & Birkhead, T. R.** 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, 405: 787 - 789.
- Podos, J.** 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, 56: 1061 - 1070.
- Podos, J.** 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 51: 537 - 551.
- Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B.** 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72: 531 - 538.
- Polak, M.** 2006. Booming activity of male bitterns *Botaurus stellaris* in relation to reproductive cycle and harem size. *Ornis Fennica*, 83: 27 - 33.

- Pomiankowski, A. & Iwasa, Y.** 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 95: 5106 - 5111.
- Poston, J. P., Hasselquist, D., Stewart, I. R. K. & Westneat, D. F.** 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour*, 70: 1171 - 1181.
- Potash, L. M.** 1972. Noise-induced changes in calls of the Japanese quail. *Psychonomic Science*, 26: 252 - 254.
- Poulin, B. & Lefebvre, G.** 2003. variation in booming among great bitterns *Botaurus stellaris* in the Camargue, France. *Ardea*, 91: 177 - 181.
- Price, J. J.** 1998. Family-and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 265: 497 - 502.
- Price, J. J.** 1999. Recognition of family-specific calls in stripe-backed wrens. *Animal Behaviour*, 57: 483 - 492.
- Price, J. J., Earnshaw, S. M. & Webster, M. S.** 2006. Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Animal Behaviour*, 71: 799 - 807.
- Prum, R. O. & Torres, R. H.** 2003. Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *Journal of Experimental Biology*, 206: 2409 - 2429.
- Puglisi, L. & Adamo, C.** 2004. Discrimination of individual voices in male great bitterns (*Botaurus stellaris*) in Italy. *The Auk*, 121: 541 - 547.
- Puglisi, L., Cima, O. & Baldaccini, N. E.** 1997. A study of the seasonal booming activity of the bittern *Botaurus stellaris*; what is the biological significance of the booms? *Ibis*, 139: 638 - 645.
- Puglisi, L., Pagni, M., Bulgaeelli, C. & Baldaccini, N. E.** 2001. The possible functions of calls organization in the bittern *Botaurus stellaris*. *Italian Journal of Zoology*, 68: 315 - 321.
- Pryke, S. R. & Andersson, S.** 2002. A generalized female bias for long tails in a short-tailed widowbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 2141 - 2146.
- Pryke, S. R. & Andersson, S.** 2005. Experimental evidence for female choice and energetic costs of male tail elongation in red-collared widowbirds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 35 - 43.
- Pryke, S. R., Andersson, S. & Lawes, M. J.** 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution*, 55: 1452 - 1463.

Pryke, S. R., Lawes, M. J. & Andersson, S. 2001. Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Animal Behaviour*, 62: 695 - 704.

Pye, J. D. & Langbauer, W. R. 1998. Ultrasound and infrasound. In: *Animal acoustic communication, sound analysis and research methods* (Eds., Hopp, S. L., Owren, M. J. & Evans, C. S.), pp. 221 - 250. Springer-Verlag, Berlin.

R

Raihani, G., Székely, T., Serrano-Meneses, M. A., Pitra, C. & Goriup, P. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour*, 71: 833 - 838.

Randal, R. B. & Tech, B. 1987. *Frequency analysis*. Naerum: Brüel & Kjaer, Copenhagen.

Ratcliffe, L. & Otter, K. 1996. Sex differences in song recognition. In: *Ecology and evolution of acoustic communication among birds* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 339 - 355. Cornell University Press, New York.

Regnaut, S., Christe, P., Chapuisat, M. & Fumagalli, L. 2006. Genotyping faeces reveals facultative kin association on capercaillie's leks. *Conservation Genetics*, 7: 665 - 674.

Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. E., Marr, A. B., Smith, J. M. & Keller, L. F. 2005. Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicates inbreeding and immunity in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 272: 481 - 487.

Reid, J. M., Arcese, P. & Keller, L. F. 2003. Inbreeding depresses immune response in song sparrows (*Melospiza melodia*): Direct and inter-generational effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: 2151 - 2157.

Rémy, A., Grégoire, A., Perret, P. & Doutrelant, C. 2010. Mediating male-male interactions: the role of the UV blue crest coloration in blue tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 1839 - 1847.

Reudink, M. W., Marra, P. P., Boag, P. T. & Ratcliffe, L. M. 2009. Plumage coloration predicts paternity and polygyny in the American redstart. *Animal Behaviour*, 77: 495 - 501.

Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 68 - 72.

Reynolds, J. D. & Gross, M. R. 1990. Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *American Naturalist*, 136: 230 - 243.

Riede, T., Beckers, G. J. L., Blevins, W. & Suthers, R. A. 2004. Inflation of the esophagus and vocal tract filtering in ring doves. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 4025 - 4036.

Riou, S. & Combreau, O. 2014. Male territories and the lek-like mating system of MacQueen's Bustard *Chlamydotis macqueenii*. *Journal of Ornithology*, 155: 959 - 967.

Riou, S., Judas, J., Lawrence, M., Pole, S. & Combreau, O. 2010. A 10-year assessment of Asian houbara bustard populations: trends in Kazakhstan reveal important regional differences. *Bird Conservation International*, 21: 134 - 141.

Robel, R. J. & Ballard, W. B. 1974. Lek social organization and reproductive success in the greater prairie chicken. *American Zoologist*, 14: 121 - 128.

Rohwer, S. A. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29: 593 - 610.

Rothschild, W. & Hartert, E. 1894. On a new bustard from the Palaearctic region. *Novel Zoology*, 1: 689.

Rothstein, S. I. & Fleischer, R. C. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *Condor*, 89: 1 - 23.

Ryan, M. J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, 281: 1999 - 2003.

Ryan, M. J., Fox, J. H., Wilezynski, W. & Rand, A. S. 1990. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature*, 343: 66 - 67.

Ryan, M. J. & Kime, N. M. 2003. Selection on long-distance acoustic signals. In: *Acoustic communication* (Eds., Simmons, A. M., Popper, A. N. & Fay, R. R.), pp. 225 - 275. Springer Handbook of auditory research, New York.

Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution*, 44: 305 - 314.

Ryder, T., Tori, W., Blake, J., Loiselle, B. & Parker, P. 2010. Mate choice for genetic quality: a test of the heterozygosity and compatibility hypotheses in a lek-breeding bird. *Behavioral Ecology*, 21: 203 - 210.

S

Sæther, S. A. 2002. Kin selection, female preferences and the evolution of leks: direct benefits may explain kin structuring. *Animal Behaviour*, 63: 1017 - 1019.

Saint Jalme, M., Gaucher, P. & Paillat, P. 1994. Artificial insemination in houbara bustards (*Chlamydotis undulata*): influence of the number of spermatozoa and insemination frequency on fertility and ability to hatch. *Journal of reproduction and fertility*, 100: 93 - 103.

Saint Jalme, M. & Van Heezik, Y. 1996. Propagation of the houbara bustard. Kegan Paul International, London.

Saint Jalme, M., Williams, J., Mickaelian, I. & Paillat, P. 1996. Seasonal variation of LH, sex steroids, body mass, molt, display, and laying in two subspecies of houbara bustard,

Chlamydotis undulata macqueenii and *Chlamydotis undulata undulata*, housed in outdoor cages under natural conditions. *General and Comparative Endocrinology*, 102: 102 - 112.

Sardell, R. J., Kempnaers, B. & Duval, E. H. 2014. Female mating preferences and offspring survival: testing hypotheses on the genetic basis of mate choice in a wild lekking bird. *Molecular Ecology*, 23: 933 - 946.

Saura, M., Pérez-Figueroa, A., Fernández, J., Toro, M. A. & Caballero, A. 2008. Preserving population allele frequencies in ex situ conservation programs. *Conservation Biology*, 22: 1277 - 1287.

Savalli, U. M. 1994. Tail length affects territory ownership in the yellow-shouldered widowbird. *Animal Behaviour*, 48: 105 - 111.

Searcy, W. A. & Nowicki, S. 2005. The evolution of animal communication, reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press, Princeton.

Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution*, 59: 200 - 215.

Seddon, N., Amos, W., Mulder, R. A. & Tobias, J. A. 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 1823 - 1829.

Segelbacher, G., Wegge, P., Sivkov, A. V. & Höglund, J. 2007. Kin groups in closely spaced capercaillie leks. *Journal of Ornithology*, 148: 79 - 84.

Selous, E. 1906. Observations tending to throw light on the question of sexual selection in birds, including a day-to-day diary on the breeding habits of the Ruff (*Machetes pugnax*). *Zoologist*, 10: 201 - 219, 285 - 294, 419 - 428; 11: 60 - 65, 161 - 182, 367 - 381.

Selous, E. 1907. Observations tending to throw light on the question of sexual selection in birds, including a day-to-day diary on the breeding habits of the Ruff (*Machetes pugnax*). *Zoologist*, 11: 60 - 65, 161 - 182, 367 - 381.

Senar, J. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. *Proceedings of the International Ornithological Congress*, 22: 1 - 16.

Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. University Illinois Press, Urbana.

Sharp, S. T., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J. 2005. Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, 434: 1127 - 1130.

Sheldon, B. C. 1994. Male phenotypic, fertility, and the pursuit of extra-pairs copulations by females birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 257: 25 - 30.

Sheldon, B. C. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 397 - 402.

- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J. & Sendecka, J.** 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402: 874 - 877.
- Sherman, P. W.** 1991. Multiple mating and kin recognition by self-inspection. *Ethology and Sociobiology*, 12: 377 - 386.
- Sherman, P. W.** 1999. Birds of a feather lek together. *Nature*, 401: 119 - 120.
- Shorey, L., Piertney, S., Stone, J. & Höglund, J.** 2000. Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature*, 408: 352 - 253.
- Siefferman, L. & Hill, G. E.** 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology*, 14: 855 - 861.
- Silva, N., Avilés, J. M., Danchin, E. & Parejo, D.** 2008. Informative content of multiple plumage-coloured traits in female and male European Rollers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1969 - 1979.
- Silva, J. P., Pinto, M. & Palmeirim, J. M.** 2004. Managing landscapes for the little bustard *Tetrax tetrax*: lessons from the study of winter habitat selection. *Biological Conservation*, 117: 521 - 528.
- Simmons, A. M.** 2003. Perspectives and progress in animal acoustic communication. In: *Acoustic communication* (Eds., Simmons, A. M., Popper, A. N. & Fay, R. R.), pp. 1 - 14. Springer, New York.
- Simmons, L. W. & Siva-Jothy, M. T.** 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection. In: *Sperm competition and sexual selection* (Eds., Birkhead, T. R. & Møller, A. P.), pp. 341 - 434. Academic Press, London.
- Slate, J., Kruuk, L. E. B., Marshall, T. C., Pemberton, J. M. & Clutton-Brock, T. H.** 2000. Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 267: 1657 - 1662.
- Smith, R. L.** 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating system*. Academic Press, Orlando.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. A., Leitner, S., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K.** 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 272: 2037 - 2043.
- Steger, R. & Caldwell, R. L.** 1983. Intraspecific deception by bluffing: a defense strategy of newly molted stomatopods (Arthropoda: Crustacea). *Science*, 221: 558 - 560.
- Stein, A. C. & Uy, J. A. C.** 2006 Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. *Behavioural Ecology*, 17: 41 - 47.
- Stillman, R., Clutton-Brock, T. H. & Sutherland, W. J.** 1993. Black holes, mate retention and the evolution of ungulate leks. *Behavioural Ecology*, 4: 1 - 6.

Stockley, P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 154 - 159.

Stoddard, P. K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial Passerines. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 356 - 374. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Stradi, R. G., Celentano, E., Rossi, G. & Pastore, M. 1995. Carotenoids in bird plumage. I. The carotenoid pattern in a series of palearctic carduelinae. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 110B: 131 - 143.

Strasser, R. & Schwabl, H. 2004. Yolk testosterone organizes behavior and male plumage coloration in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 491 - 497.

Studd, M. & Robertson, R. 1985. Evidence for a reliable badge of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Animal Behaviour*, 33: 1102 - 1113.

Suthers, R. A. & Goller, F. 1997 Motor correlates of vocal diversity in songbirds. In: *Current ornithology*, volume 14 (Eds., Nolan, V., Ketterson, E. & Thompson, C. F.), pp. 235 - 288. Plenum Press, New York.

T

Tazzyman, S. J., Iwasa, Y. & Pomiankowski, A. 2013. Signaling efficacy drives the evolution of larger sexual ornaments by sexual selection. *Evolution*, 68: 216 - 229.

Temeles, E. J. 1994. The role of neighbors in territorial systems: when are they dear enemies? *Animal Behaviour*, 47: 339 - 350.

Ten Cate, C., Slabbekoorn, H. & Ballintijn, M. 2002. Birdsong and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *Advances in the Study of Behavior*, 31: 31 - 75.

Thielcke, G. 1969. Geographic variation in bird vocalizations. In: *Bird vocalizations* (Eds., Hinde, R. A.), pp. 311 - 340. Cambridge University Press, London, New York.

Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, 122: 765 - 788.

Thornhill, R. 1984. Alternative female choice tactics in the scorpionfly *Hylobittacus apicalis* (Mecoptera) and their implications. *American Zoologist*, 24: 367 - 383.

Tibbetts, E. A. & Dale, J. 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 529 - 537.

Tiira, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J., Aikio, S., Ranta, E. & Primmer, C. R. 2006. Do dominants have higher heterozygosity? Social status and genetic variation in brown trout, *Salmo trutta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 657 - 665.

Tobias, J. A., Seddon, N., Spottiswoode, C. N., Pilgrim, J. D., Fishpool, L. D. C. & Collar, N. J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, 152: 724 - 746.

Tourenq, C., Combreau, O., Eichakera, X. & Xinyib, G. 2003. Predation of ground-nesting birds by Asian Houbara Bustard (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*). *Journal of Arid Environments*, 55: 581 - 582.

Tourenq, C., Combreau, O., Lawrence, M., Pole, S. B., Spalton, A., Xinji, G. & Launay, F. 2005. Alarming houbara bustard population trends in Asia. *Biological Conservation*, 121: 1 - 8.

Tourenq, C., Combreau, O., Pole, S. B., Lawrence, M., Ageyev, V. S., Karpov, A. A. & Launay, F. 2004. Monitoring Asian houbara bustard *Chlamydotis macqueenii* population in Kazakhstan reveals dramatic decline. *Oryx*, 38: 62 - 67.

Trail, P. W. 1985. Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science*, 227: 778 - 780.

Trail, P. W. 1990: Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution*, 44: 1837 - 1852.

Tregenza, T. & Wedell, N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Molecular Ecology*, 9: 1013 - 1027.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man, 1871 - 1971* (Eds., Campbell, B.), pp. 136 - 179. Aldine Publishing Company, Chicago.

Tubaro, P. L. & Mahler, B. 1998. Acoustic frequencies and body mass in new world doves. *The Condor*, 100: 54 - 61.

V

Van Casteren, A., Codd, J. R., Gardiner, J. D., McGhie, H. & Ennos, A. R. 2010. Sonation in the male common snipe (*Capella gallinago gallinago* L.) is achieved by a flag-like fluttering of their tail feathers and consequent vortex shedding. *Journal of Experimental Biology*, 213: 1602 - 1608.

Van Doorn, G. S., Hengeveld, G. M. & Weissing, F. J. 2003. The evolution of social dominance II: Multi-player models. *Behaviour*, 140: 1333 - 1358.

Vannoni, E. & McElligott, A. G. 2009. Fallow bucks get hoarse: vocal fatigue as a possible signal to conspecifics. *Animal Behaviour*, 78: 3 - 10.

Vehrencamp, S. L., Bradbury, J. W. & Gibson, R. M. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Animal Behaviour*, 38: 885 - 896.

Veiga, J. P. & Puerta, M. 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 263: 229 - 234.

Von Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D. & Wittzell, H. 1999. Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 266: 1 - 12.

Von Schantz, T., Göransson, G., Andersson, G., Fröberg, I., Grahn, M., Helgée, A. & Wittzell, H. 1989. Female choice selects for a viability-based male trait in pheasants. *Nature*, 337: 166 - 169.

Von Schantz, T., Wittzell, H., Göransson, G., Grahn, M. & Persson, K. 1996. MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 263: 265 - 271.

W

Wagner, W. E. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability ? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal behaviour*, 44: 449 - 462.

Weary, D. M., Lemon, R. E. & Perreault, S. 1992. Song repertoires do not hinder neighbor-stranger discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 441 - 447.

Wedekind, C. 1994. Mate choice and maternal selection for specific parasite resistance before, during and after fertilization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie B*, 346: 303 - 311.

West-Eberhard, M. J. 1983 Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology*, 58: 155 - 183.

Wiley, R. H. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior*, 20: 201 - 291.

Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 69 - 94.

Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: *Acoustic communication in birds Volume 1* (Eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 131 - 181. Academic Press, New York.

Wright, T. F. & Dorin, M. 2001. Pair duets in the yellow-naped amazon (*Amazona auropalliata*): responses to playbacks of different dialects. *Ethology*, 107: 111 - 124.

Wyman, M. T., Mooring, M. S., McCowan, B., Penedo, M. C. T. & Hart, L. A. 2008. Amplitude of bison bellows reflects male quality, physical condition and motivation. *Animal Behaviour*, 76: 1625 - 1639.

Wyman, M. T., Mooring, M. S., McCowan, B., Penedo, M. C. T., Reby, D. & Hart, L. A. 2012. Acoustic cues to size and quality in the vocalizations of male North American bison, *Bison bison*. *Animal Behaviour*, 84: 1381 - 1391.

Y

Yang, W., Qiao, J., Combreau, O., Gao, X. & Zhong, W. 2002. Display sites selection by houbara bustard (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*) in Mori, Xinjiang, People's Republic of China. *Journal of Arid Environments*, 51: 625 - 631.

Yang, W. K., Qiao, J. F., Combreau, O., Gao, X. Y. & Zhong, W. Q. 2003. Breeding habitat selection by the houbara bustard *Chlamydotis [undulata] macqueenii* in Mori, Xinjiang, China. *Zoological Studies*, 42: 470 - 475.

Yorzinski, J. L., Patricelli, G. L., Babcock, J. S., Pearson, J. M. & Platt, M. L. 2013. Through their eyes: selective attention in peahens during courtship. *The Journal of Experimental Biology*, 216: 3035 - 3046.

Z

Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205 - 214.

Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, 67: 603 - 605.

Zanollo, V., Griggio, M., Robertson, J. & Kleindorfer, S. 2013. Males with a faster courtship display have more white spots and higher pairing success in the diamond firetail, *Stagonopleura guttata*. *Ethology*, 119: 344 - 352.

Zeh, J. A. & Zeh, D. W. 1996. The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 263: 1711 - 1717.

Zeh, J. A. & Zeh, D. W. 1997. The evolution of polyandry II: postcopulatory defences against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 264: 69 - 75.

Ziswiler, V. & Farner, D. S. 1972. Digestion and the digestive system. In: *Avian biology volume 2* (Eds., Farner, D. S. & King, J. R.), pp. 343 - 430. Academic Press, New York.

Annexe



Annexe 1

Question : Les mâles en captivité et les mâles en milieu naturels produisent-ils des booms ayant la même structure acoustique?

Données: 9 et 8 mâles ont été enregistrés en milieu naturel, sur la plaine d'Al Baten, respectivement en 2010 et en 2011. Entre 13 et 15 séquences de booms de bonne qualité ont été enregistrées et analysées pour chacun des mâles. Pour les détails du protocole d'enregistrement se référer au chapitre 1.

25 mâles captifs ont été enregistrés en 2012 au centre d'élevage d'Enjil. 15 séquences de booms par mâles ont été intégrées à l'analyse. Pour les détails du protocole d'enregistrement se référer au chapitre 2.

Les paramètres acoustiques suivants ont été mesurés: la durée de la séquence de boom (BS), le nombre de booms par séquence (NB), la fréquence fondamentale (F0) et les harmoniques (H1 et H2), la fréquence de plus haute énergie (Fmax), les quartiles, qui représentent les fréquences en-dessous desquelles 25, 50 et 75% de l'énergie totale est distribuée (Q25, Q50, Q75), la quantité d'énergie représentée par les fréquences inférieures à 100Hz ($E < 100\text{Hz}$), la fréquence de début (H1s) et de fin (H1e) de la 1ère harmonique ainsi que la modulation de fréquence (FM).

Lorsque la distribution des variables suivait une loi normale, les comparaisons ont été effectuées à l'aide d'un test t de Student dans le cas contraire un test non-paramétrique U de Mann-Whitney a été utilisé.

Résultats: Plusieurs paramètres acoustiques produits par les mâles captifs et les mâles présents en condition naturelle sont significativement différents (tableau 1) notamment la majorité des paramètres fréquentiels ainsi que le nombre de booms par séquence et la durée des séquences. Les mâles présents en captivité produisent des booms significativement plus haut en fréquence et des séquences de boom plus courtes et contenant moins de booms par séquence par rapport aux mâles enregistrés en condition naturelle.

Conclusion: Les conditions de captivité modifient les vocalisations des mâles. Ces effets peuvent être environnementaux, ou liés à la sélection dans l'élevage.

Paramètres	Males en captivité		Mâles en condition naturelle		Test U de Mann-Whitney	
	N	Moyenne ± écart type	N	Moyenne ± écart type	Z	p-value
DS	25	3,251 ± 2,76	17	13,459 ± 3,046	-5,291	< 0,001
NB	25	1,987 ± 0,971	17	6,444 ± 1,442	-5,298	< 0,001
F max	25	94,932 ± 4,669	17	92,899 ± 3,97	1,806	0,071
Q50	25	99,473 ± 4,433	17	95,319 ± 3,886	3,123	0,002
Q75	25	126,402 ± 14,613	17	115,455 ± 14,305	2,345	0,019
E < 100 Hz	25	0,525 ± 0,112	17	0,626 ± 0,128	-2,934	0,003
F0	25	48,011 ± 2,318	17	46,519 ± 2,106	2,345	0,019
H1	25	96,153 ± 4,101	17	92,884 ± 3,934	2,985	0,003
H1s	25	104,942 ± 4,636	17	101,838 ± 4,02	2,422	0,015
H1e	25	88,083 ± 4,471	17	84,627 ± 4,111	3,139	0,002

Paramètres	Males en captivité		Mâles en condition naturelle		Test t de Student	
	N	Moyenne ± écart type	N	Moyenne ± écart type	t	p-value
DB	25	0,401 ± 0,026	17	0,406 ± 0,023	-0,56	0,579
Q25	25	84,741 ± 7,304	17	86,381 ± 4,736	-0,815	0,42
H2	25	146,247 ± 6,149	17	139,025 ± 6,749	3,592	0,001
FM	25	-33,687 ± 6,037	17	-34,446 ± 3,967	0,455	0,651

Tableau 1: Comparaisons de la structure des booms et des séquences de booms produits par des mâles captifs et des mâles présent en condition naturelle à l'aide de tests U de Mann-Whitney réalisé sur 10 paramètres acoustiques et de tests t de Student réalisé sur 4 paramètres acoustiques.

Communication chez un oiseau à système socio-sexuel de type lek: Étude des signaux acoustiques et visuels pendant la parade des mâles d'outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata*

Dans un contexte de sélection sexuelle, les systèmes de communication permettant l'attraction et la stimulation du partenaire sexuel et la compétition entre individus du même sexe sont indispensables. Ceci est particulièrement vrai chez les espèces à système d'appariement polygyne de type lek, où les mâles rassemblés dans l'espace sont en compétition pour l'accès aux femelles. Chez notre sujet d'étude, l'outarde houbara nord-africaine les mâles réalisent des parades incluant des démonstrations visuelles et des vocalisations appelées booms, sur des sites espacés les uns des autres par des distances importantes dans un système qualifié de lek explosé. Notre objectif était d'étudier les systèmes de codage-décodage des informations exprimées durant la parade des mâles chez cette espèce. Nous avons démontré l'existence d'un codage de l'identité individuelle porté par des paramètres visuels et des paramètres acoustiques des vocalisations. Des associations significatives entre des paramètres des booms et des caractéristiques physiques et comportementales des mâles susceptibles de refléter leur qualité, ont également été mises en évidence. Ainsi, les mâles qui produisent les booms les plus graves avaient les masses les plus importantes et paraient le plus intensément. Lorsque des interactions agonistiques étaient simulées expérimentalement en diffusant des leurres acoustiques, les mâles avaient des réponses comportementales différentes en fonction de la fréquence des booms diffusés. Ainsi le niveau fréquentiel des booms des autres mâles est effectivement perçu et décodé par les individus en compétition. Par ailleurs, plusieurs paramètres des booms sont génétiquement déterminés et héréditaires, et pourraient porter une information sur l'apparentement entre individus. Certains paramètres sont également liés à la consanguinité des individus. Nous avons montré également que les booms sont particulièrement bien adaptés à la communication à grande distance. En effet, les booms sont de très basse fréquence, se propagent à des distances supérieures à 640 m, et les paramètres supportant le codage-décodage de l'information sont résistants à la propagation et produits de manière redondante. Enfin, les signaux acoustiques et des signaux visuels et semblent agir en synergie (multimodalité) ce qui pourrait améliorer l'efficacité de la communication à grande distance. Ainsi notre étude a démontré que des informations complexes sont transmises durant la parade des mâles au travers de signaux acoustiques et visuels au sein d'un réseau de communication à grande distance.

Mots clés: outarde houbara, lek explosé, comportement de parade, signal visuel, signal acoustique, basse fréquence, compétition intra-sexuelle, système de codage/décodage de l'information.

Communication in a lekking bird: study of visual and acoustic signals produced during male courtship of the North-African houbara bustard, *Chlamydotis undulata undulata*

In a context of sexual selection, the communication between individuals is essential to optimize both intra-sexual (competition between male) and inter-sexual (mate choice) processes. This is particularly true in species with lek mating systems, where both processes reach their full expression. The North African Houbara bustard, *Chlamydotis undulata undulata*, is a lekking bird where courting males aggregate in a so called 'exploded-lek', i.e. where aggregation is detectable only when mapped over a large area. During the breeding season, males perform a conspicuous and spectacular courtship including visual and acoustic (booms) signals. Our aim was to decipher the coding-decoding systems of the courtship in this species. We found that males can be individually discriminated on the basis of visual and acoustic parameters. The booms produced during the courtship are also related to males' characteristics susceptible to reflect their quality. Individuals who produced the lowest frequency booms were those with the greatest weights and performed the highest intensity courtships. Playback experiment shows that the frequency content of the booms was perceived and decoded by males during agonistic interaction, leading to significantly different behavioural responses according to the frequency of the signals played back. Furthermore, several acoustic parameters of the booms are significantly heritable through genetic transmission and these parameters are also related to the level of inbreeding. Finally, we showed that the booms and the acoustic parameters supporting information are particularly well adapted to the transmission of information at long range as required in a long distance communication network constituted by an exploded lek. First, booms are of very low-frequency and propagate up to 640 m. Second, coding-decoding of information relies on sequentially redundant and propagation-resistant features. Third, acoustic signals are combined with visual signalling (multimodality) which may improve the long distance transmission of the information. This study brought evidence that complex information is conveyed by visual and acoustic signals during the courtship of males within a long distance network.

Key words: houbara bustard, exploded lek, courtship behaviour, visual signal, acoustic signal, low frequency vocalisation, sexual selection, male-male competition, coding-decoding process.

Projet d'accueil: Équipe de communications acoustiques, UMR 9197, Institut des Neurosciences Paris-Saclay, Université Paris-Sud Orsay, F-91405, France;
Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, Missour, Morocco.