



HAL
open science

**Etude des réseaux de communications acoustiques chez
un oiseau chanteur forestier, le Troglodyte mignon
(Troglodytes troglodytes)**

Sol Camacho-Schlenker

► **To cite this version:**

Sol Camacho-Schlenker. Etude des réseaux de communications acoustiques chez un oiseau chanteur forestier, le Troglodyte mignon (Troglodytes troglodytes). Sciences agricoles. Université Paris Sud - Paris XI, 2011. Français. NNT : 2011PA11T101 . tel-00712924

HAL Id: tel-00712924

<https://theses.hal.science/tel-00712924>

Submitted on 28 Jun 2012

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

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

UNIVERSITÉ PARIS XI – FACULTÉ DE MÉDECINE PARIS-SUD

ÉCOLE DOCTORALE SIGNALISATIONS ET RÉSEAUX INTEGRATIFS EN BIOLOGIE

Étude des réseaux de communications acoustiques chez un oiseau
chanteur forestier, le Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*)

DOCTORAT UNIVERSITÉ PARIS XI
THÈSE DE NEUROSCIENCES

Soutenue le 9 décembre 2011

Par

Sol CAMACHO-SCHLENKER

Sous la direction de

Thierry AUBIN et Hélène COURVOISIER

Composition du jury :

Président :

Hervé DANIEL, Professeur à l'Université Paris-Sud

Rapporteurs :

Manfred GAHR, Professeur au Max Planck Institute for Ornithology

Laurent NAGLE, Professeur à l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense

Examineurs :

Thierry AUBIN, Directeur de Recherche au CNRS

Hélène COURVOISIER, Maître de Conférences à l'Université Paris-Sud

Laurence HENRY, Maître de Conférences à l'Université de Rennes 1

A mi hijo, cuya presencia me ha dado la fuerza de buscar
A mi padre, cuya ausencia me ha dado razones para hacerlo

A mon fils, dont la présence m'a donné la force de chercher
A mon père, dont l'absence m'a donné des raisons de le faire

“Silbando piensan las aves
Yo pienso ansina también.
Naide sabe lo que dicen,
Ellas lo deben saber...”

Romildo Risso/Atahualpa Yupanqui

« En sifflant les oiseaux pensent
Je pense de la sorte aussi.
Personne ne sait ce qu'ils disent,
Mais peut-être le sauraient-ils... »

Romildo Risso/Atahualpa Yupanqui

REMERCIEMENTS

Avant tout, un très grand merci à Thierry Aubin qui m'a ouvert les portes de son laboratoire il y a déjà 4 ans et m'a permis de continuer ce travail en dépit de toutes les difficultés que je lui ai apporté. J'avais promis de ne pas le décevoir, j'espère que je ne l'ai pas trop fait...

Merci beaucoup, Hélène et Thierry pour votre guide, votre direction et vos conseils, tout comme votre énorme patience, que j'ai bien su mener à bout à plusieurs occasions.

Hélène, merci pour ta clarté et tes conseils aussi bien sur le plan scientifique que sur le plan personnel. Tu m'as aidée plus que tu ne le penses dans les moments les plus critiques de ces dernières années.

Merci à toute l'équipe « Communications Acoustiques ». Avec vous, j'ai fait l'expérience rare et précieuse d'un groupe qui travaille vraiment ensemble. Je n'ai pas partagé autant que j'aurais voulu avec vous, mais ce que j'ai vécu au sein de ce labo, me restera gravé pour toujours comme un modèle à suivre que j'espère retrouver.

A Fanny Rybak et Isabelle Charrier, merci pour votre aide et votre disponibilité constante, même à des moments difficiles, même lorsque vous étiez très occupées. A Olivier Adam, merci pour tes conseils et ton calme. A Chloé Huetz, merci pour ton aide technique qui a permis l'analyse des données syntaxiques et spatiales et merci pour ta bonne humeur et disposition.

A mes compagnons de fortune, Elodie Briefer, Charlotte Curé, Ben Pitcher, Heidi Ahonen et Rocío Prieto González, merci pour votre soutien, votre bonne humeur et les moments passés ensemble. Rocío, llegaste en un momento clave y difícil. Me diste el apoyo que necesitaba, te agradezco muchísimo por ello. Espero haber hecho igual para ti y seguir haciéndolo siempre. Animo, linda!

A mes stagiaires, Adèle de Palaminy, Virginie Bouyx, Renaud Terrade, Marine Noudjoumi-Chad, Helissande Fragnaud, Maxime Garcia et Soria Eladak, merci de tout mon cœur. Sans votre aide sur le terrain, ce travail n'aurait pas abouti comme il l'a fait. Votre encadrement m'a, de plus, permis d'enrichir cette expérience de thèse et m'a énormément appris. Mes meilleurs vœux pour vous tous ! Maxime, merci de ta présence joyeuse, ta compagnie, ton enthousiasme et ton habilité à poursuivre les troglos !

A Nicole Geberzahn et Frédéric Sèbe, merci de votre présence rassurante et de votre soutien indéfectible. Nicole, I am very happy to know you and I hope we will keep in touch

(and work together in Colombia!). Thank you for the good moments and funny conversations and to understand my “half-English” and my “no-German”. I feel more secure when you are around... and thanks for the espresso! Fred, merci, merci. Pour tout, pour être là si présent, toujours aimable et toujours bien disposé. Tu m’as énormément aidée, sur le terrain, au labo, pour les stats, avec le matériel et surtout avec tes conseils et ton sourire rassurant. Je t’en suis très reconnaissante.

A ma mère, venue en France pour m’aider avec mon fils les deux derniers mois d’écriture. Gracias, Ma !

A mon deuxième père, pour son soutien économique et logistique sans lequel ma venue en France n’aurait pas été possible. Gracias muchas para el Pa !

A Marcos Giadas, qui a dû supporter des réveils à 4 heures du matin pour me conduire sur le terrain, merci pour ton habilité à poser les filets et démêler les troglos! Merci aussi pour le soutien de ces derniers mois et pour la relecture de ce manuscrit, les commentaires et les corrections de style. Un grand merci également pour ta présence auprès de mon fils.

Mais le plus grand des mercis revient à Jerónimo, mon fils, qui entre ses 8 et ses 12 ans a dû apprendre à vivre et à se débrouiller tout seul une grande partie du temps. Merci pour ta compréhension et ta patience, pour ta responsabilité et ton indépendance. Te amo, mi vida entero. Gracias por tu apoyo, lindo mío. Gracias por estar conmigo en esta vida.

Enfin, à tous les personnages de ma « vie parallèle » : mes frères et sœurs et ma cousine, toujours à l’écoute ; « Hijos e Hijas por la Memoria y contra la Impunidad » et mon père, disparu depuis 26 ans et que j’ai temporairement arrêté de chercher ; la « Corale Popayán », Nelson, Pacho et tous les autres musiciens latino-américains qui me ramènent un peu de chaleur de chez moi ; Antonio Fischetti, Benjamin Oostra, Luz Aida et Emilie qui apparaissent spontanément quand j’ai le plus besoin d’eux. Merci à tous d’avoir accepté de rester au deuxième plan, notamment pendant les deux dernières années de cette thèse. Sans cela, et sans votre soutien au loin mais permanent, je n’aurais pas réussi à mener à terme ce travail.

Finalement, cette thèse a été financée pendant 3 ans par une bourse doctorale du Conseil Régional d’Ile-de-France. Merci à tous ceux qui m’ont guidée jusqu’à l’obtention de cette bourse.

Et Merci bien sûr aux Troglos qui ont patiemment accepté notre intrusion dans leur monde complexe et surprenant.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	12
2. MATERIEL ET METHODES	23
2.1. Présentation du modèle biologique	23
2.2. Le groupe de voisins : un réseau de communication acoustique	24
Voisins, Non-voisins et Etrangers	25
2.3. Les 3 périodes de la saison de reproduction	25
2.4. Sites et sujets	27
2.5. Capture, baguage et prélèvement d'échantillons biologiques	28
2.6. Enregistrement des chants	28
2.6.1. Enregistrements ciblés	28
2.6.2. Enregistrements continus	29
2.6.2.1. Interactions entre voisins	29
2.6.2.2. Rythmes journaliers de chant	29
2.6.2.3. Localisation des émetteurs (triangulation)	30
2.7. Préparation des chants enregistrés	30
2.7.1. Terminologie	30
2.7.2. Etiquetage des types de chant	31
2.8. Analyse acoustique	31
2.8.1. Paramètres mesurés	31
2.8.2. Codage individuel	32
2.8.2.1. Estimation de la variation intra- et inter- individuelle des chants	32

2.8.2.2. Analyse multiparamétrique du codage individuel : DFA	33
2.9. Similarité des répertoires : Coefficient de partage	33
2.10. Analyse des séries temporelles	33
2.10.1. Dynamique des interactions (enregistrements continus)	33
2.10.2. Analyse de séquences	34
2.11. Expériences de diffusion non interactive	34
2.11.1. Protocole de diffusion	34
2.11.2. Signaux diffusés	35
2.11.2.1. Discrimination Voisin / Etranger	36
2.11.2.2. Chant court/chant long	36
2.11.3. Mesures de la réponse territoriale	36
2.11.4. Calcul d'un score comportemental	37
2.12. Expériences de diffusion interactive	38
2.12.1. Signaux diffusés	38
2.12.2. Protocole de diffusion	39
2.12.3. Analyse des séries	39
2.13. Propagation des chants en milieu fermé	40
2.13.1. Préparation des signaux :	40
2.13.2. Procédure de diffusion :	40
2.13.3. Analyse	41
2.14. Triangulation : Système de Localisation Acoustique	41
2.14.1. Principe	41
2.14.2. Installation des microphones et mesure des distances entre microphones	42
2.14.3. Protocole d'enregistrement	43
2.14.4. Analyse des enregistrements	43
2.15. Tests statistiques	44

3. RESULTATS	45
3.1. CHAPITRE 1 : Que chantent les mâles troglodytes ?	46
3.1.1. Rythme journalier de chant	46
3.1.2. Durée des chants	49
3.1.3. Alphabet de syllabes	52
3.1.4. Les répertoires au niveau individuel	53
3.1.4.1. Estimation du répertoire individuel de types de chant	54
3.1.4.2. Estimation du répertoire individuel de syllabes	56
3.1.4.3. Contenu syllabique des types de chants	56
3.1.5. Syntaxe des types de chant	57
3.1.5.1. Syntaxe des chants courts et des chants longs : version courte et version longue des types de chant	57
3.1.5.2. Syntaxe des types de chant : redondance du répertoire individuel	60
3.2. CHAPITRE 2 : Qui appartient au réseau ?	63
3.2.1. Propagation des chants dans le milieu : espace actif du signal échangé	63
3.2.1.1. Intensité du signal: émerger du bruit	66
3.2.1.2. Dégradation du chant entier	67
3.2.1.3. Dégradation d'une syllabe répétée typique	70
3.2.2. « Architecture » du réseau de communication : le groupe de territoires voisins	72
3.3. CHAPITRE 3 : Que partagent les membres du réseau?	76
3.3.1. Répertoires au niveau du groupe et micro dialectes:	76
3.3.1.1 Similarité de Répertoire (RS) intra groupe vs inter groupe	78
A. Partage de types de chants	78
B. Partage de syllabes	78
3.3.1.2. Partage des types de chants et des syllabes selon la distance	79
3.3.2. Evolution du partage des chants le long de la saison	81
3.3.3. Syntaxe des chants partagés	84
3.3.4. Discrimination voisin/étranger : Expériences de Diffusion	86
3.3.4.1. Mesure de la réponse territoriale	87

3.3.4.2. Discrimination voisin/étranger : Versions courtes	87
A. Début de la saison de reproduction : février-mars	87
B. Evolution le long de la saison de reproduction : Milieu (avril-mai) et Fin (juin-juillet)	88
3.3.4.3. Discrimination voisin/étranger : Versions longues	90
A. Début de la saison de reproduction : février-mars	90
B. Evolution le long de la saison de reproduction : Milieu (avril-mai) et Fin (juin-juillet)	90
3.3.4.4. Analyse en Composantes Principales (ACP): Scores des réponses	92
A. Evolution le long de la saison : Réactivité	93
B. Evolution le long de la saison : Discrimination voisin/étranger	93
C. Evolution le long de la saison : Versions courtes et versions longues	93
3.4. CHAPITRE 4 : Comment s'identifier au sein du réseau ?	97
3.4.1. Utilisation différentielle des types de chants par individu (« chants préférés »)	97
3.4.2. Individualité dans la structure acoustique globale des types de chant	99
3.4.3. Individualité dans la structure acoustique des syllabes répétées	100
3.4.3.1. Syllabe 5 : Codage individuel dans une syllabe répétée présente dans tous les chants	102
A. Potentiel de codage individuel (PIC)	102
B. Inter-corrélations	103
C. Analyse en facteurs discriminants (DFA)	104
3.4.3.2. Syllabes 3 et 1 : Codage individuel dans deux syllabes répétées à distribution plus restreinte	108
A. Potentiel de codage individuel (PIC)	108
B. Analyse en facteurs discriminants (DFA)	109
3.4.3.3. Effet de l'addition des caractéristiques individuelles de répartition d'énergie de plusieurs syllabes	111

3.5. CHAPITRE 5 : Quelle est la dynamique des interactions au sein du réseau?	116
3.5.1. Dynamique générale d'émission des chants	116
3.5.2. Production de chants selon la situation (« solo » vs interaction)	119
3.5.3. Stratégies de chant en interaction	120
3.5.3.1. Existe-t-il un leader acoustique ?	120
3.5.3.2. Utilisation du répertoire de types de chant : « song matching »	126
3.5.3.3. Expériences de diffusions interactives	127
3.5.4. Localisation des chants et dynamique des interactions	131
3.5.4.1. Localisation des chants	131
3.5.4.2. Dynamique des échanges acoustiques	133
3.5.4.3. Distance d'interaction	134
3.6. CHAPITRE 6 : Le réseau est-il stable d'une année sur l'autre ?	137
3.6.1. Suivi des mâles	138
3.6.2. Suivi des territoires	138
3.6.3. Suivi des répertoires de types de chant	141
3.6.3.1. Stabilité du répertoire des groupes	141
3.6.3.2. Stabilité du répertoire individuel	143
3.6.3.3. Stabilité du partage de types de chants	143
3.6.3.4. Utilisation des types de chants	145
4. DISCUSSION	149
BIBLIOGRAPHIE	166
ANNEXES	178

ANNEXE A : Article : Song sharing and singing strategies in the winter wren Troglodytes troglodytes.	179
ANNEXE B : Alphabet de syllabes	180
ANNEXE C1 : Tableau de répertoires individuels	187
ANNEXE C2 : Courbes d'estimation du répertoire	189
ANNEXE C3 : Répertoires BCD 2008	191
ANNEXE C4 : Répertoires BCD 2009	197
ANNEXE C5 : Répertoires CDVPYO1YO2BL 2010	204
ANNEXE C6 : Répertoires YO1YO2 2011	218

1.INTRODUCTION

1. INTRODUCTION

La communication animale

Une communication est un échange d'information(s) codée(s) sous la forme d'un signal. Selon le modèle de la chaîne de transmission de l'information (Shannon & Weaver, 1949), le signal émis par un émetteur se propage à travers un canal de transmission, le milieu, et est reçu par un récepteur. Le récepteur perçoit le signal et le décode en extrayant de sa structure acoustique une certaine quantité d'information, puis peut à son tour émettre une réponse. La réponse peut être l'émission d'un nouveau signal ou bien un changement de comportement pouvant être perçu par le premier émetteur.

Lors de communications chez les animaux, les échanges d'informations sont supposés intentionnels et entraînent des bénéfices mutuels pour l'émetteur et le récepteur (Simmons, 2003), en permettant le déroulement d'activités coordonnées entre deux ou plusieurs individus tels que la reproduction, la recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs et la défense du territoire (Todt & Naguib, 2000 ; Collins, 2004). Les signaux échangés peuvent être de nature chimique, tactile, visuelle, électrique ou acoustique impliquant l'utilisation de modalités sensorielles différentes et comportant des avantages et des inconvénients pour leur transmission dans des conditions environnementales particulières (Wiley & Richards, 1982).

La communication acoustique, tout comme la communication visuelle, implique des signaux de transmission rapide ne nécessitant pas de contact physique entre les individus. Par rapport aux signaux visuels, les signaux acoustiques ont l'avantage de franchir les obstacles et d'être efficaces en milieu faiblement éclairé ou obscur (Catchpole & Slater, 2008 ; Simmons, 2003). Ce mode de communication, que l'on trouve uniquement chez les Arthropodes et les Vertébrés, est particulièrement développé chez les espèces constamment en mouvement qui se déplacent dans les trois dimensions de l'espace : insectes, mammifères marins, primates et oiseaux (Beecher & Brenowitz, 2005 ; Brown & Farabaugh, 1997).

La communication acoustique repose sur un phénomène physique, l'onde sonore. Cette onde est une variation de pression du milieu qui se propage dans celui-ci. Le milieu peut être un gaz, un liquide ou un solide. Les trois domaines d'existence d'un signal acoustique sont le temps (durée d'émission), la fréquence (nombre de périodes de l'onde par seconde) et l'amplitude (écart entre le maximum et le minimum de pression rencontrés dans une seule période). Trois représentations classiques permettent l'analyse des signaux acoustiques (figure 1.1) :

- 1) **L'oscillogramme** représentant la variation d'amplitude en fonction du temps.
- 2) **Le spectre** représentant la variation de l'amplitude en fonction de la fréquence.
- 3) **Le spectrogramme** représentant le signal dans ses trois dimensions, la fréquence, l'amplitude et le temps.

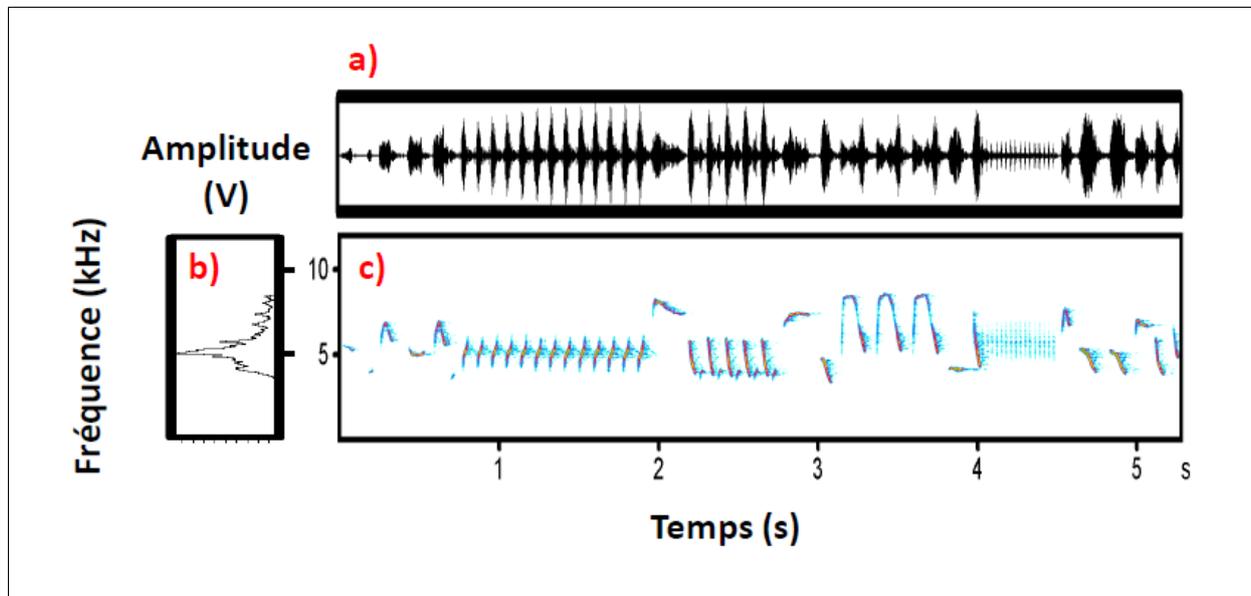


Figure 1.1. Les 3 représentations d'un chant de troglodyte : a) Oscillogramme (amplitude vs temps), b) Spectre (amplitude vs fréquence), et c) Spectrogramme (fréquence et amplitude en fonction du temps).

Propagation des chants dans le milieu : espace actif du signal échangé

Les caractéristiques physiques du milieu provoquent des modifications du signal à mesure que celui-ci le traverse, bien que le type et l'étendue des modifications subies dépendent également des caractéristiques intrinsèques du signal (Mathevon, 1996). Par exemple, les signaux qui utilisent une large bande de fréquence sont plus localisables. Les basses fréquences étant plus résistantes que les hautes fréquences aux obstacles du milieu, les signaux qui utilisent des basses fréquences se propagent à plus grande distance, mais la bande de fréquence propagée devient plus étroite, donc moins localisable avec la distance (Wiley & Richards, 1982)

Les principales modifications subies par les signaux acoustiques au cours de leur propagation dans le milieu sont les suivantes (Wiley & Richards, 1982 ; Michelsen & Larsen, 1983) :

- **Réduction de l'intensité.** Cette réduction, liée à des interférences du milieu avec la diffusion sphérique du son, peut être due 1) aux gradients verticaux de température et de vent ; 2) à la présence de surfaces réfléchissantes comme le sol ou les strates de la végétation ; ou encore 3) à la dispersion du son, qui peut être réfléchi, diffracté ou réfracté par les hétérogénéités du milieu.

- **Modification de la modulation d'amplitude.** Cette modification peut être 1) due aux turbulences atmosphériques (vent) provoquant des fluctuations irrégulières d'amplitude ; ou bien 2) causée par la dispersion et les multiples réflexions du son sur des surfaces réfléchissantes donnant lieu à des réverbérations du son.

- **Modification de la composition spectrale.** Cette modification est causée par le filtrage sélectif des différentes fréquences composant le signal sonore. Le filtrage peut être effectué par 1) interférence avec une surface réfléchissante comme le sol (effet de sol) ; 2) absorption atmosphérique ; 3) des phénomènes de réflexion, diffraction ou réfraction dus au vent ou aux obstacles (feuilles, troncs).

Toutes ces modifications conduisent à une dégradation du signal émis, dégradation qui se trouve accentuée avec la distance de propagation. La nature et l'intensité des différentes modifications qui s'appliquent au signal au cours de sa propagation sont donc étroitement liées à la nature du milieu de propagation. Ainsi, en milieu ouvert, une atmosphère turbulente (vent fort) induira des fluctuations d'amplitude importantes. En revanche, en milieu forestier (milieu fermé), de fortes réverbérations causées par la végétation induiront une modification importante de la modulation d'amplitude, une diminution des silences entre les notes qui composent un chant (phénomène de traînée) et une filtration sélective des fréquences due aux obstacles.

La communication acoustique des oiseaux

Les vocalisations des oiseaux sont produites par un appareil phonatoire qui leur est propre, la syrinx, situé à l'union entre les deux bronches primaires et la trachée (Suthers, 2005). La syrinx est composée de muscles et de membranes qui vibrent en produisant du son au passage de l'air provenant des sacs aériens antérieurs. Les muscles de la syrinx, en induisant le mouvement des membranes, permettent à l'oiseau de moduler les sons en fréquence et en amplitude (Suthers, 2005). La perception des sons se fait à travers la membrane tympanique de l'oreille moyenne qui vibre en fonction des changements de pression. Les vibrations, transmises à l'oreille interne par un seul osselet, la columelle, sont

ensuite traduites en influx nerveux au niveau de la membrane basilaire de la cochlée (Saunders & Henry, 1989).

Les vocalisations des oiseaux peuvent être regroupées en deux grandes catégories : les cris et les chants (Catchpole & Slater, 2008). Les cris sont des vocalisations de structure souvent complexe sous forte influence génétique. Produits par les mâles et les femelles tout au long de l'année, leurs fonctions sont très variées : alarme, contact, regroupement, attaque, quémante, en autres. Les chants sont des vocalisations qui, contrairement aux cris, nécessitent un processus d'apprentissage préalable et des structures cérébrales spécifiques (noyaux du chant) interconnectés en un circuit auditif et deux circuits vocaux qui contrôlent la production et l'acquisition (Jarvis et al., 2005) de ce type de vocalisations. Seuls les Oscines, les Psittaciformes (perroquets) et les Trochiliformes (colibris) semblent capables d'apprendre leurs vocalisations (Sibley and Alhquist, 1990 ; Gahr, 2000). Les chants se composent d'une succession de sons, généralement de structure simple, appelés syllabes ou notes séparés les uns des autres par des intervalles de silence et organisés selon une syntaxe particulière. Chez de nombreuses espèces tropicales, le mâle et la femelle produisent des chants pendant toute l'année, tandis que chez la plupart des espèces des zones tempérées, les chants sont produits uniquement par le mâle pendant les quelques mois de la saison de reproduction (Collins, 2004)

Chez les oiseaux, les chants font partie intégrante du comportement territorial qui vise à écarter un conspécifique mâle d'une aire fixée. La possession d'un territoire et des ressources qu'il « contient », telles que le partenaire sexuel, la nourriture, le nid ou encore les petits, s'avère cruciale pour la reproduction et la survie de l'individu. Ses frontières sont par conséquent activement défendues par des chants de proclamation territoriale, mais aussi des cris, des postures de menaces, voire des attaques. Les chants territoriaux ont une deuxième fonction : l'attraction directe du partenaire sexuel (Collins, 2004). Il est donc probable que leur évolution ait eu pour moteur principal la sélection sexuelle (Martens, 1996).

Le chant peut renseigner sur l'espèce de l'oiseau chanteur, mais peut aussi coder de nombreuses autres informations comme l'identité de groupe, de couple, individuelle ainsi que des informations plus labiles telles que la forme physique, l'état motivationnel ou émotionnel.

D'une espèce d'Oscine à l'autre, il existe une énorme diversité dans la structure et le mode de production des chants, allant des chants courts et discrets composés par une seule syllabe répétée, jusqu'à des chants longs et continus composés de centaines de syllabes chantées avec une très grande versatilité (Kroodsma, 2004). Cette diversité de chants et de modes de chant rencontrée peut s'expliquer par la diversité des informations qui sont

encodées dans leur structure, par des contraintes morpho-physiologiques (Lambrechts, 1996) mais également par la diversité de milieux (canaux de transmission) dans lesquels vivent les espèces. En effet, les différents milieux exercent des contraintes de propagation spécifiques sur les signaux auxquelles ont dû faire face les espèces au cours de leur évolution, contribuant ainsi à façonner ces signaux acoustiques. Une transmission efficace du signal est importante dans la mesure où elle permet au récepteur de détecter et décoder les informations que le signal contient, telles que l'information spécifique, régionale, de groupe ou individuelle, de position ou de motivation. L'information spécifique, devant être transmise sur de longues distances, serait encodée par des paramètres acoustiques résistants à la propagation à travers le canal de transmission, alors que l'information devant se transmettre à de plus courtes distances, comme l'information individuelle ou motivationnelle, serait plutôt encodée par des paramètres rapidement dégradés durant la propagation du signal (Mathevon et al., 2008). D'autre part, les dégradations subies par le signal peuvent également être utilisées par le récepteur pour évaluer la position spatiale de l'émetteur en termes de distance et de direction (Wiley & Richards, 1982 ; Naguib, 1997).

Le chant est appris par les jeunes oiseaux chanteurs par imitation de « chants modèles » produits par un ou plusieurs tuteurs adultes ou par d'autres jeunes en apprentissage (Kroodsma, 1982 ; Hultsch & Todt, 1989 ; Beecher et al., 2007 ; Nordby et al., 1999 ; Templeton et al., 2010 ; Liu & Kroodsma, 1999). Il peut en résulter une imitation complète des chants ou bien, par plusieurs degrés d'improvisation à partir de notes apprises, la création de chants nouveaux (Beecher & Brenowitz, 2005). L'apprentissage par imitation nécessite deux étapes successives : une phase de mémorisation pendant laquelle le jeune oiseau entend le chant d'autres individus ; et une phase sensori-motrice pendant laquelle l'oiseau s'exerce à la production du chant mémorisé en ajustant progressivement sa production sonore au modèle mémorisé jusqu'à l'obtention d'une version finale « cristallisée » qu'il conservera par la suite. La durée de la période d'apprentissage, appelée « période sensible », au delà de laquelle l'individu devient réfractaire à l'émission de nouveaux chants tuteurs, varie d'une espèce à l'autre (Kroodsma, 1982 ; Payne & Payne, 1997). Chez certaines espèces, dites à « apprentissage fermé », la période sensible se limite à la première année de vie de l'oiseau, tandis que chez d'autres espèces (à « apprentissage ouvert ») cette période sensible n'est pas limitée dans le temps et les oiseaux sont capables d'acquérir de nouveaux chants ou de nouveaux éléments sonores chaque année au début de la période de reproduction. Un nombre grandissant d'études sur le terrain montrent l'importance des interactions sociales dans l'acquisition du répertoire. Ces dernières déterminent en effet quels chants sont appris, mais

déterminent également parmi ces chants appris ceux qui sont produits (répertoire actif de l'oiseau), ceux qui restent stockés en mémoire sans être produits (Todt & Geberzahn, 2003; Geberzahn et al., 2002 ; Geberzahn & Hultsch, 2003) et ceux qui sont abandonnés lors de la cristallisation du répertoire (Nordby et al. 2007 ; Franco & Slabbekoorn, 2009).

Une des conséquences de l'apprentissage des chants - comme de tout comportement transmis culturellement - est l'apparition de variations géographiques, appelées « dialectes » : des composantes du chant sont apprises, transmises et partagées par les membres d'une population d'individus à plus ou moins grande échelle géographique (Mundinger, 1982). En conséquence, des individus plus proches partagent plus d'éléments du chant que des individus plus éloignés géographiquement (macro-dialectes). A plus courte échelle géographique, les membres d'un même groupe peuvent partager plus d'éléments ou de chants complets que des individus appartenant à des groupes différents situés à quelques centaines de mètres ou quelques kilomètres (micro-dialectes ou variations micro-géographiques du chant). Le partage du dialecte peut alors devenir une forme d'identification à un groupe et peut jouer un rôle important dans la défense du territoire contre de possibles intrusions d'individus étrangers au groupe (Temeless, 1994). D'une part, le partage de tout ou d'une partie du répertoire pourrait faciliter l'établissement des jeunes oiseaux dans un territoire comme cela a été montré chez le bruant indigo (Payne , 1981, 1982) ou le maintien des territoires établis chez le bruant chanteur (Beecher et al, 2000b ; Wilson et al, 2000). D'autre part, il a aussi été montré que les femelles peuvent préférer s'accoupler avec des mâles dont le chant est familier, l'existence de dialectes pourrait donc aussi aider les femelles à choisir leur partenaire sexuel (Nottebohm, 1969, 1972 ; Olendorf, 2004). De plus, comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant, partager des chants peut permettre à un individu de répondre, lors d'une interaction avec un autre individu, par un chant identique à celui produit par ce dernier.

Les interactions acoustiques

Quand un individu chante, il peut vocaliser en solitaire sans obtenir de réponse de la part d'un autre individu, mais il peut également interagir acoustiquement avec un autre mâle. Pendant les interactions acoustiques, la nature des chants échangés, tout comme la dynamique de l'interaction même, semblent déterminantes. En effet, chez la plupart des espèces étudiées, les interactions acoustiques sont des processus dynamiques permettant d'escalader ou d'abaisser le conflit entre les individus (Collins, 2004 ; Catchpole & Slater, 2008 ; Dabelsteen et al, 1996, Searcy & Beecher, 2009).

Diverses stratégies sont utilisées selon les espèces lors des échanges acoustiques entre individus. Les chants échangés peuvent être prioritairement des chants partagés, donc présents dans le répertoire des deux mâles impliqués (« repertoire-matching », Beecher et al., 1996 ; Brown & Farabaugh, 1997 ; Nelson, 1992), ce qui ouvre la possibilité pour chacun d'entre eux de répondre à l'autre soit par le même chant (« song matching »), soit par un chant différent (« non-matching »). D'autre part, le partage de chants pouvant être partiel (chants contenant quelques séquences de syllabes partagées), le matching peut lui aussi être partiel (Anderson et al., 2005 ; Horning et al., 1993). Selon l'espèce, la valeur agressive de la stratégie de matching/non-matching varie : elle peut être utilisée comme signal agressif dirigé vers un voisin (Mennill & Ratcliffe, 2004 ; Searcy & Beecher, 2009 ; Stoddard et al., 1992 ; Vehrencamp, 2001), mais peut également servir à augmenter la cohésion du groupe et renforcer les liens sociaux et spatiaux entre voisins contre l'intrusion d'individus non-résidents à la recherche d'un territoire (Baker et al., 1981 ; Naguib, 2005).

Pour certaines espèces, il a été démontré l'existence d'autres stratégies d'interaction, comme celle qui consiste à adapter la fréquence des notes du chant pour égaler celle de l'adversaire (« frequency-matching ») (Foote et al. 2008a ; Fitzsimmons et al, 2008a; Burt et al, 2002). D'autre part, la composition des séries de chant et la versatilité dans l'utilisation du répertoire pendant les interactions peuvent aussi avoir différentes valeurs agressives (Botero & Vehrencamp, 2007 ; Molles, 2006).

Par ailleurs, la manière dont les interactions acoustiques sont organisées temporellement semble également importante pour la plupart des espèces étudiées (Naguib & Mennill, 2010 ; Hultsch & Todt, 1982 ; Otter & Ratcliffe, 1993 ; Weary et al., 1988). Les individus en interaction peuvent alterner leurs chants en attendant la fin du chant de leur interlocuteur pour commencer à répondre vocalement, ou au contraire superposer leur chant au chant de leur interlocuteur en lui « coupant la parole » (Dabelsteen et al., 1996, 1997 ; Mennill & Ratcliffe, 2004 ; Naguib, 1999). La superposition de chants ou « overlap » aurait pour effet de masquer une partie de l'information contenue dans le chant de l'adversaire mais pourrait également forcer celui-ci à changer son rythme de chant en s'adaptant au nouveau rythme proposé. Il se crée ainsi une dynamique de « leader-suiveur » avec un des deux individus menant activement l'interaction. Chez certaines espèces, le niveau de superposition de chants correspond à un processus de gradation. Les différents degrés de superposition ont des valeurs agressives différentes, une plus grande proportion du chant masqué étant perçue comme un signal plus agressif (Naguib & Kipper, 2006). La valeur de l' « overlap » en tant que signal agressif a fait récemment l'objet de discussions, principalement à cause de la

difficulté, d'une part, de prouver l'intentionnalité des mâles lorsqu'ils « overlappent » les chants de leurs adversaires et, d'autre part, de distinguer les événements intentionnels des événements dus au hasard ou à la saturation de l' « espace sonore » dans des situations où plusieurs mâles chantent en même temps. Cependant, des exemples clairs existent, mis en évidence par des expériences de diffusion interactive (voir Searcy & Beecher, 2009 ; et Naguib & Mennill, 2010). Enfin, le nombre de chants par unité de temps émis lors d'une interaction acoustique, ainsi que le nombre de syllabes par unité de temps dans chaque chant émis, peuvent donner des indices sur l'état motivationnel ou les capacités physiques des individus et participer dans le choix de partenaire de la part des femelles (Lambrechts, 1996 ; McGregor & Peake, 2000 , Naguib & Todt, 1997 ; Todt & Naguib, 2000 ; Poesel & Dabelsteen, 2005).

Les réseaux de communication acoustique

La plupart des études sur les communications acoustiques se sont concentrées sur le modèle le plus simple de communication : les interactions acoustiques entre paires d'individus impliquant un seul émetteur et un seul récepteur. Néanmoins, dans la nature, les mâles territoriaux d'une espèce donnée établissent et défendent au sein d'un environnement favorable des territoires adjacents et forment ainsi des groupes de mâles voisins, chacun de ces groupes pouvant être appréhendé comme un réseau de communication (McGregor, 2005 ; McGregor & Peake, 2000). En effet, lorsque deux mâles communiquent, d'autres individus sont souvent à la portée des signaux échangés. Ces autres individus (autres mâles, femelles, juvéniles) constituent tous des récepteurs potentiels pouvant décoder, au moins en partie, les informations contenues dans les signaux échangés par les autres membres du groupe, processus appelé « eavesdropping » (McGregor & Peake, 2000 ; Peake, 2005). Ils peuvent donc extraire du déroulement de ces interactions, des informations leur permettant d'adapter leur comportement en conséquence (Hultsch & Todt, 1982 ; Naguib et al., 2004 ; Mennill et al., 2002 ; Fitzsimmons et al., 2008b). Les individus doivent alors développer des stratégies pour contrer ce captage « parasite » d'information en adaptant la quantité ou le type d'information émise selon le type d'audience (femelles, mâles, jeunes, voisins ou étrangers) présente au moment de l'interaction (Dabelsteen, 2005 ; McGregor & Peake, 2000). Les communications acoustiques au sein d'un groupe de voisins prennent donc la forme d'un réseau dans lequel tous les membres du groupe peuvent être à la fois émetteurs et récepteurs directs et capteurs indirects d'information.

La communication acoustique des oiseaux chanteurs a été étudiée depuis longtemps. Cependant, l'étude des groupes de voisins comme réseaux de communication est assez peu développée, surtout en ce qui concerne l'organisation temporelle et spatiale des interactions, la structure du réseau et sa stabilité dans le temps (au cours de la saison de reproduction et d'une année à l'autre). Le modèle choisi pour cette étude est une espèce d'oiseau chanteur forestier, le Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*). Les mâles Troglodytes installent leurs territoires en groupes de voisins comportant peu d'individus (de 3 à 5 territoires adjacents). Le réseau de communication acoustique formé par les interactions des individus au sein d'un groupe est donc relativement simple, ce qui facilite son étude tout en restant parfaitement comparable à d'autres espèces d'oiseaux chanteurs. Ce travail a pour objectif de caractériser les réseaux de communication acoustique établis au sein de groupes de voisins chez le Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) quant à leur « architecture », leur mise en place et leur évolution dans le temps, afin de comprendre la dynamique des échanges en réseau au sein des groupes. Il est axé sur cinq questions principales, l'exploration de chacune d'entre elles faisant l'objet d'un chapitre dans les résultats présentés:

1. Que chantent les membres du réseau ?

Cette partie décrit le rythme journalier de chant, la durée des chants et l'occurrence des différentes catégories de durée (chants courts et chants longs), ainsi que le répertoire de chant des mâles troglodytes, à trois périodes de la saison de reproduction : début, milieu et fin. Le répertoire de chant des mâles troglodytes est établi à plusieurs niveaux : syllabes, et types de chant. La redondance du répertoire de chant de chaque individu est explorée en fonction de l'identité des syllabes qui composent les chants et de leur organisation en séquences courtes de syllabes à l'intérieur des chants.

2. Qui appartient au réseau de communication ?

Cette partie analyse la distance de propagation effective (espace actif) des chants, ainsi que le type et l'étendue des dégradations subies par le signal échangé (chant entier et séquence de syllabes répétées) à différentes périodes de la saison de reproduction : début et fin. L'espace actif du signal fournit des informations sur l'étendue maximale du réseau de communication que constitue un groupe de voisins et permet d'établir des limites acoustiques entre groupes différents par rapport à la distance entre les territoires. L'« architecture » du groupe de voisins (nombre et disposition des territoires) est décrite.

3. Que partagent les membres du réseau?

Cette partie explore la variation géographique du chant (microdialectes). Les répertoires individuels des mâles sont comparés entre eux afin de déterminer le degré de partage intra-groupe (entre voisins d'un même groupe) et inter-groupe (entre membres de groupes différents). Par des expériences de diffusion simulant des intrusions territoriales de voisins ou d'étrangers, à différentes périodes de la saison de reproduction, j'ai testé si ces microdialectes étaient perçus par les mâles.

4. Comment s'identifier au sein du réseau ?

Cette partie est consacrée aux possibilités de codage individuel au sein des groupes de voisins. Sont explorés le comportement de chant des mâles ainsi que la structure acoustique (temporelle et fréquentielle) des types de chants et de différentes syllabes contenues dans la plupart des chants de la zone d'étude.

5. Comment échanger dans le réseau ?

Dans cette partie, l'utilisation différentielle des types de chants du répertoire et l'organisation temporelle des chants sont étudiées dans deux contextes de chant distincts : interaction acoustique entre 2 voisins ou plus et chant en « solo » sans réponse de la part des autres membres du groupe. Les différentes stratégies de chant, qualitatives (« matching »/« non-matching »), temporelles (« overlap »/ « alternance ») et spatiales (distance d'interaction, postes de chant) utilisées par les mâles pour interagir avec leurs voisins, sont étudiées par des analyses descriptives et/ou des expériences de diffusions interactives.

6. Le réseau est-il stable dans le temps ?

Dans cette partie, j'ai étudié à différents moments de la saison de reproduction, et d'une année sur l'autre, l'évolution des répertoires individuels, du partage au sein des groupes, de la composition des groupes et de la position des territoires. Ceci offre des pistes permettant de comprendre les processus d'acquisition des chants (apprentissage, mémorisation, flexibilité individuelle) ainsi que les contraintes sociales guidant la maintenance des traditions vocales chez le Troglodyte.

2. MATERIEL ET METHODES

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Présentation du modèle biologique

Le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) est le seul représentant de la famille des Troglodytidés présent en dehors du continent américain. Il est présent en Europe, Asie et le nord de l'Afrique (Cramp, 1990) (figure 2.1).

Cet oiseau chanteur (Oscine) de très petite taille (9-10cm) habite principalement en milieu forestier. Essentiellement insectivore, il exploite les sous-bois des forêts humides tempérées riches en souches d'arbre, buissons, zones broussailleuses et rochers. Migrateur dans les pays du nord Européen et en Amérique du Nord, en France le Troglodyte est plutôt sédentaire (Brewer & Makay, 2001).

La saison de reproduction de cette espèce s'étend de début février à fin juin. Tout au long de cette période, les mâles défendent activement leur territoire (de 50 à 100 mètres de diamètre) en émettant des chants de proclamation territoriale depuis des postes de chants plus ou moins fixes. La défense territoriale s'effectue également par émissions de cris d'alarme et de contact, par des postures agressives et des mouvements rapides d'approche, plus rarement des poursuites et des attaques directes.

Le nid est plus ou moins sphérique avec une entrée latérale, composé de brindilles et de mousse et camouflé par des feuilles sèches. Il se situe dans des crevasses de roches ou de souches ou parmi la végétation dense des sous bois. La construction du nid commence en général après une période de pluie, avec des matériaux humides qui, en séchant, forment une structure compacte (Armstrong, 1955). Le mâle construit plusieurs nids à l'intérieur de son territoire dont un sera choisi et garni de plumes et de poils par la femelle (Brewer & Makay, 2001). L'incubation, assurée par la femelle seule, dure environ 16 jours et les jeunes sont nourris par les deux parents entre 14 et 19 jours. Une fois hors du nid, les jeunes restent à proximité des parents environ 18 jours. Il peut y avoir une deuxième nichée durant la même saison de reproduction (Brewer & Makay, 2001).

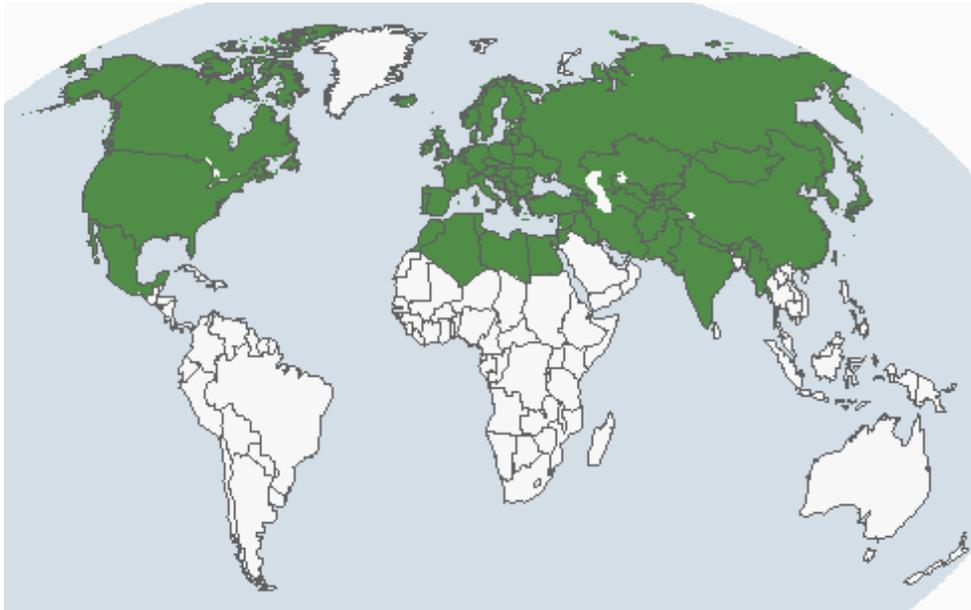


Figure 2.1. *Distribution du Troglodyte mignon, Troglodytes troglodytes (image tirée de : <http://www.oiseaux.net/oiseaux/distribution/troglodyte.mignon.html>).*

2.2. Le groupe de voisins : un réseau de communication acoustique

Les troglodytes mâles installent leurs territoires groupés en « voisinages », chacun partageant au moins une portion de ses frontières avec un ou plusieurs autres. Les voisinages, appelés « **groupes de voisins** » dans ce travail, sont séparés d'autres groupes par des zones non propices à leur installation telles que routes, habitations ou zones de forêt exploitée, pauvres en ressources.

Au sein d'un groupe de voisins, chacun des mâles du groupe peut chanter dans deux contextes clairement différenciables : « **en solo** » ou **seul**, lorsque un mâle chante pendant que les autres mâles restent silencieux ou bien, **en interaction** lorsqu'un individu alterne ses chants avec les chants d'un ou de plusieurs voisins. Dans les deux contextes, tous les membres du groupe sont potentiellement capables d'entendre les chants émis et d'extraire des informations sur le ou les émetteurs des chants. Le groupe de voisins peut donc être considéré comme un **réseau de communications acoustiques** dans lequel chaque membre est à la fois émetteur et récepteur, capable d'extraire des informations de façon directe à partir de ses propres interactions mais aussi de façon indirecte à partir des interactions entre ses voisins.

Voisins, Non-voisins et Etrangers

Les mâles possédant des territoires adjacents seront appelés « **Voisins** » dans le présent travail.

Les individus appartenant à des groupes différents et éloignés d'au moins 2km, seront appelés « **Etrangers** ».

Les individus appartenant à des groupes différents mais localisés dans une même parcelle de forêt à moins de 1km de distance seront appelés « **Non-voisins** ». Cette distinction entre non-voisins et étrangers a été faite car il n'est pas complètement certain que les non-voisins aient été complètement isolés acoustiquement les uns des autres tout au long de leur vie.

2.3. Les 3 périodes de la saison de reproduction

L'observation détaillée du comportement des troglodytes dans leur habitat naturel et le suivi constant des individus de plusieurs groupes tout au long de la saison de reproduction et durant plusieurs années consécutives, nous a permis de diviser la saison de reproduction en trois périodes distinctes pouvant correspondre à des contraintes sociales et physiologiques différentes pour les individus et pouvant entraîner, par conséquent, des changements importants dans la dynamique des échanges acoustiques entre voisins.

- **Début de saison** : La première période, comprise entre le début février et le début avril a été considérée comme le début de la saison de reproduction. Elle correspond à l'installation dans le territoire, l'arrivée de la femelle et la construction du nid avant la première nichée. Durant cette période, les frontières des territoires ne sont pas encore bien délimitées et les intrusions des mâles résidents voisins cherchant à agrandir leur territoire ou de jeunes mâles « flottants » cherchant à s'installer dans un territoire inoccupé sont fréquentes. A cette période, il est courant de trouver plusieurs mâles sur un même territoire ayant des interactions acoustiques à moins de 5 mètres de distance, et allant même jusqu'à des agressions physiques directes et des poursuites. A ce moment de la saison les couples se forment et le mâle et la femelle peuvent être observés se déplaçant ensemble à l'intérieur des territoires en émettant des

cris de contact et d'alarme. Les mâles ont également pu être observés transportant dans le bec du matériel de construction. Durant cette période, les sous bois sont encore dépourvus de feuilles.

- **Mi-saison** : La deuxième période, comprise entre le début avril et le début juin, a été considérée comme le milieu de la saison de reproduction. Elle correspond à la couvée et au nourrissage de la première nichée (une nichée de substitution est possible lorsque le nid est détruit par un prédateur). A cette période, la femelle assure seule la couvaison et le mâle, assure le nourrissage de la femelle. Les couples ne sont plus observés ensemble et les femelles sont pratiquement impossibles à repérer. A ce moment, les frontières des territoires sont stables et les intrusions de voisins n'ont lieu que très rarement. C'est une période d'intense activité vocale, les interactions acoustiques entre voisins sont très fréquentes mais les individus en interaction ne sont plus observés à moins de 10 mètres de distance les uns des autres. Les feuilles poussent et les sous-bois deviennent denses.
- **Fin de saison** : La troisième période, comprise entre le début juin et le début août, a été considérée comme la fin de la saison de reproduction. Elle correspond à l'émancipation des jeunes pour les nichées précoces et à la sortie des jeunes du nid pour les nichées tardives. Durant cette période, les mâles ont pu être observés en compagnie de la femelle et de 3 à 4 jeunes, se déplaçant ensemble en émettant des cris de contact. Des jeunes mâles ont pu être observés émettant des chants en interaction avec leur père. A ce moment, les frontières des territoires deviennent à nouveau plus fluctuantes avec de nouveaux individus qui commencent à chanter en périphérie des groupes. Le feuillage des sous-bois est dense.

Les mâles semblent demeurer à proximité de leur territoire de reproduction tout au long de l'année et, jusqu'en octobre, des réponses territoriales ont pu être provoquées par la diffusion de chants de l'espèce à l'aide d'un haut-parleur.

2.4. Sites et sujets

Cette étude a été menée pendant les saisons de reproduction 2008 à 2011, de février à juillet. Plusieurs groupes composés de 3 à 7 mâles voisins ont été repérés autour du campus de l'Université Paris Sud, à Orsay. Cinq de ces groupes de voisins ont été suivis entre 2 et 4 années consécutives (figure 2.2).

Pour chacun des groupes suivis, les limites du territoire de chaque mâle résidant ont été estimées à partir de nombreuses observations visuelles détaillées des mouvements et des postes de chant des mâles à différents moments de la journée. Des coordonnées GPS (Garmin GPSMAP 76S) ont servi à établir le plan des territoires sur plusieurs années.

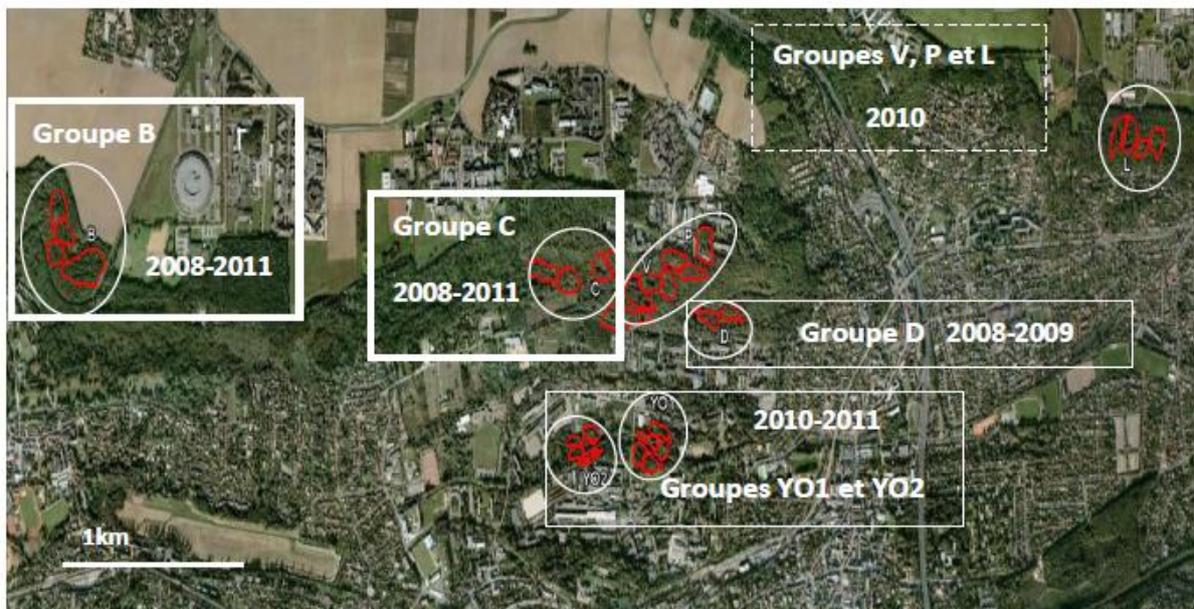


Figure 2.2. Site d'étude autour du campus de l'Université Paris Sud, Orsay, France. Les territoires sont entourés d'une ligne rouge, les groupes de voisins sont entourés d'une ellipse blanche. Les rectangles indiquent les années durant lesquelles les groupes ont été suivis ainsi que le code qui leur a été attribué. Les groupes suivis pendant 4 années consécutives sont marqués par des lignes plus épaisses que les groupes suivis durant 2 années. Trois groupes n'ont été suivis que durant l'année 2010. L'emplacement des territoires sont ceux de l'année 2010.

2.5. Capture, baguage et prélèvement d'échantillons biologiques

Les captures ont été réalisées entre les mois de juin et juillet 2008 à 2010, une fois terminées les expériences de diffusion de signaux de la saison en cours.

Des captures visant à assurer la capture du mâle résident et de ses jeunes ont été réalisées à l'aide de filets (Ecotone Mist Net 716, maille : 16mm, 2,5m de hauteur x 3m ou 6m de longueur) posés à l'intérieur de chaque territoire connu et suivi pendant la saison en cours. Pour attirer les individus vers les filets, nous avons diffusé des chants territoriaux de l'espèce avec un haut-parleur Megavox Pro mega-6000 (10-W, réponse en fréquence : 400 Hz – 10 kHz, $\pm 3\text{dB}$) relié à un magnétophone numérique Roland Edirol R-09, jouant des séries de chants, diffusés suivant le rythme naturel de l'espèce (6 chants par minute).

Chaque individu capturé a été équipé d'une bague plastique de couleur sur chaque patte avec un code de couleurs propre, de façon à pouvoir ensuite identifier les individus avec des jumelles sur le terrain. Certains individus ont également été équipés d'une bague en aluminium du Muséum d'Histoire Naturelle, lors de captures en collaboration avec Jean Pierre Moussus, bagueur du CRBPO.

Les oiseaux capturés ont également été l'objet d'un prélèvement de sang ou de plumes pour de postérieures analyses génétiques de parenté. Les échantillons de plumes ont été conservés dans des sacs plastiques « ziplock » et les échantillons de sang ont été conservés dans des tubes eppendorf contenant 50 μl d'EDTA. Les échantillons prélevés sur place ont été ramenés au laboratoire dans l'heure suivante pour être conservés à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Les analyses n'ont pas été réalisées dans cette étude car le nombre d'échantillons est encore faible (18 individus).

2.6. Enregistrement des chants

2.6.1. Enregistrements ciblés

Durant la saison de reproduction des années 2008-2010, au sein d'un groupe donné, des enregistrements ciblés des chants territoriaux de chaque mâle voisin ont été réalisés dans le but d'établir le répertoire de chacun des individus du groupe. Huit groupes ont ainsi été enregistrés, dont 5 suivis sur 2 années consécutives minimum (figure 2.2).

Les enregistrements ont été effectués entre 5h et 13h tout au long de la saison de reproduction, avec un magnétophone numérique Marantz PMD690 (fréquence d'échantillonnage : 44,1 kHz) ou Nagra-LB (fréquence d'échantillonnage : 44,1 kHz), reliés à un Micro canon Sennheiser ME67 ou ME70 (réponse en fréquence : 40-20000 Hz).

2.6.2. Enregistrements continus

2.6.2.1. Interactions entre voisins

Des enregistrements continus (d'une durée moyenne de 3 heures et commençant 30 minutes avant le lever du soleil) et simultanés sur 3 mâles détenant des territoires adjacents ont été réalisés dans un des groupes étudié (Groupe B) par deux personnes à l'aide de 2 magnétophones numériques Roland Edirol R09 (fréquence d'échantillonnage : 44100Hz), reliés à des microphones unidirectionnels Roland Edirol CS-15. Ces enregistrements ont eu lieu les 15, 16 et 19 mai et les 24, 25 et 29 juin 2009. Les deux personnes étaient postées à deux endroits différents et entre deux territoires et les enregistrements étaient démarrés simultanément pour permettre la synchronisation des enregistrements lors de l'analyse. Après chaque chant enregistré, l'identité et si possible la position de l'oiseau émetteur était dictée sur la bande.

2.6.2.2. Rythmes journaliers de chant

Une autre série d'enregistrements continus visant à déterminer les rythmes journaliers d'émission de chants a été réalisée sur plusieurs groupes en avril et juin 2010 et 2011. Un dispositif automatique d'enregistrement SongMeter SM2 (Wildlife Acoustics, Inc., fréquence d'échantillonnage : 32000 Hz) réglé pour enregistrer en continu, en commençant une heure avant le lever du soleil et terminant une heure après le coucher du soleil, a été fixé à un arbre pendant 3 jours pour chaque groupe. Le dispositif était positionné à la conjonction de 3 territoires pour maximiser le nombre d'individus enregistrés.

2.6.2.3. Localisation des émetteurs (triangulation)

Un troisième type d'enregistrements continus et simultanés utilisant un réseau de 6 microphones a été mis en place en mai et juin 2010 sur 3 groupes de voisins. Quatre périodes d'enregistrement continus et simultanés de 2h30 ont été réalisés, entre 7h30 et 10h. Cette expérience, basée sur le principe de la triangulation, est expliquée plus en détail dans le paragraphe 2.14 (Triangulation).

2.7. Préparation des chants enregistrés

Tous les enregistrements ont été transférés sur ordinateur et analysés à l'aide du logiciel Avisoft SAS-Lab pro v.5.1. (Specht, 2004). Pour les analyses acoustiques et les expériences de diffusion, seuls les chants ayant un bon rapport signal/bruit ont été utilisés. Ces chants ont été filtrés pour éliminer les sons situés en dehors de la bande de fréquence utilisée par les troglodytes (filtre passe-bande entre 3000 et 9000 Hz) avec le logiciel Avisoft SAS-Lab pro v.5.1. (Specht, 2004).

2.7.1. Terminologie

Une terminologie permettant de décrire la syntaxe des chants a été mise en place pour cette espèce :

Syllabe : trace ininterrompue sur le spectrogramme ou ensemble de 2 ou 3 traces toujours trouvées associées et jamais trouvées dans une autre configuration.

Séquence : enchaînement de syllabes, répétées ou différentes

Motif : courte séquence de quelques syllabes retrouvées associées dans le même ordre plusieurs fois dans un même chant, ou dans les types de chant d'un même répertoire.

Type de chant : Séquences discrètes à syntaxe fixe d'au moins 10 syllabes ; appartiennent au même type les chants ayant la même syntaxe (ordre d'enchaînement temporel). Pour définir les différents types de chant, ont été prises en compte les 10 premières syllabes différentes, à partir de la première syllabe répétée rencontrée. Nous n'avons pas tenu

compte des 3 à 5 syllabes courtes introductoires chantées doucement (comme elles ne sont pas toutes visibles dans tous les enregistrements, nous n'avons pas la certitude de leur identité). Lorsque 2 syllabes ou plus différaient dans la séquence, les types de chant étaient considérés comme différents.

2.7.2. Etiquetage des types de chant

Tous les chants enregistrés ont été étiquetés avec le code alphanumérique suivant permettant d'identifier l'origine et l'identité du chant analysé:

M#m	M : Lettre majuscule correspondant à la localité (groupe) # : Numéro correspondant au mâle émetteur du chant m : Lettre minuscule correspondant au type de chant
-----	--

Ces étiquettes et les temps de début et fin des chants étiquetés ont été exportés et utilisés pour analyser l'organisation temporelle des séries de chant.

2.8. Analyse acoustique

Pour toutes les mesures acoustiques, le logiciel Avisoft SAS-Lab Pro (v.5.1.) a été utilisé. Les mesures ont été effectuées par spectrogramme (Taille de la FFT : 1024 ; fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz ; Fenêtre : Hamming, overlap : 87%), spectre et oscillogramme.

2.8.1. Paramètres mesurés

Les **paramètres temporels** ont été mesurés sur l'oscillogramme des chants. Les paramètres mesurés sont la **durée des syllabes** et la **durée des silences** entre syllabes.

A partir de ces mesures les paramètres suivants ont été calculés :

La durée totale des chants.

Le tempo: nombre de syllabes par seconde donné en Hz, calculé pour les chants entiers comme le nombre de syllabes dans le chant / la durée du chant ; et calculé pour les trilles comme 1/durée moyenne des cycles syllabe+silence.

Le rythme : rapport son/silence à l'intérieur des séquences, calculé comme la durée moyenne des syllabes / la durée moyenne des silences de la séquence.

Les **paramètres fréquentiels** ont été mesurés sur le spectre linéaire moyen des chants. Ont été mesurés les paramètres suivants :

Fréquence pic : Fréquence à laquelle se trouve le maximum d'amplitude (peakFreq).

Quartiles : Valeurs de fréquence en dessous desquelles se trouvent le 25% (Q25), 50% (Q50) et 75% (Q75) de l'énergie totale.

2.8.2. Codage individuel

2.8.2.1. Estimation de la variation intra- et inter- individuelle des chants

Les coefficients de variation de chacun des paramètres temporels et fréquentiels entre des chants produits par un même individu (CV_w) et entre des chants produits par différents individus (CV_b) ont été calculés à partir de l'équation suivante (Sherrer, 1984 ; Sokal & Rohlf, 1995) :

$$CV = 100(1 + (1/4n))(SD/X_{moy})$$

SD : déviation standard
X_{moy} : moyenne de l'échantillon
n : taille de l'échantillon

Le **Potentiel de Codage Individuel (PIC)** a ensuite été calculé pour chaque paramètre avec la formule suivante (Scherrer, 1984; Sokal & Rohlf, 1995):

$$PIC = CV_b / \text{mean}CV_w$$

où meanCV_w = moyenne des CV_w de tous les individus considérés

Pour un paramètre donné, une valeur de PIC supérieure à 2, indique que ce paramètre peut potentiellement être utilisé pour le codage de l'information individuelle car sa variabilité inter-individuelle est au moins 2 fois supérieure à sa variabilité intra-individuelle (Robisson et al., 1993).

2.8.2.2. Analyse multiparamétrique du codage individuel : DFA

Pour explorer un possible codage multiparamétrique de l'information individuelle, une analyse discriminante (DFA) sur les mesures des paramètres temporels et fréquentiels mesurés sur les trilles a été réalisée avec le logiciel Statistica v.6.0. (StatSoft, Inc 2001). Plus de détails seront donnés dans le chapitre 3.4.

2.9. Similarité des répertoires : Coefficient de partage

Afin de quantifier le partage de syllabes et le partage de types de chant entre 2 individus ou entre deux années différentes pour le même individu, la composition des répertoires de syllabes et des répertoires de types de chant de ces individus ont été comparés à l'aide d'un coefficient de similarité de répertoires (RS) donné par l'équation suivante (Hultsch and Todt, 1989):

$$RS = 2(R_1 \cap R_2) / (R_1 \cup R_2); \quad \text{où } R_1 \text{ et } R_2 = \text{répertoire des individus 1 et 2, respectivement}$$

Les valeurs de RS varient entre, 0 pour des répertoires complètement différents, et 1 pour des répertoires identiques.

2.10. Analyse des séries temporelles

2.10.1. Dynamique des interactions (enregistrements continus)

Pour les enregistrements continus, tous les chants de tous les individus ont été identifiés et étiquetés avec leur code M#m. Les temps absolus de début et fin de chaque chant ont été extraits et utilisés pour calculer la **durée du chant (song)** et la durée de l'**intervalle inter-chant (ISI)**, défini comme le temps (en secondes) écoulé entre la fin d'un chant et le

début du chant suivant. Ainsi, pour le groupe entier, les intervalles inter-chants (ISIgroupe) étaient calculés entre chants consécutifs de plusieurs individus. Pour chaque individu, les intervalles inter-chants (ISI individuel) étaient calculés entre chants consécutifs produits par celui-ci.

2.10.2. Analyse de séquences

L'analyse de séquences a été réalisée à l'aide d'un programme MatLab remis au point par Chloé Huetz à partir d'une version antérieure de Kathia Lehongre (Lehongre et al. 2008). Le programme détecte toutes les possibles séquences d'un nombre donné d'évènements successifs présents dans une série de données, et retourne l'ordre et le nombre d'occurrences de chaque séquence dans la série. Il compare de la même manière différentes séries de données entre elles. Cette analyse permet de quantifier la similarité des séquences des types de chant d'un même individu, au niveau de l'enchaînement des syllabes, et permet d'identifier des motifs communs.

2.11. Expériences de diffusion non interactive

Des expériences de diffusion simulant des intrusions territoriales ont été réalisées sur les mâles résidents pour déterminer la valeur réactogène des différents signaux diffusés.

2.11.1. Protocole de diffusion

Les expériences de diffusion ont été réalisées entre 8h30 et 13h, heures de haute activité vocale mais vers la fin du pic d'activité, ce qui permettait de tester chaque mâle individuellement et d'obtenir la réponse du mâle testé uniquement, sans interférences des voisins.

Les différents signaux ont été diffusés avec un haut-parleur Megavox Pro mega-6000 (10-W, réponse en fréquence : 400 Hz – 10 kHz \pm 3dB) à une intensité correspondant à l'intensité de chant naturelle du troglodyte (90-93dB mesurée à 1m avec un sonomètre Brüel & Kjaer 2235 en échelle linéaire). Le haut-parleur était posé au sol, à l'intérieur du territoire

du sujet testé, à moins de 10 mètres de la frontière du territoire. Le haut-parleur était relié à un magnétophone numérique Marantz PMD 660 par un câble de 10 mètres. L'expérimentateur était placé 10 mètres derrière le haut parleur, proche de la frontière. Pour chaque expérience de diffusion, les différentes catégories de signaux ont été diffusées le même jour à chaque sujet, dans un ordre aléatoire avec une pause de 5 minutes au moins entre deux diffusions. La diffusion commençait quand le mâle était localisé à une distance entre 15 et 20 mètres du haut-parleur et après l'avoir entendu chanter. La diffusion se faisait uniquement si les voisins étaient silencieux, afin que la réponse obtenue ne puisse pas être attribuée à un stimulus autre que le signal diffusé. Un seul individu par groupe a été testé dans un même jour, pour éviter des phénomènes d'habituation ou exacerbation de la réponse des mâles du groupe.

Chaque individu a été testé de la même manière et si possible avec la même localisation du haut-parleur à 3 périodes différentes pendant les saisons 2010 et 2011 : début de saison (05mars-02avril), mi-saison (06mai-20mai) et fin de saison (22juin-08juillet), en laissant au moins 1 mois d'intervalle entre deux répétitions des expériences de diffusion. Les chants préparés pour chaque diffusion étaient enregistrés quelques jours auparavant pour éviter de possibles effets de la saison dans la structure des chants pouvant influencer les réponses à une période donnée.

2.11.2. Signaux diffusés

La préparation des signaux pour diffusion a été réalisée à l'aide du logiciel Avisoft SAS-Lab v.5.1. (Specht, 2004). Seuls des chants avec un bon rapport signal/bruit et sans superposition de chant d'autres mâles ni d'autres espèces ont été utilisés pour toutes les expériences de diffusion. Les chants ont été filtrés avec un filtre passe-bande de 3000 à 9000 Hz correspondant à la bande de fréquence de l'espèce, et leur amplitude a été normalisée à 90%. Chaque signal diffusé était composé de 2 répétitions d'un même chant séparées par 6 secondes de silence, correspondant au rythme naturel de chant de l'espèce. Chaque individu a été testé avec un set de signaux unique de manière à ce que chaque signal préparé ne soit entendu dans le groupe qu'une seule fois, pour éviter le phénomène de pseudo-réplication (McGreggor et al., 1992) mais aussi pour prévenir les effets d'une possible habituation de la part des individus testés et de leurs voisins.

Les troglodytes mâles chantent chacun de leurs types de chant soit en version courte de 3 à 4,5 secondes, soit en version longue de 5 à 7 secondes de durée. Les 2 versions coexistent dans le répertoire des mâles, la version longue de chaque type de chant ayant

exactement la même syntaxe que la version courte mais contenant en plus dans sa partie finale une nouvelle séquence de 2 à 3 secondes de durée, ajoutée à la fin à la manière d'un suffixe (appelée ici « séquence suffixe »).

2.11.2.1. Discrimination Voisin / Etranger

Afin de tester la capacité des mâles à discriminer le chant d'un voisin (familier) du chant d'un mâle étranger (non familier), le chant d'un mâle voisin établi dans un territoire adjacent à celui du sujet et celui d'un individu appartenant à un groupe éloigné d'au moins 2km, ont été diffusés au sujet. La diffusion des deux signaux a été effectuée du côté de la frontière commune entre les territoires du sujet et de son voisin adjacent. Les chants utilisés pour cette expérience avaient une durée entre 3 et 4 secondes (moyenne \pm SD = 3.8 ± 0.6), durée naturelle des chants et aucune modification n'a été effectuée sur leur structure. Les deux chants diffusés à chaque sujet étaient de durée similaire.

2.11.2.2. Chant court/chant long

Afin de tester l'effet de la durée du chant sur la réponse territoriale des mâles, une version courte (entre 3 et 4 secondes, sans séquence suffixe) et une version longue (entre 5 et 6 secondes, avec la séquence suffixe) du même type de chant voisin chanté par un mâle occupant un territoire adjacent à celui du sujet, ont été diffusés.

2.11.3. Mesures de la réponse territoriale

Chaque test a été enregistré à l'aide d'un magnétophone numérique Roland Edirol R-09 (fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz) pendant que le sujet était suivi continuellement avec des jumelles par l'expérimentateur. Les différents comportements observés étaient dictés sur l'enregistrement afin de ne pas perdre de vue le sujet. Ainsi les comportements et la réponse chantée du sujet étaient disponibles sur le même fichier son. Les mesures du temps d'occurrence de chaque comportement décrit ont été réalisées sur les enregistrements à l'aide du logiciel Statistica v.5.1. (Specht, 2004).

Le troglodyte a un comportement territorial très marqué et répond très fortement à toute intrusion dans son territoire. L'intensité de sa réponse territoriale pourrait masquer des différences subtiles et rendre plus difficile la mise en évidence de différences

comportementales à la diffusion des différents stimuli. C'est pourquoi nous avons choisi de tenir compte uniquement des comportements décrivant la réponse immédiate du sujet à la diffusion. Pour chaque test, la réponse du sujet a été mesurée pendant 60 secondes à partir du début de la diffusion du signal. Les comportements mesurés ont été:

- **Latence au premier chant (Lat1ch)** : période de temps en secondes écoulée entre le début du chant diffusé et le début du premier chant du sujet testé.

- **Nombre de chants (Nch)** : nombre de chants émis par le sujet testé pendant les **60 secondes** suivant le début de la diffusion.

- **Nombre de postes (Npost)** : nombre de postes utilisés par le sujet à partir du premier mouvement d'approche pendant les **60 secondes** suivant le début de la diffusion. Un nouveau poste était compté lors d'un changement de distance (vol d'approche ou d'éloignement) ou des changements de hauteur à une même distance.

- **Temps passé à moins de 10m (T<10m)** : temps total en secondes passé par le sujet dans un rayon de moins de 10 mètres autour du haut-parleur pendant les **30 secondes** suivant le début de la diffusion.

Lorsque le sujet ne chantait pas pendant les 60 secondes du test, la valeur maximale (60s) de latence au premier chant lui était assignée.

Si la réponse ne comportait pas d'approche par rapport à la position initiale du sujet (le sujet restait à plus de 15m sans changer de position), la valeur de nombre de postes était 0.

2.11.4. Calcul d'un score comportemental

Pour chaque expérience de diffusion, une Analyse en Composantes Principales (ACP) des différentes mesures de réponse a été réalisée afin de créer des scores de réponse composites tenant compte de toutes les réponses comportementales mesurées. Ces réponses comportementales étant susceptibles d'être corrélées, une telle analyse permet d'obtenir un seul score par individu testé et par signal, représentatif de la force de la réponse et prenant en compte toutes les variables mesurées (McGregor, 1992). Pour une expérience donnée, toutes les variables mesurées sur l'ensemble des sujets testés et sur l'ensemble des catégories de signaux diffusés étaient incluses dans l'ACP. Comme les variables mesurées avaient des ordres de valeurs variés, l'ACP a été réalisée à partir de la matrice de corrélations et non de la matrice de covariance entre les variables mesurées.

Le premier axe principal est celui qui explique le maximum de la variance observée dans les réponses. Les valeurs de réponse obtenues pour la première composante principale

correspondent à des scores composites prenant en compte la majorité de la variance observée dans les réponses pour l'ensemble des variables comportementales mesurées. Les scores de la première composante principale (PC1) ont été utilisés pour l'analyse des expériences de diffusion non interactive.

2.12. Expériences de diffusion interactive

Afin d'explorer l'organisation temporelle des interactions acoustiques chez le troglodyte, des expériences de diffusion interactive ont été menées pendant les mois d'avril à juin 2010 et 2011. Durant ces expériences, des séries de chant ont été diffusées au sujet en alternance avec ses propres chants.

2.12.1. Signaux diffusés

Afin d'éviter le phénomène de pseudo-réplication (McGregor et al. 1992), plusieurs exemplaires des différentes catégories de signaux diffusés ont été utilisés pour chaque traitement et chaque sujet a été testé avec un seul traitement.

Avant la diffusion, le sujet était enregistré chantant en solo une série d'au moins 5 chants (pré-diffusion). Si le sujet continuait à chanter après la fin de la période de diffusion, celui-ci était enregistré jusqu'à la fin de sa série de chants (post-diffusion).

Chaque signal diffusé était composé d'un chant de 4 secondes, diffusé en réponse à chaque chant du sujet testé selon 2 traitements:

- **Série alternée** : Un chant court (4 secondes) était diffusé immédiatement après la fin de chaque chant émis par le sujet.

- **Série « overlap »** : Un chant court (4 secondes) était diffusé immédiatement après le début de chaque chant émis par le sujet.

Dans les deux traitements, l'expérience continuait jusqu'à ce que les mâles ne répondent plus, ou jusqu'à un maximum de 30 chants échangés.

2.12.2. Protocole de diffusion

Les différentes séries ont été diffusées avec un haut-parleur Megavox Pro mega-6000 (10-W, réponse en fréquence : 400 Hz – 10 kHz, ± 3 dB) à une intensité correspondant à l'intensité de chant naturelle du troglodyte (90-93dB mesurée à 1m avec un sonomètre Brüel & Kjaer 2235 en échelle linéaire). Le haut-parleur était posé au sol, à l'intérieur du territoire du sujet testé et relié à un magnétophone numérique Edirol R-09 par un câble de 10 mètres. L'expérimentateur actionnait manuellement la diffusion de chaque chant de la série. La réponse chantée du sujet ainsi que les chants diffusés ont été enregistrés avec un magnétophone numérique Marantz PMD 660 (fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz) relié à un Micro canon Sennheiser ME67. Les informations sur le comportement d'approche, postures, changement de poste, survol et hauteur du sujet étaient dictées sur l'enregistrement par l'expérimentateur.

2.12.3. Analyse des séries

Les enregistrements des tests ont été transférés sur ordinateur et analysés à l'aide du logiciel Avisoft SAS-Lab Pro v.5.1. (Specht 2004). Chaque série de diffusion interactive comportait entre 15 et 30 chants diffusés en interaction acoustique avec le sujet. L'expérience commençait avec un chant du sujet, dont le temps de début a été pris comme référence (t_0). Le temps écoulé jusqu'au début de chaque nouveau chant émis par le sujet en interaction avec la diffusion a été mesuré (t_1 , t_2 , t_3 , etc...). Les mêmes paramètres ont été calculés pour les périodes pré- et post- diffusion.

2.13. Propagation des chants en milieu fermé

2.13.1. Préparation des signaux :

Un chant d'une durée de 6,5 secondes avec un bon rapport signal/bruit et sans interférences d'autres espèces, a été sélectionné parmi les enregistrements ciblés. Il a été filtré (filtre passe-bande : 3000-9000 Hz) et son amplitude maximisée à 90%. Une série constituée de ce chant répété 10 fois avec des silences inter-chant de 8 secondes a été préparée. Un signal en « chevron » a été inséré au début de la séquence, séparé du premier chant par un silence de 8 secondes afin d'avoir un repère permettant de retrouver le début de la diffusion lors des analyses ultérieures.

2.13.2. Procédure de diffusion :

La série de signaux préparée a été diffusée par vent faible dans une parcelle de forêt représentant l'habitat typique des troglodytes. A l'aide d'un magnétophone numérique Marantz PMD 660 connecté à un haut-parleur Megavox Pro mega-6000 (10-W, réponse en fréquence : 400 Hz – 10 kHz, ± 3 dB) à une intensité correspondant à l'intensité de chant naturelle du troglodyte (90-93dB mesurée à 1 mètre avec un sonomètre Brüel & Kjaer 2235 en échelle linéaire, réponse lente, échelle : 50-100dB).

Le signal diffusé a été réenregistré à différentes distances du haut parleur à l'aide d'un magnétophone numérique Marantz 660 (fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz), relié à un microphone omnidirectionnel Sennheiser ME 62. Le haut-parleur était posé au sol et le micro était maintenu à 50 cm du sol.

Les distances de réenregistrement ont été les suivantes : 1 m (témoin = signal non-propagé), 4m, 8m, 16m, 32m, 64m, et 128m. A chacune de ces distances, des mesures d'intensité du signal propagé ont été prises au moyen d'un décibelmètre Brüel & Kjaer 2235 (échelle linéaire, mode de réponse lent, échelle : 50-100dB)

Pour établir l'effet de la densification du milieu fermé par l'apparition des feuilles sur la dégradation du chant du troglodyte lors de sa propagation, la même procédure a été réalisée à deux périodes différentes de la saison de reproduction :

- **Début de saison** (06 avril) lorsque les sous-bois étaient encore dépourvus de feuilles (milieu fermé moins dense, «F- »).

- **Fin de saison** (30 juin) lorsque les feuilles s'étaient développé (milieu fermé plus dense, « F+ »).

2.13.3. Analyse

Les séquences enregistrées après propagation ont été transférées sur ordinateur et filtrées pour enlever le bruit de fond et les chants d'autres espèces (filtre passe-bande : 3000-9000 Hz) à l'aide du logiciel Avisoft SAS-Lab Pro v.5.1 (Specht, 2004).

Le même logiciel a été utilisé pour calculer le spectre linéaire, l'enveloppe et le spectrogramme de chaque exemplaire de la séquence propagée (285600 points pour l'enveloppe, 262245 points pour le spectre de la période F- ; 285000 points pour le spectrogramme, l'enveloppe et le spectre de la période F+).

Pour chaque distance, le spectre moyen et l'enveloppe moyenne de 7 exemplaires propagés ont été calculés avec le logiciel Statistica v.6. (StatSoft, Inc. 2001). Les spectres et enveloppes moyens obtenus pour chaque distance de 4m à 128m (signaux propagés) ont été comparés au spectre et enveloppe moyens obtenus pour 1m (signal non propagé) à l'aide d'une corrélation de Pearson avec le logiciel Statistica v.6. (StatSoft, Inc. 2001).

Pour chaque distance, le spectrogramme moyen a été calculé à l'aide du logiciel Avisoft Correlator v.3.1. (Specht, 2004). Ce même logiciel a servi à réaliser les corrélations entre les spectrogrammes moyens des signaux propagés (4m-128m) avec le spectrogramme moyen du signal non propagé (1m).

2.14. Triangulation : Système de Localisation Acoustique

2.14.1. Principe

Les Systèmes de Localisation Acoustique (ALS pour Acoustic Localization Systems) utilisent des enregistrements simultanés provenant d'un réseau de microphones très précisément localisés dans l'espace. A partir de ces enregistrements, deux mesures peuvent être utilisées pour calculer la localisation de la source sonore enregistrée :

- Les différences de niveau (ou amplitude) entre les enregistrements des différents microphones.
- Les différences entre les délais d'arrivée du son aux différents microphones selon leur position (McGregor et al. 1997 ; Mennill et al. 2006). Cette dernière mesure, appelée « time-difference of-arrival » (TDOA) peut être estimée de deux manières :
 - 1) par cross-corrélation des enveloppes de paires d'enregistrements synchronisés dans le temps; et 2) par algorithmes de type « beamforming ».

La cross-corrélation de deux enregistrements d'un même chant issus de deux micros différents montre un pic qui correspond à la différence de délai d'arrivée du son d'une même source sonore aux positions des deux microphones. La position de la source sonore peut alors être calculée en utilisant le principe de triangulation : La TDOA d'un son, calculée entre chaque paire de microphones restreint la localisation de sa source (l'émetteur) à un hyperboloïde. La position précise de la source peut être déterminée par l'intersection des hyperboloïdes obtenus avec plusieurs paires de microphones.

La méthode utilisée dans notre étude consiste à discrétiser l'espace autour des microphones en le quadrillant et calculer toutes les TDOA théoriques possibles pour chaque cellule de la grille. La localisation d'une source est déterminée alors par la comparaison entre les valeurs théoriques de TDOA et les nouveaux délais obtenus. La position de la source est ensuite assignée à la cellule dont les valeurs théoriques montrent la différence minimum avec les valeurs obtenues. Le système de localisation acoustique a été mis en place avec la participation de Chloé Huetz, ingénieur de recherche au CNPS. Il utilise les enregistrements simultanés obtenus par un réseau de 6 microphones omnidirectionnels connectés à un magnétophone numérique à 6 pistes. Par une simple recherche exhaustive dans l'espace (Hammer & Barrett 2001 ; Huetz & Aubin 2011) au lieu des équations classiques de triangulation et en utilisant la vitesse de propagation du son dans l'air à une température donnée, le système triangule la position de la source sonore en fonction des TDOA aux microphones

2.14.2. Installation des microphones et mesure des distances entre microphones

Des enregistrements simultanés sont effectués par un réseau de 6 microphones omnidirectionnels Sennheiser M62 (réponse en fréquence : 40Hz -20 kHz) disposés en étoile et connectés à un enregistreur 6 pistes Tascam DR-680 (fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz). Le réseau de microphones était situé au centre du groupe de voisins. Les microphones

ont été fixés à des troncs d'arbre, placés à l'horizontale sur une plateforme. Le microphone principal (#1) était situé au centre et les autres étaient disposés en périphérie à une distance de 10 à 25 mètres du centre du réseau. Tous les microphones ont été placés à la même hauteur : 1.5m.

La distance entre chaque paire de microphones a été mesurée de façon précise à l'aide d'un laser-mètre Leica disto D8 (précision de mesure : 1mm ; distance range : 0.05-200m).

2.14.3. Protocole d'enregistrement

Les enregistrements pour les expériences de triangulation ont été réalisés sur 3 groupes de voisins. Sur chaque groupe, des enregistrements continus de 2h30 entre 7h30 et 10h30 du matin ont été réalisés pendant 4 jours, par temps non pluvieux, entre le 26 mai et le 17 juin 2010. La température et le pourcentage d'humidité ont été notés au début et à la fin de chaque session d'enregistrement et pris en compte pour calculer la vitesse de propagation du son.

2.14.4. Analyse des enregistrements

Les enregistrements obtenus ont été transférés sur ordinateur. A l'aide du logiciel Avisoft SAS-Lab Pro v.5.1.13 (Specht, 2004), les chants ont été détectés automatiquement par inter-corrélation (seuil minimum de détection : 0.65 ; passe-bande : 4000-7000Hz ; écart maximum toléré: 2.5s ; FFT : 512 ; Fenêtre : Hamming) à partir de plusieurs modèles de référence contenant 3 répétitions d'une même syllabe présente dans tous les chants du groupe. Pour chaque groupe, 10 spectrogrammes modèles (FFT : 512 ; fenêtre : Hamming, overlap : 87%) ont été préparés à partir de 10 chants de différente qualité (rapport signal/bruit) choisis dans les enregistrements. Une fois le processus de détection automatique terminé, seuls les chants corrélés à au moins 5 des 10 modèles ont été retenus. Ceci a permis de conserver uniquement les chants non superposés à d'autres car la superposition des chants de 2 mâles situés à 2 endroits distincts est susceptible de provoquer des erreurs de localisation.

Les 6 enregistrements simultanés de chaque session d'enregistrement ont été filtrés avec un filtre passe-bande entre 4000 et 7000 Hz afin de filtrer complètement les chants d'autres espèces. Ce filtre éliminait également une partie des fréquences du troglodyte, mais cela n'affectait pas les calculs de TDOA.

2.15. Tests statistiques

Le traitement statistique des données a été effectué avec les logiciels Statistica v.6.0. (StatSoft, Inc, 2001) et StatXact v.3.1. (Cytel 1997).

Afin de tester la normalité des distributions, les échantillons de données ont été soumis préalablement à des tests de Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors et Shapiro-Wilk.

Lorsque les distributions suivaient une loi normale, les données étaient soumises à des tests paramétriques :

- ANOVA à mesures répétées pour tester l'homogénéité des distributions de plus de deux échantillons appariés, suivie de tests post hoc de comparaisons 2 à 2 à l'aide de tests de Tukey HDS et Bonferroni.

- ANOVA à un facteur pour comparer les distributions de plus de deux échantillons non-appariés, suivie de tests post hoc de comparaisons 2 à 2 à l'aide de tests de Tukey HDS et Bonferroni.

Lorsque les distributions ne suivaient pas une loi normale, les données étaient soumises à des tests non-paramétriques :

- ANOVA de Friedman pour tester l'homogénéité des distributions de plus de deux échantillons appariés, suivie de tests de comparaisons 2 à 2 à l'aide du test de Wilcoxon.

- ANOVA de Kruskal-Wallis pour comparer les distributions de plus de deux échantillons non-appariés, suivi de comparaisons 2 à 2 à l'aide de test U de Mann-Whitney.

- Test de Wilcoxon pour tester l'homogénéité des distributions de 2 échantillons appariés.

- Test de Kolmogorov-Smirnov pour tester l'homogénéité des distributions de 2 échantillons non-appariés.

- Test de chi-carré pour tester des différences entre proportions observées vs espérées.

Lorsque les analyses portaient sur des données dans lesquelles chaque individu était inclus plusieurs fois, comme par exemple les calculs faits sur les coefficients de similarité de répertoires (RS), des tests de permutations étaient utilisés (Sokal & Rohlf 1995 ; Mundry 1999).

Les analyses multi variées des données utilisées comme l'analyse discriminante (DFA) et l'analyse en composantes principales (ACP) seront expliquées dans les chapitres correspondants.

3. RESULTATS

3.1. CHAPITRE 1 : Que chantent les mâles Troglodytes ?

3.1. CHAPITRE 1 : Que chantent les mâles troglodytes ?

Une première étape nécessaire à l'étude des communications acoustiques chez une espèce donnée consiste à décrire les signaux émis par les individus ainsi que le rythme d'émission de ces signaux durant la journée et le long de la saison de reproduction.

3.1.1. Rythme journalier de chant

Chez la plupart des Oscines, un pic d'activité vocale est constaté au lever du soleil, appelé « dawn chorus ». Pour plusieurs espèces il a été démontré que ce moment de la journée est important dans l'établissement et le maintien des frontières territoriales entre voisins. Qu'en est-il du rythme journalier de production de chants chez le troglodyte au cours de la saison de reproduction ? Des enregistrements passifs continus de trois jours sur plusieurs localités ont été réalisés, trois fois dans la saison : début avril, mai et juin. En avril et en juin, les enregistrements ont été faits sur les mêmes localités, mais en mai les données proviennent de 3 autres localités. La figure 3.1 représente l'activité vocale moyenne des mâles présents dans les groupes le long de la journée. Les données sont exprimées en % de chants chantés pendant des périodes de 15 minutes depuis 1h15 avant le lever du soleil (aube civile) jusqu'à 18h après le lever du soleil (environ 1h après le coucher du soleil). Les trois courbes montrent un important pic d'activité vocale dans les premières heures de la journée, après lequel l'activité vocale baisse progressivement durant les heures du matin pour arriver à son minimum pendant l'après midi. Un pic plus petit apparaît vers la fin de la journée (entre 14 et 16 heures après le lever du soleil). Au début du mois d'avril, le pic matinal a lieu durant l'heure précédant le lever du soleil, tandis qu'en mai et en juin celui-ci a lieu environ 1 heure après le lever du soleil. Cependant, comme les individus enregistrés à chaque période varient, ce déplacement du pic matinal pourrait être biaisé et doit être vu avec précaution.

Le troglodyte suit la « loi » du chœur matinal constaté chez d'autres espèces : il a un pic important d'activité vocale au début de la journée, compris entre 1 heure avant et 2 heures après lever du soleil.

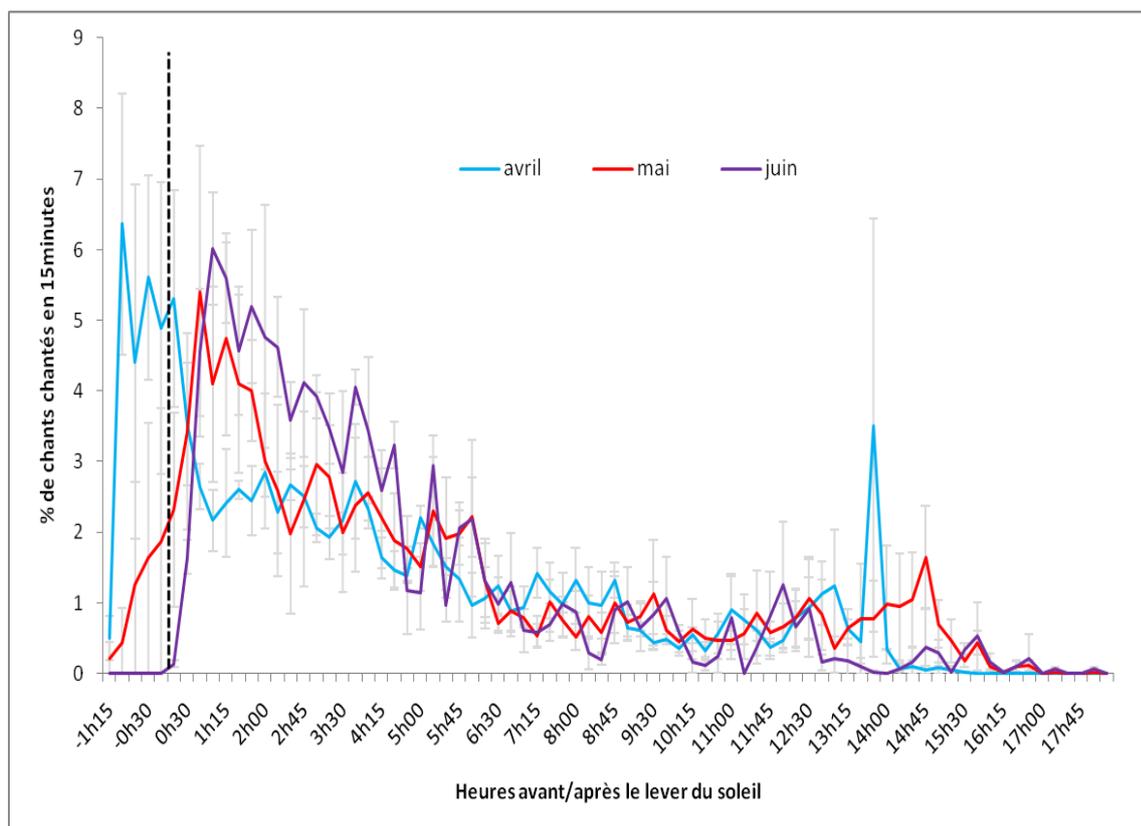


Figure 3.1. Pourcentage moyen ($\pm SE$, 3 groupes x 3jours) des chants chantés durant la journée, par périodes de 15minutes. Le trait en pointillés vertical indique le lever du soleil (aube civile), les valeurs négatives de l'axe x correspondent au temps avant le lever du soleil, les valeurs positives correspondent au temps après le lever du soleil. Chaque courbe correspond à une période de la saison : début (début avril), milieu (mai) et fin (juin).

Enregistrements ciblés									
	année	2008		2009		2010		2011*	
	période	17/04 - 18/04		20/03 - 06/04		03/05 - 21/05		17/03 - 09/05	
Groupe B	Territoire	Mâle	n chants						
	B_5	B15	113	B25	897			B45	307
	B_6	B16	94						
	B_7	B17	82	B27	955			B47	273
	B_8	B18	85						
	B_9	B19	12	B29	787	B29	344		
	B_1			B21	188	B31	431	B41	318
	M_1					M1	320	M11	187
	B_4					B34	331		
	Total groupe		386		2827		1426		1085
	année	2008		2009		2010		2011*	
	période	25/03 - 16/04		20/02 - 24/04		03/05 - 21/05			
Groupe C	Territoire	Mâle	n chants						
	C_1	C1	93	C11	392	C21	415		
	C_2	C2	201	C12	978	C22	355	C32	>300
	C_3	C3	251	C13	456	C23	317	C33	>300
	C_4			C14	72	C14	316	(C14)	40
	C_5					C25	317	C35	>300
	Total groupe		545		1898		1720		>1200
	année	2008		2009		2010			
	période	02/04 - 18/04		16/02 - 06/04		12/04 - 13/05			
Groupe D	Territoire	Mâle	n chants	Mâle	n chants	Mâle	n chants		
	D_1	D1	270	D1	256	(D1)	45		
	D_3	D2	248	(D12)		D22	315		
	D_3	D3	152						
	D_4			D14	213				
	D_5					D25	319		
	Total groupe		670		469		679		
	année	2010		2011					
	période	25/02 - 26/06		22/02 - 24/05					
Groupe YO1	Territoire	Mâle	n chants	Mâle	n chants				
	Y_1	Y1	302	Y11	144				
	Y_2H	Y2H	370	Y12H	568				
	Y_2B	Y2B	442	Y12B	503				
	Y_3	Y3	332	Y13	490				
	Y_3W	Y3W	116	Y13W	572				
	Total groupe		1562		2277				
	année	2010		2011					
	période	25/02 - 26/06		15/02 - 24/05					
Groupe YO2	Territoire	Mâle	n chants	Mâle	n chants				
	Y_5	Y5	296	(Y15)	230				
	Y_6	Y6	247	Y16	467				
	Y_7	Y7	358	Y17	734				
	Y_7W	Y7W	436	Y17W	539				
	Total groupe		1337		1970				
	année	2010							
	période	26/05 - 24/06							
Groupe L	Territoire	Mâle	n chants						
	L_1	L1	325						
	L_2	L2	341						
	L_2W	L2W	331						
	L_3	L3	319						
	Total groupe		1316						
	année	2010							
	période	12/04 - 12/05							
Groupe V	Territoire	Mâle	n chants						
	V_1	V1	373						
	V_2	V2	318						
	V_3	V3	322						
	Total groupe		1013						
	année	2010							
	période	12/04 - 13/05							
Groupe P	Territoire	Mâle	n chants						
	P_1	P1	395						
	P_2	P2	303						
	P_3	P3	319						
	Total groupe		1017						

Tableau 3.1. Nombre d'enregistrements ciblés réalisés pendant la saison de reproduction entre 2008 et 2011 sur les différents territoires dans la zone d'étude. Les mâles bagués retrouvés d'une année sur l'autre sont signalés en rouge et les mâles disparus au début de la saison sont entre parenthèses. Les cases marquées par * signifient que le groupe a été enregistré mais que des contraintes de temps n'ont pas permis de caractériser les répertoires pour l'année en question.

3.1.2. Durée des chants

Pour cette étude, les chants de 10 mâles en 2008, 10 mâles en 2009, 30 mâles en 2010 et 9 mâles en 2011 ont été enregistrés lorsqu'ils chantaient dans leur territoire respectif (tableau 3.1). Au total, 18564 chants ont été visualisés, identifiés et étiquetés. La durée moyenne des chants enregistrés est de 4.3 ± 1.6 secondes (Moy \pm SD ; N=18564).

La durée des chants des localités pour lesquelles des enregistrements avaient été réalisés à plusieurs périodes de la saison (début, milieu, fin) a été explorée. La figure 3.2a) représente la distribution de la durée des chants enregistrés tout au long de la saison pendant les années 2008-2010 dans 5 localités. Les données sont exprimées en nombre de chants par tranche de durée de 0.1 secondes. Les figures 3.2b, 3.2c, et 3.2d représentent respectivement la distribution de la durée des chants enregistrés au début (février-mars), au milieu (avril-mai) et à la fin (juin-juillet) de la saison de reproduction.

Pour l'ensemble de la saison de reproduction, 83.6% des chants ont une durée comprise entre 2,5 secondes et 6,5 secondes (79% en début de saison, 84% en milieu de saison et 85% à la fin). Dans cette tranche de durée, la distribution est tri-modale avec 3 pics observés : deux pics principaux se situent entre 3.5 et 4.8 secondes pour l'un et entre 4.9 et 5.3 secondes pour l'autre et un troisième pic plus faible entre 2.9 et 3.4 secondes. La distribution de la durée des chants varie entre les 3 périodes saisonnières considérées (Figure 3.2b). En début de saison (février-mars), la distribution de la durée des chants montre un seul pic à 3.5-4.5 secondes. Au milieu de la saison (avril-mai), la courbe de distribution devient bimodale avec un nouveau pic à 4.8-5.5 secondes. En fin de saison (juin-juillet), la courbe présente trois pics: un premier à 2.9-3.4 secondes, un deuxième à 4.2-4.8 secondes, et un troisième pic à 5.0-6.0 secondes. Les 2 pics principaux se maintiennent mais les chants semblent devenir plus longs par rapport au milieu de saison.

Ainsi, nous pouvons distinguer 2 catégories de durée de chant utilisées par les mâles pendant toute la saison de reproduction : des « chants courts » de durée ≤ 4.8 secondes (Moy \pm SD = 3.8 ± 0.6 secondes, N=10071) et des « chants longs » de durée > 4.8 secondes (Moy \pm SD = 5.5 ± 0.4 secondes, N=5321). La proportion d'émission des chants courts est de 68% pour la saison entière et reste supérieure à celle des chants longs tout au long de la saison (76% au début, 64% au milieu et 69.8% à la fin de la saison) (figure 3.3 et tableau 3.2.). Cependant, la proportion de chants longs est légèrement mais significativement supérieure (χ^2 , df=1 $p < 0.0001$) au milieu de la saison par rapport au début et à la fin.

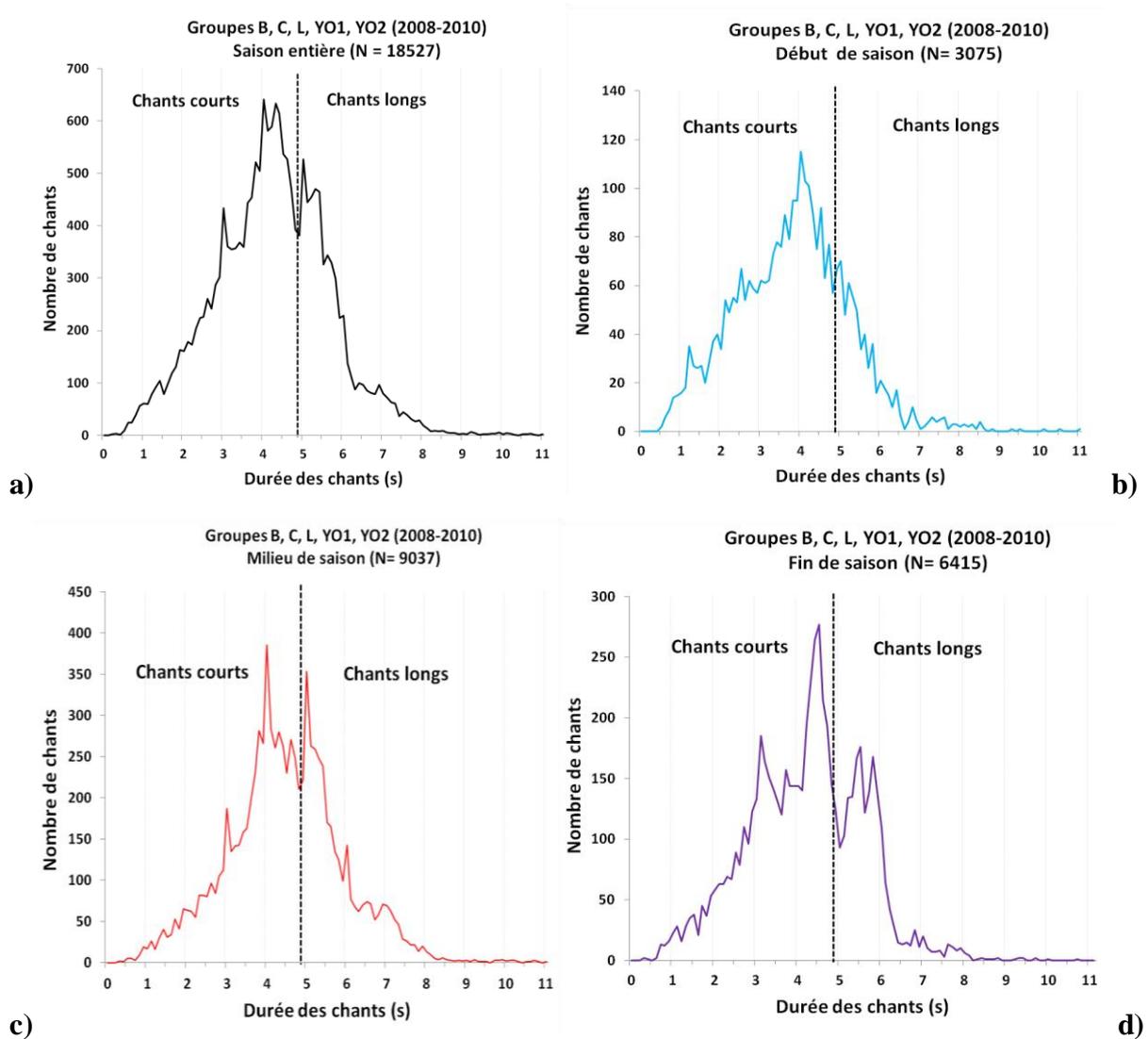
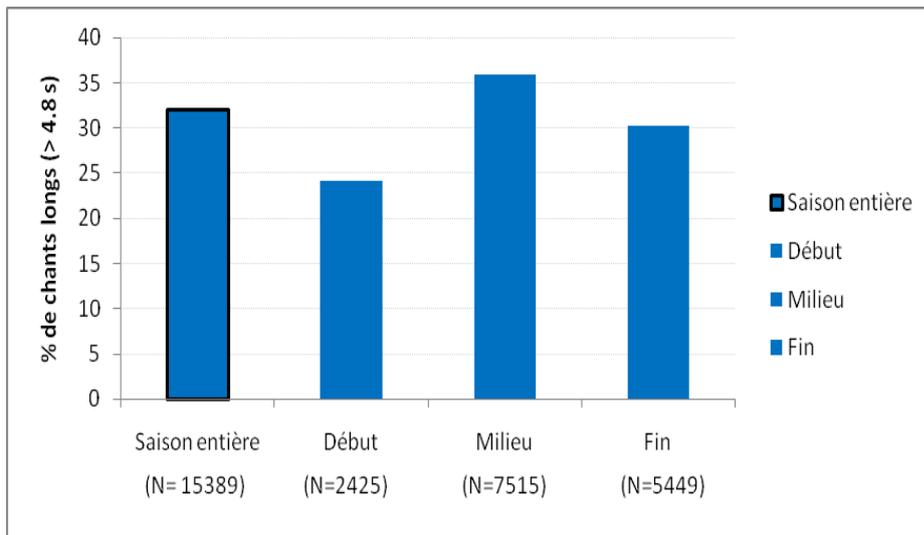


Figure 3.2. Distribution de la durée des chants (nombre de chants par tranches de durée de 0.1s) chantés par les mâles de 5 localités de 2008 à 2010 dans la zone d'étude : a) pendant toute la saison (février-juillet) ; b) pour chacune des périodes : Début (février-mars), Milieu (avril-mai), Fin (juin juillet).



chants entre 2.5-6.5s		% occurrence			
Chants	Durée	Saison entière	Début	Milieu	Fin
courts	≤4.8s	67.98	75.92	64.09	69.81
longs	>4.8s	32.02	24.08	35.91	30.19
Total	%	100	100	100	100
	N	15383	2425	7515	5449

Figure 3.3 et Tableau 3.2. Proportion (en %) de chants courts (≤ 4.8 s) et de chants longs (> 4.8 s) pour toute la saison et pour chaque période (début, milieu et fin). Les chants de durée < 2.5 s ou > 6.5 s n'ont pas été pris en compte pour cette analyse. Les proportions varient significativement entre les différentes périodes de la saison (tests χ^2 $p < 0.0001$).

La durée moyenne des chants du troglodyte est de 4.3 ± 1.6 secondes.

Les troglodytes émettent deux catégories de chants : des chants courts (durée moyenne : 3.8 secondes) et des chants longs (durée moyenne : 5.5 secondes).

La distribution de la durée des chants ainsi que la proportion de chants courts et longs varient le long de la saison :

Les chants courts sont plus nombreux en début de saison. En milieu de saison, la proportion de chants longs augmente et la distribution devient bimodale. En fin de saison, les chants conservent leur distribution bimodale mais semblent devenir globalement plus longs.

3.1.3. Alphabet de syllabes

Les chants du troglodyte alternent des séquences de plusieurs répétitions d'une même syllabe avec des séquences de 2 à 4 syllabes non-répétées (figure 3.4).

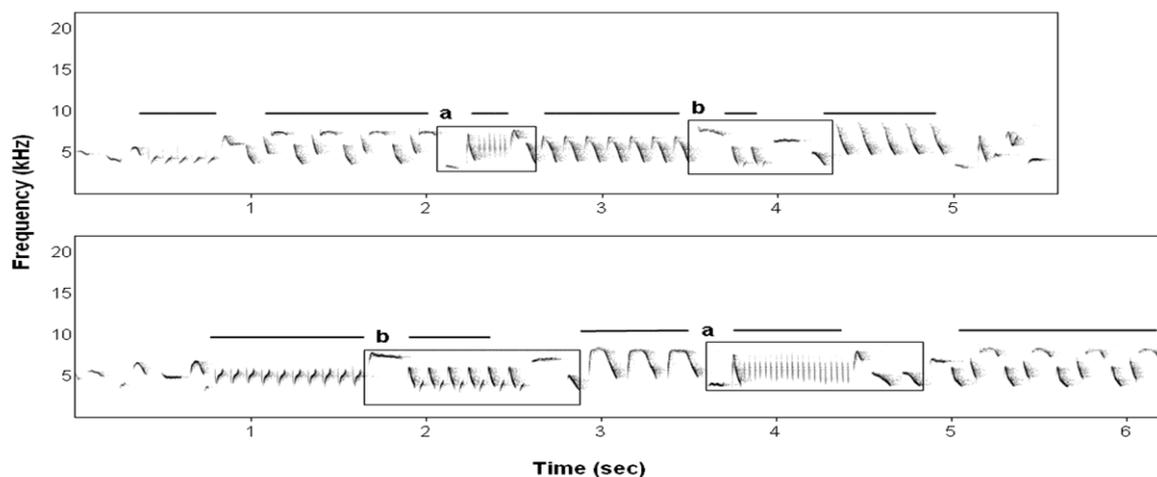


Figure 3.4. Exemple de deux types de chants différents chantés par le même mâle. Les traits horizontaux indiquent des séquences de « syllabes répétées ». Deux motifs (a et b) partagés entre les deux types de chants sont encadrés.

En tant qu'unités sonores de base des chants, les syllabes contenues dans les chants enregistrés chaque année ont été répertoriées pour construire un alphabet général des syllabes émises par les mâles de l'ensemble de la zone d'étude. L'ANNEXE B répertorie la totalité de cet alphabet de syllabes. Les syllabes ont été classifiées visuellement sur la base de leur « forme » (modulation de fréquence et amplitude dans le temps) analysée sur les spectrogrammes (FFT 1024, fenêtre : Hamming, overlap 87.5) et oscillogrammes. Ensuite, un numéro a été assigné à chaque syllabe différente. Au total, 66 types de syllabes différentes ont été identifiés sur les 22197 chants émis par 59 individus étudiés de 2008 à 2011. Une première distinction a été faite, en fonction de l'occurrence des syllabes dans les chants : les syllabes chantées en séquences de répétitions ont été appelées « **syllabes répétées** » et les séquences de syllabes jamais chantées en répétition ont été appelées « **syllabes non-répétées** ». L'alphabet contient donc 32 types de « syllabes répétées » et 34 types de « syllabes non-répétées ». Une deuxième catégorisation des types de syllabes a été réalisée sur la base de leur « forme générale ». Ainsi, 16 catégories de forme ont été établies, 9 pour les

« syllabes répétées » et 7 pour les « syllabes non-répétées ». Il existe également des variations à l'intérieur d'un même type de syllabe. Celles-ci ont été identifiées et marquées d'une lettre minuscule dans l'alphabet. Le tableau 3.3 représente le nombre de types de syllabes appartenant à chaque « **catégorie générale de forme** ».

Répétition	Catégories générales de forme		Types de Syllabes	
	Code	Description	N	Numéro
Syllabes répétées	A	fines en S pointu	3	1, 9, 25
	B	descendantes droites	3	3, 26, 30
	C	rapides	2	4, 5
	D	en arc	2	14, 42
	E	en S arrondi	4	7, 16, 33, 47
	F	en triangle	4	2, 18, 29, 65
	G	montantes courtes	4	19, 24, 32, 62
	H	composées	6	10, 20, 37, 40, 41, 53
	I	courbées	4	8, 11, 12, 15
Syllabes non-répétées	J	en ^	4	27, 31, 39, 49
	K	doubles	10	6, 36, 43, 51, 52, 54, 57, 59, 63, 64
	L	inclinées	3	21, 60, 61
	M	fines	6	34, 45, 46, 48, 56, 69
	N	irrégulières	5	23, 50, 55, 70, 78
	O	courtes	3	72, 73, 77
	P	associées	3	13-12, 27-3, 28-3, 31-3, 50-3
Total répétées	9		32	
Total non-répétées	7		34	
Total	16		66	

Tableau 3.3. Types de syllabes « répétées » et « non-répétées », classifications en « catégories générales de forme », et numéros assignés. Classification réalisée sur la base de 22197 chants de 59 mâles suivis dans la zone d'étude entre 2008 et 2011.

3.1.4. Les répertoires au niveau individuel

Pendant la saison de reproduction, le répertoire individuel de chants de 10 mâles en 2008 et en 2009, de 30 mâles en 2010 et de 9 mâles en 2011 a été exploré à l'aide d'enregistrements ciblés effectués sur chaque mâle lorsqu'il chantait dans son territoire à ses différents postes de chant. Le tableau 3.1 indique le nombre d'enregistrements ciblés effectués sur chaque territoire pendant les 4 saisons de reproduction des années 2008 à 2011.

Les différents types de chant ont été identifiés sur la base de leur composition syllabique (identité des syllabes présentes) et de l'ordre d'enchaînement temporel des différentes syllabes dans la séquence (syntaxe) (figure 3.4). La plus grande variabilité entre

chants quant à l'identité des syllabes et leur syntaxe est observée dans les syllabes du début des chants. De plus, les chants les plus communs, les « chants courts » d'une durée inférieure à 4.9 secondes, contiennent entre 10 et 15 syllabes différentes dans leur séquence. Nous avons donc utilisé la séquence initiale de 10 syllabes différentes (sans tenir compte des répétitions) pour différencier les types de chant. Deux types de chant sont considérés différents s'ils diffèrent de 2 syllabes ou plus sur les 10 comptabilisées.

3.1.4.1. Estimation du répertoire individuel de types de chant

Un mâle troglodyte peut chanter plusieurs types de chant différents. De façon à quantifier les répertoires individuels de types de chant, le nombre cumulé de nouveaux types de chants trouvés en fonction du nombre cumulé de chants analysés a été établi (figure 3.5a). Nous avons considéré que la taille du répertoire de types de chants était atteinte lorsque la courbe était arrivée à un plateau.

Pendant la saison de reproduction 2009, un total de 5397 chants a été enregistré, à partir de 10 individus situés dans 3 groupes de voisins. Au total, 17 types de chant différents ont été identifiés. Ces types de chant sont composés de 17 à 27 syllabes différentes (Moy \pm SD = 23,08 \pm 5,34, N=368), avec des séquences de syllabes répétées alternées avec des syllabes non-répétées (figure 3.4).

La taille du répertoire individuel de types de chants varie entre 5 et 9 types de chants, avec une moyenne de 6 \pm 1.5 (Moy \pm SD, N=10). Le nombre de chants à analyser pour obtenir une estimation globale correcte de la taille du répertoire individuel de types de chant a été estimé à 300 chants (figure 3.5a). La même analyse a été réalisée chaque année sur tous les individus étudiés avec des résultats similaires (L'ANNEXE C.2 contient les courbes moyennes de répertoire de types de chant par groupe pour 2008 et 2010).

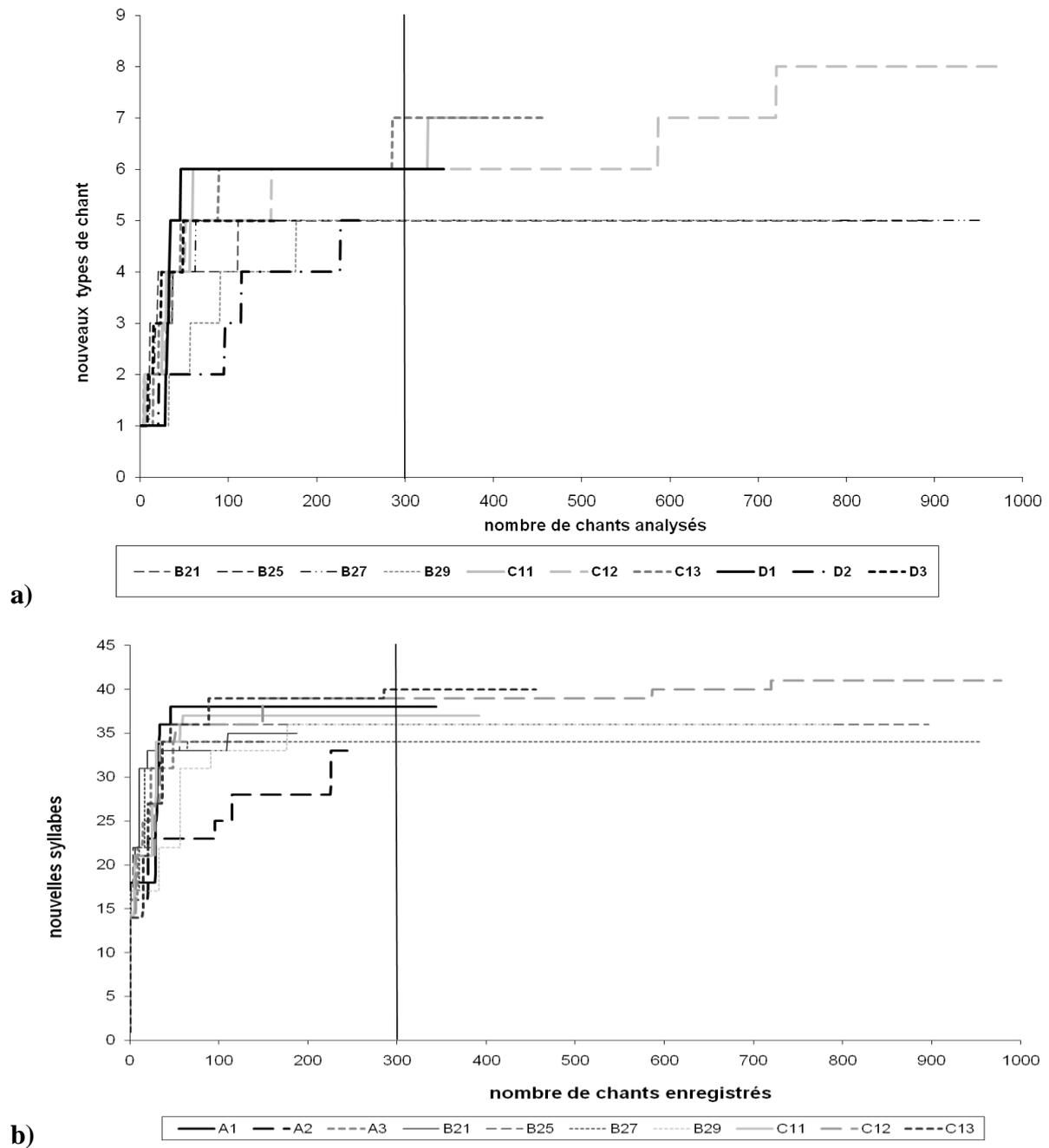


Figure 3.5. Nombre cumulé de a) nouveaux types de chants ; b) nouvelles syllabes trouvées en fonction du nombre de chants enregistrés pour chaque individu étudié en 2009 (N=10). La ligne verticale marque le nombre de chants analysés nécessaires pour obtenir une estimation correcte du répertoire.

3.1.4.2. Estimation du répertoire individuel de syllabes

En 2009, un total de 62 syllabes différentes a été trouvé pour les 10 individus dans les 3 groupes étudiés. La même analyse graphique utilisée précédemment a été réalisée pour déterminer la taille du répertoire individuel de syllabes : le nombre cumulé de nouvelles syllabes trouvées en fonction du nombre cumulé de chants analysés a été établi. Nous avons considéré que la taille du répertoire de types de chants était atteinte lorsque la courbe était arrivée à un plateau.

La taille du répertoire individuel de syllabes varie entre 33 et 42 types de syllabes différentes, avec une moyenne de 36.4 ± 2.5 syllabes/individu (Moy \pm SD, N=10) (figure 3.5b). Quant au nombre de chants à analyser pour obtenir une estimation correcte de la taille du répertoire individuel de syllabes, celui-ci a été estimé à 300 chants par individu.

3.1.4.3. Contenu syllabique des types de chants

Chaque type de chant d'un même mâle contient dans sa séquence $45.46 \pm 4.94\%$ (Moy \pm SD, N=10) de son répertoire individuel de syllabes. La figure 3.6 représente le nombre de nouvelles syllabes rencontrées chaque fois qu'un nouveau type de chant du répertoire est analysé pour les 10 individus étudiés en 2009. Le nombre d'apparitions de nouvelles syllabes diminue drastiquement après l'analyse du premier type de chant. Après le quatrième type de chant analysé, le nombre de nouvelles syllabes devient inférieur à 3% du total du répertoire de syllabes d'un individu (figure 3.6).

Le troglodyte, en moyenne, a un répertoire individuel de 6 types de chants, composés sur une base de 36 syllabes.

Il existe une redondance importante au niveau du contenu syllabique entre les différents types de chants.

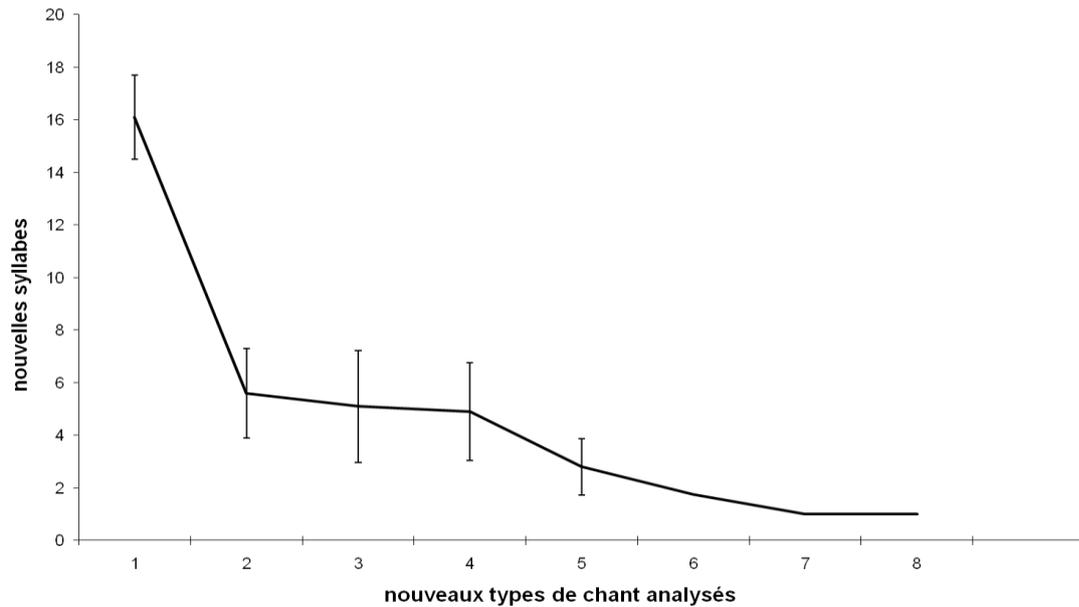


Figure 3.6. Nombre moyen ($Moy \pm SD$) de nouvelles syllabes trouvées lors de l'analyse de chaque nouveau type de chant du répertoire individuel. Analyse effectuée sur le répertoire des 10 mâles étudiés en 2009.

3.1.5. Syntaxe des types de chant

Chaque type de chant du répertoire d'un individu contient de 40 à 50% des syllabes disponibles dans son répertoire individuel. A quel point les types de chant du répertoire d'un même mâle sont-ils similaires entre eux quant à la présence et à l'organisation de ces syllabes? La situation est-elle la même entre types de chants selon qu'il s'agisse d'une version courte ou longue?

Pour répondre à ces questions, nous avons exploré les différents types de chants qui composent le répertoire d'un même mâle quant à l'enchaînement des syllabes qui les composent de façon à savoir si les syllabes sont associées entre elles de manière plus ou moins stéréotypée et dans des séquences de tailles différentes (de 2 à 10 syllabes enchaînées).

3.1.5.1. Syntaxe des chants courts et des chants longs : version courte et version longue des types de chant

La figure 3.7 est un exemple d'un même type de chant chanté en version courte et longue par un même mâle. La version longue est une prolongation de la version courte : de nouvelles syllabes sont ajoutées à la fin du chant sans qu'il y ait de changement dans l'organisation syntaxique de la première partie.

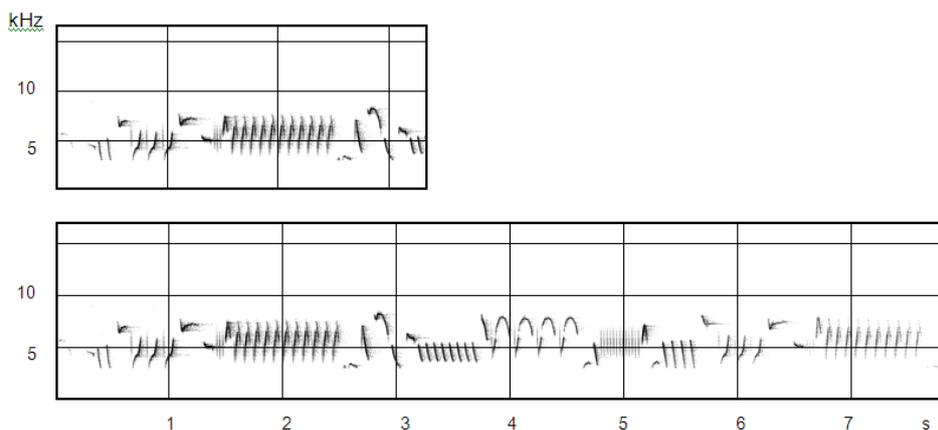


Figure 3.7. Spectrogrammes du chant Yj chanté par le même mâle en version courte et en version longue. La version longue se construit par l'ajout d'une nouvelle séquence de syllabes à la fin de la version courte.

La figure 3.8 représente le répertoire de types de chant de 3 mâles enregistrés dans 3 localités distinctes. Pour chaque type de chant, la séquence de syllabes (étiquetées selon l'alphabet) a été spécifiée. La version courte (3-4.5 secondes) et la version longue (>5s) rencontrées le plus fréquemment ont été identifiées. La version courte de chaque type de chant contient de 4 à 5 séquences de syllabes répétées, alternées avec des syllabes non-répétées et une nouvelle séquence est ajoutée à la suite de la version courte pour former la version longue.

Un motif (surligné en orange, figure 3.8) est présent dans tous les types de chant de la zone d'étude : celui-ci contient les syllabes 5 (répétée) et 27 (non répétée). Ces 2 syllabes sont présentes dans la version courte de tous les chants analysés. D'autres motifs communs à plusieurs types de chants présents dans le répertoire d'un même mâle ont été identifiés (et coloriés de la même couleur sur la figure 3.8). La plus grande variabilité entre types de chants d'un même individu se trouve dans la séquence initiale de 10 syllabes sur la base de laquelle les types de chants sont distingués, en particulier dans les 6 à 8 premières syllabes.

Répertoire mâle C11

	POSITION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
TYPE	Ca	14	72	77	11	12	70	8	49	73	5	27	1		72	11	13	12	73	3	48	47	rep	72	11	13	12	73	3	48	47	27	3	25
	Cb	6	73	4	70	60	49	73	5	27	1	72	11	13	12	73	3		48	47	72	5	27	3	25	39	3	77	21	30	2	72	50	11
	Cc	9	77	12	73	4	48	7	60	3	5	27	60	3	77		8	11	70	73	4	30	42	72	5	27	1	11	13	12	73	4	49	73
	Cd	15	27	3	54	73	77	3	48	16	72	5	27	1		11	13	12	73	4	49	73	50	11	12	50	60	39	73	5	27	1	72	11
	Ce	1	11	13	12	73	4	49	72	50	11	50	8	49	73	5	27	1		72	11	13	12	73	3	48	47	72	5	27	3	25	39	3

Répertoire mâle B29

	POSITION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
TYPE	Ba	8	50	26	73	18	72	11	5	27	21	77	20		72	11	23	60	23	26	73	72	14	18	72	11	5	27	21	77	20	72	11	23	
	Be	8	50	12	77	3	14	18	72	11	5	27	21	77	20			72	11	23	60	23	26	73	72	14	18	73	72	49	73	49	19	70	26
	Bb	32	70	20	72	11	5	27	3	53	70	26	77	21	30			72	11	23	60	23	26	73	72	14									
	Bc	4	30	29	72	11	5	27	3	53	70	26	77		21	30		72	11	23	60	23	26	73	72	14	72	11	5	27	21	77	20	72	11
	Bd	19	70	26	77	21	14	72	11	5	27	21	77		20	72	11	23	60	23	26	73	72	14											

Répertoire mâle Y6

	POSITION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
TYPE	Ya	10	72	77	11	12	49	8	39	73	5	27	1		72	11	13	12	73	3	48	47	60	3	5	27	60	3	70					
	Yj	6	73	3	50	8	50	73	5	27	1		72	11	13	12	77	3	48	47	60	3	5	27	60	3	70	21	11	10	72	77	3	48
	Yc	25	70	12	72	4	48	7	60	3	5	27	60	3	70		21	11	10	72	77	11	12	49	8	39	73	5	27	1	72			
	Yd	9	77	12	73	4	48	47	60	3	5	27	60	3	70	1		72	13	3	48	47	73	77	11	12	49	8	39	73	5	27	1	72
	Yk	6	73	4	49	8	39	73	5	27	1	72	31	3		48	7	73	77	11	12	49	8	39	73	5	27	1	72	11	13	12	77	3

Figure 3.8. Séquences de syllabes - étiquetées à l'aide de l'alphabet - qui composent les types de chant du répertoire de 3 mâles (C11, B29 et Y6) enregistrés dans 3 localités différentes. Chaque type de chant est représenté sur une ligne et nommé par un code (deuxième colonne). Les syllabes répétées sont notées une seule fois (sans tenir compte du nombre de répétitions). Les 10 premières syllabes sont utilisées pour identifier les types de chant. Un carré noir montre la fin de la version courte de chaque type de chant (de 3 à 4.5 secondes environ) rencontrée le plus souvent. Au-delà du carré noir, des motifs (séquences de syllabes retrouvées ensemble et dans le même ordre) sont ajoutés à la version courte pour construire des chants longs. Les séries en couleur représentent des « motifs communs » présents dans au moins 2 types de chant du répertoire individuel.

3.1.5.2. Syntaxe des types de chant : redondance du répertoire individuel

Le contenu des types de chants en motifs de différent nombre de syllabes a été analysé de manière à pouvoir ainsi caractériser le répertoire de motifs des individus. Les séquences de 2 à 10 (ou 13) syllabes enchaînées présentes dans chaque type de chant ont été identifiées. Ceci a permis d'établir dans quelle proportion chaque séquence est retrouvée parmi les différents types de chants que chaque mâle est capable de chanter. Les séquences retrouvées dans plusieurs types de chant ont été considérées comme des « motifs communs » et leur proportion d'occurrence donne une mesure de la redondance (stéréotypie) dans la manière d'organiser les chants par un même individu.

L'analyse a été réalisée pour 3 mâles possédant chacun un répertoire de 6 types de chant (figure 3.9). Une première analyse a porté uniquement sur les types de chant en version courte et une seconde analyse a été réalisée sur les mêmes types de chants mais en version longue.

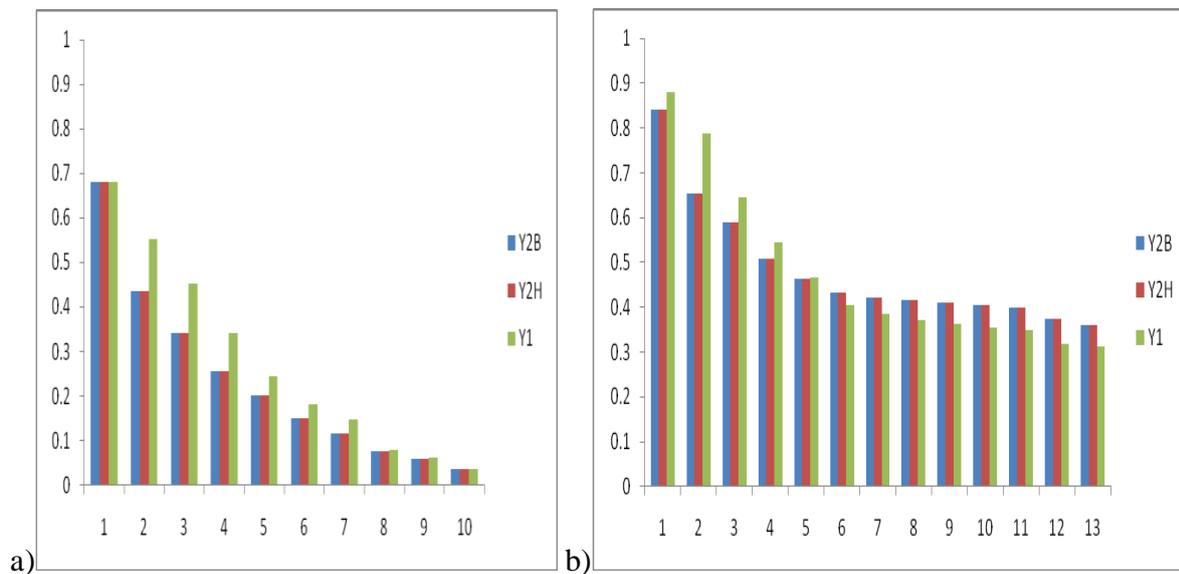


Figure 3.9. Proportion de « motifs communs » (retrouvés au moins deux fois dans le répertoire d'un même mâle) par rapport au total de séquences différentes possibles, en fonction du nombre de syllabes qui les composent (1 correspond aux syllabes sans enchaînement) : a) pour les types de chant en version courte et b) pour les types de chant en version longue. L'analyse a été réalisée pour 3 mâles avec un répertoire typique de 6 types de chants.

La proportion de « motifs communs » de toutes les tailles est supérieure entre les types de chants en version longue (figure 3.9). La proportion de « motifs communs » différents trouvés dans le répertoire de chaque mâle diminue progressivement avec l'augmentation de la taille des séquences analysées. Ceci se fait plus rapidement pour les types de chants en version courte que pour les versions longues, suggérant une plus grande similitude entre ces dernières. De plus, concernant les chants longs, la proportion de « motifs communs » de 6 syllabes ou plus reste constante entre 0.4 et 0.5. Les chants longs étant une prolongation des chants courts, les différences observées dans la proportion de « motifs communs » entre les deux versions montrent qu'il existe une plus forte redondance dans la partie ajoutée derrière les chants courts que dans la partie initiale des chants. Ainsi, les types de chants qui composent le répertoire d'un même individu sont plus similaires entre eux lorsqu'ils sont chantés en version longue que lorsqu'ils sont chantés en version courte.

Il existe non seulement une redondance dans l'identité des syllabes des différents types de chants, mais en plus, ces syllabes se trouvent souvent associées entre elles de façon stéréotypée sous la forme de courtes séquences de quelques syllabes (motifs).

Les différents types de chants d'un répertoire individuel contiennent plus de motifs en commun en version longue qu'en version courte.

3.2. CHAPITRE 2 : Qui appartient au réseau ?

3.2. CHAPITRE 2 : Qui appartient au réseau ?

3.2.1. Propagation des chants dans le milieu : espace actif du signal échangé

Pour communiquer, il ne suffit pas que l'information soit encodée de manière précise dans la structure acoustique du signal mais elle doit l'être de façon suffisamment robuste pour pouvoir être détectée et décodée sans erreur à l'autre bout de la chaîne de transmission par le ou les récepteurs potentiels. Or, les caractéristiques physiques du milieu provoquent des modifications du signal à mesure que celui-ci se propage. Le type et l'étendue des modifications subies dépendent donc du milieu mais aussi des caractéristiques intrinsèques du signal (Mathevon, 1996). Les individus impliqués dans la communication acoustique doivent alors impérativement être situés à portée des signaux pour que la communication puisse avoir lieu, et cette distance entre individus varie suivant le type de milieu. De plus, lorsque le canal de transmission n'est pas fixe dans le temps, ses caractéristiques peuvent changer et poser de nouvelles contraintes sur le signal. Par exemple, dans les régions tempérées, l'apparition de feuilles sur les arbres est susceptible de modifier les signaux véhiculés dans un milieu forestier. Il est donc essentiel de déterminer les effets du canal de transmission sur les signaux échangés, afin de comprendre la distance à laquelle des informations codées par les différents paramètres acoustiques peuvent être décodées (espace actif du signal) ce qui permet de déterminer également les limites du réseau de communication formé par les membres d'un groupe de voisins.

Le Troglodyte vit principalement dans des milieux forestiers fermés. La taille du territoire de chaque mâle est de 50 à 100m de diamètre. Afin que les chants soient perçus et décodés par les voisins adjacents, ceux-ci doivent être transmis efficacement au moins sur une distance comprise entre 50 et 100 mètres. Les postes de chant du troglodyte se situent rarement à plus de 5 mètres de hauteur et la plupart du temps, les interactions acoustiques se font à moins de 2 mètres de hauteur, les chants devant se propager à travers la strate la plus dense de la forêt, le sous-bois. Par ailleurs, la densité de feuilles recouvrant les sous-bois n'est pas constante tout le long de l'année, ce qui signifie que les contraintes imposées aux signaux par le canal de transmission ne sont pas stables. Ainsi, au début de la saison de reproduction (début février à début avril), les sous bois sont presque totalement dépourvus de feuilles, tandis que dans les mois qui suivent (fin avril à fin juillet) la couverture de feuilles augmente très rapidement et rend très dense le milieu. Nous pouvons donc penser que la densification

du milieu fermé aura pour effet d'augmenter les modifications subies par les signaux. Si c'est le cas, soit les signaux devront être adaptés pour traverser le milieu le plus dense auquel ils sont exposés dans la saison, soit de nouvelles stratégies tendant à améliorer la transmission ou la réception devront se mettre en place pour faire face aux nouvelles contraintes du milieu.

Ainsi, nous nous sommes posé les questions suivantes :

- Quelle est la nature des dégradations subies par le signal ?
- Quel est l'effet de l'augmentation de la couverture végétale sur la dégradation du signal ?
- Quel est l'espace actif du signal ?

Pour répondre à ces questions, des expériences de propagation du chant à différentes distances (1m, 4m, 8m, 16m, 64m et 128m) ont été menées dans une forêt abritant un groupe de troglodytes, à deux périodes de la saison de reproduction : en début, avant l'apparition des feuilles (06 avril), et à la fin (30 juin), lorsque la couverture de feuilles était complète. En effet, dans un milieu forestier fermé, la couverture de feuilles varie drastiquement entre le début et la fin de la saison de reproduction ce qui peut avoir des conséquences importantes pour la transmission des signaux. La figure 3.10 présente les spectrogrammes, les oscillogrammes et les spectres normalisés du chant diffusé, tel qu'il a été enregistré à différentes distances.

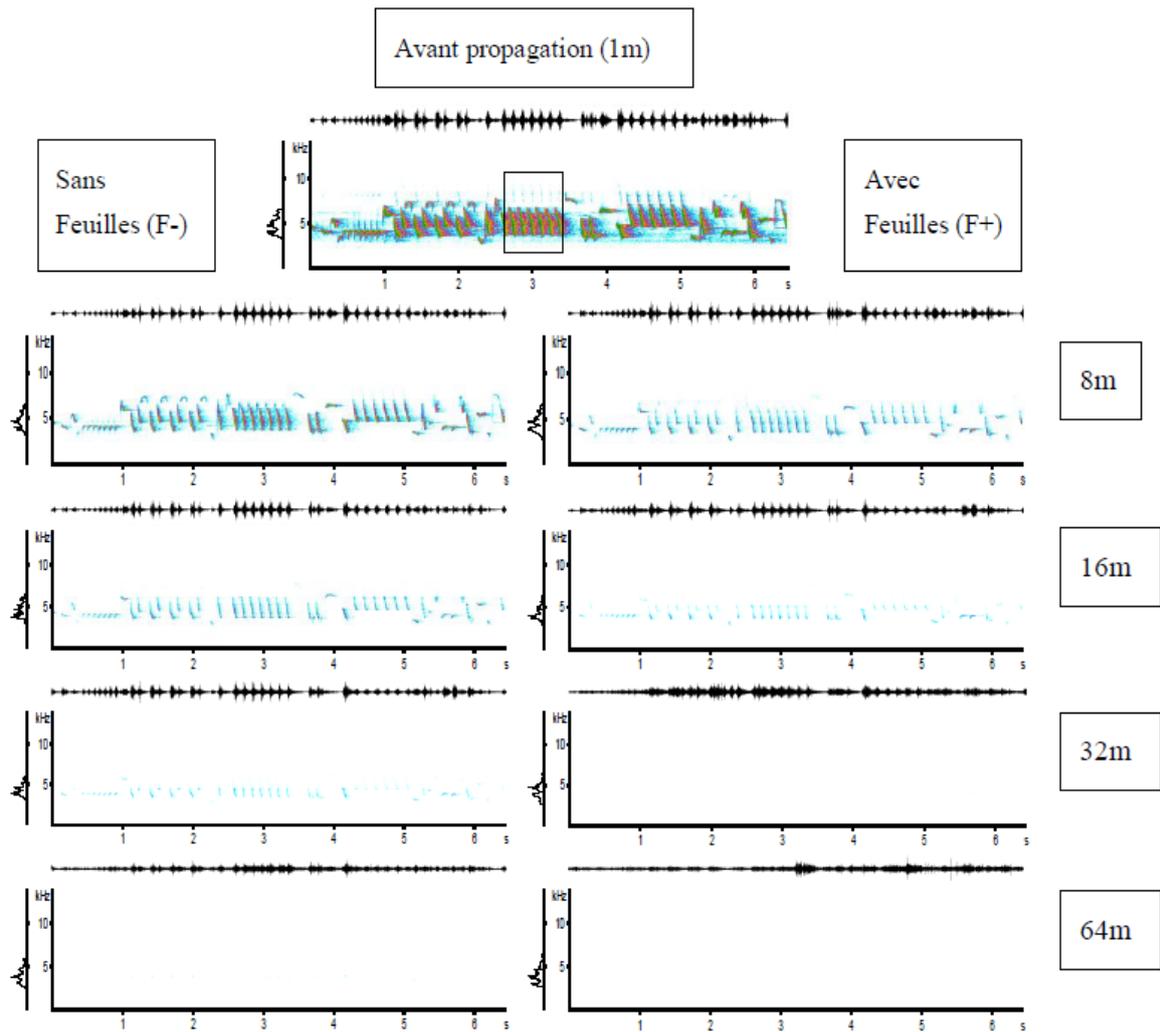


Figure 3.10. Spectrogrammes (FFT 1024, fenêtre Hamming, overlap 87.5%) du chant diffusé avant propagation (ré-enregistré à 1m) et à différentes distances de propagation : 8m, 16m, 32m et 64m. Les spectrogrammes de gauche correspondent à l'expérience de diffusion sans feuilles (F-), au début de la saison (avril). Les spectrogrammes de droite correspondent à l'expérience de diffusion avec feuilles (F+), à la fin de la saison (juin). Les enveloppes et les spectres sont normalisés pour qu'ils restent visibles même après la diminution de l'intensité du signal. L'analyse a été faite pour le chant entier et pour une syllabe répétée typique (délimitée par un rectangle sur le chant non-propagé).

3.2.1.1. Intensité du signal: émerger du bruit

Selon la loi du carré inverse, un signal qui se propage dans un milieu sphérique idéal dans l'atmosphère à 20°C perd 6dB SPL à chaque doublement de distance. Une diminution au-delà de ce seuil constitue un « excès d'atténuation ».

La figure 3.11 représente la variation de l'intensité du signal diffusé en fonction de la distance de propagation et de la couverture de feuilles. Elle présente également les valeurs du bruit de fond de la forêt (à l'endroit où les tests ont été réalisés), sans feuilles (Bruit F- = 35-40dB) et avec feuilles (Bruit F+ = 30-35dB). En début de saison avant l'apparition des feuilles (F-), l'intensité du signal suit la loi théorique jusqu'à une distance de 8m. Au delà, l'atténuation est de 10-11dB à chaque doublement de distance, soit près du double de la valeur théorique. La densification du milieu, suite à l'apparition des feuilles (F+), produit une différence d'intensité de 10-13dB par rapport aux valeurs obtenues en début de saison (F-), comparable à l'effet produit par deux doublements de distance.

Il est reconnu que pour être perçu, le signal acoustique doit émerger d'un minimum de 3dB du bruit de fond (Mathevon, 1996). L'intensité du signal diffusé en l'absence de feuilles (F-) arrive à un plateau bas à partir de 64m, indiquant qu'il commence à ne plus émerger du bruit de fond et à devenir non-délectable par les appareils de mesure. En présence de feuilles (F+), le même plateau est atteint à la moitié de la distance, soit 32m.

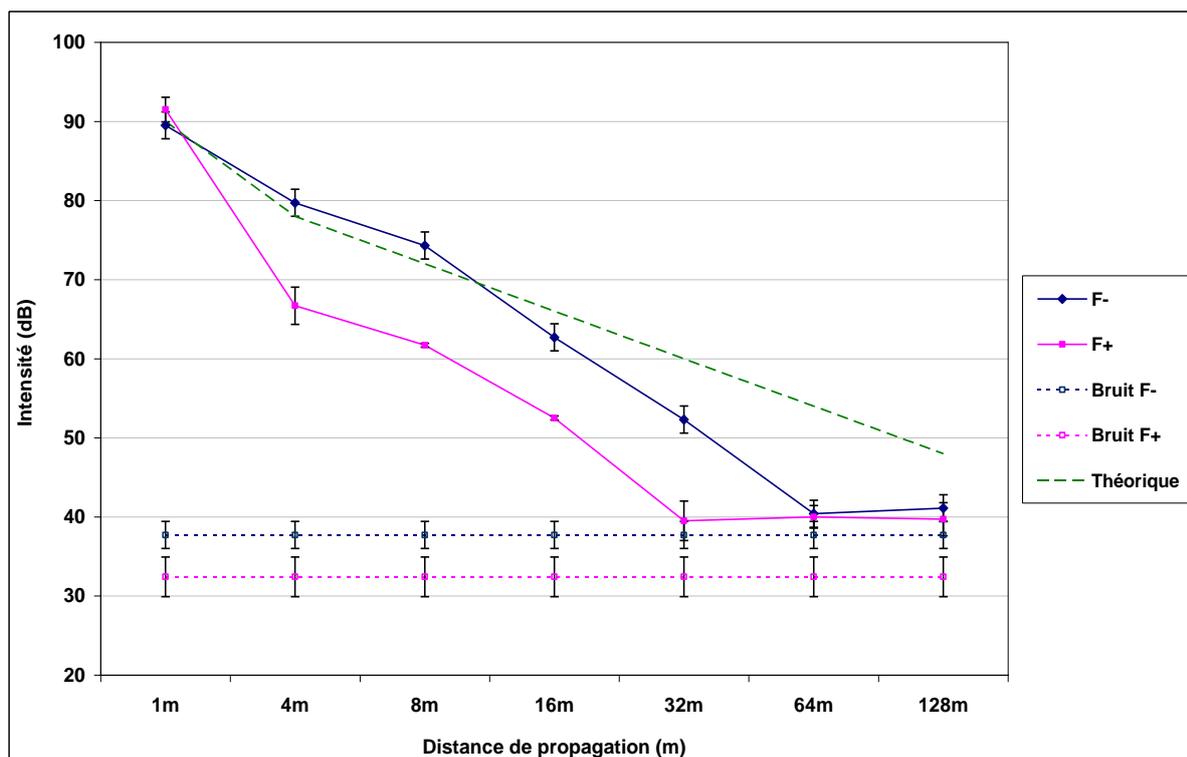


Figure 3.11. Variation de l'intensité du signal diffusé en fonction de la distance et de la couverture de feuilles (F^- : sans feuilles ; F^+ : avec feuilles). Les lignes en pointillé montrent le bruit de fond présent pendant chaque expérience de diffusion, mesuré à 1m du haut-parleur. L'intensité théorique pour chaque doublement de la distance de propagation est montrée en ligne discontinue.

3.2.1.2. Dégradation du chant entier

La figure 3.12 met en évidence l'effet de dégradation du signal diffusé en fonction de la distance de propagation dans deux situations : en absence de feuilles (F^-) et en présence de feuilles (F^+). Des valeurs de corrélation avec le signal non-diffusé supérieures à 0.7 indiquent que le paramètre est bien conservé à une distance donnée. Pour chaque paramètre, les valeurs se maintiennent plus ou moins stables jusqu'à une distance seuil à partir de laquelle la corrélation diminue brusquement, ce qui permet de mettre en évidence l'espace actif du signal diffusé.

Avant l'apparition des feuilles, l'ensemble des caractéristiques du signal diffusé se conserve jusqu'à une distance entre 64m et 128m. Après l'apparition des feuilles, cette distance seuil diminue de moitié : entre 32m et 64m.

Les caractéristiques d'évolution temporelle de l'amplitude du signal sont les moins conservées avec la distance. Ceci est clairement mis en évidence par la courbe de corrélation de l'enveloppe (figure 3.12). La corrélation décroît en dessous de 0.7 à 32m dans les deux situations (F- et F+) avec une dégradation plus marquée et rapide en présence de feuilles (F+) au delà de cette distance.

Les caractéristiques fréquentielles du signal se maintiennent à une plus grande distance que les autres paramètres dans les deux situations (F- et F+), comme le montre la courbe de corrélation du spectre. Avant l'apparition des feuilles (F-), les corrélations se maintiennent proches de 0.9 jusqu'à 64m, et le spectre reste encore fortement corrélé (0.77) à 128m. En présence de feuilles (F+), la corrélation diminue en dessous de 0.7 à partir de 64m.

La courbe de corrélation du spectrogramme montre la dégradation des modulations de fréquence dans le temps (« forme des syllabes »). La courbe de décroissance des corrélations est intermédiaire de celles représentant les corrélations des deux autres mesures. Avant l'apparition des feuilles (F-), les valeurs de corrélation se maintiennent proches à 0.9 jusqu'à 32m, et le spectrogramme reste encore fortement corrélé (0.77) jusqu'à 64m pour décroître brusquement au delà. Après l'apparition des feuilles (F+), la distance diminue à la moitié : les valeurs de corrélation sont supérieures à 0.7 jusqu'à 32m.

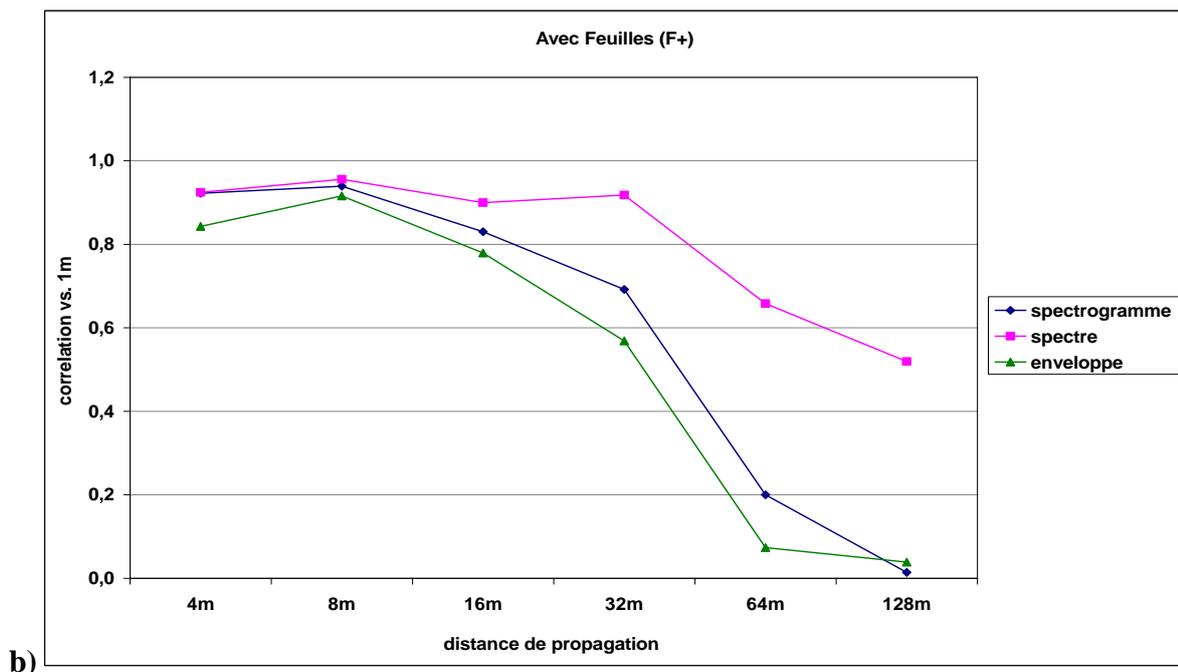
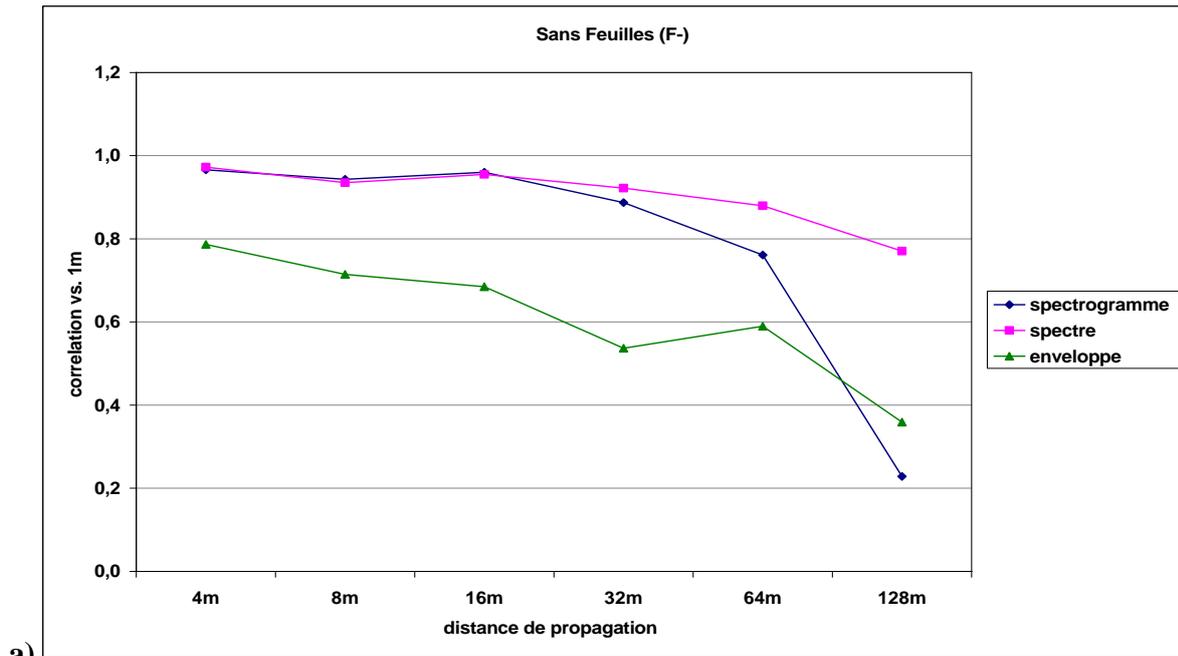


Figure 3.12. Effet du milieu sur la dégradation du signal lors de sa propagation à différentes distances dans un milieu fermé : a) avant l'apparition des feuilles (F-) ; b) après l'apparition des feuilles (F+).

3.2.1.3. Dégradation d'une syllabe répétée typique

Les chants de troglodyte sont composés de plusieurs séquences de syllabes répétées alternées avec des syllabes non-répétées. Une syllabe répétée typique rencontrée dans la plupart des chants de la zone d'étude a été sélectionnée pour faire cette analyse (encadrée dans la figure 3.10). Cette syllabe à modulation de fréquence descendante très rapide est située dans la partie moyenne (3500Hz-6500Hz) de la bande de fréquence utilisée par le troglodyte.

Les modulations d'amplitude du signal sont mieux conservées avec la distance pour cette syllabe répétée que pour l'ensemble des syllabes du chant testé en propagation. La courbe d'évolution des corrélations des enveloppes met en évidence des valeurs inférieures à 0.7 entre 64m et 128m, soit le double des distances constatées pour le chant entier.

Les caractéristiques spectrales du signal se maintiennent à une plus grande distance que les autres paramètres, comme le montre la courbe d'évolution des corrélations des spectres. Ces corrélations se maintiennent à des valeurs supérieures à 0.8 jusqu'à 128m pour la syllabe répétée.

Comme pour le chant en entier, la courbe des corrélations des spectrogrammes indique une tendance similaire mais intermédiaire à celle des deux autres mesures pour la « syllabe répétée ». Les valeurs de corrélation se maintiennent supérieures à 0.8 jusqu'à 128m, le double de la distance que pour le chant en entier.

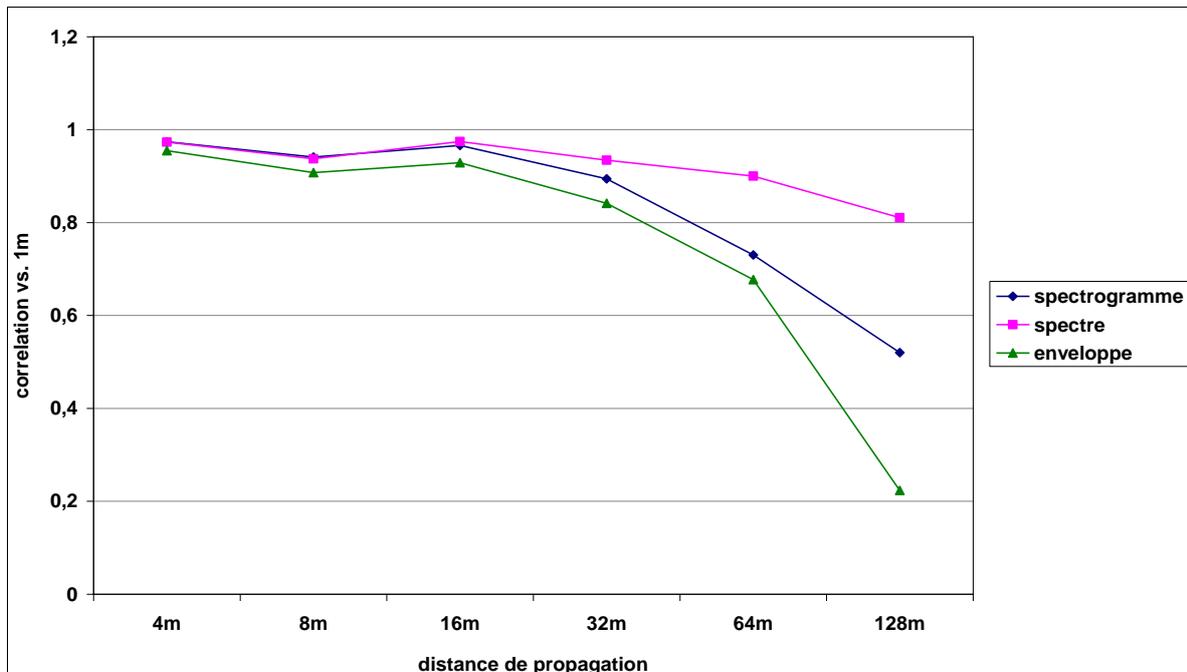


Figure 3.13. *Effet du milieu sur la dégradation des paramètres acoustiques d'une syllabe répétée lors de sa propagation à différentes distances dans un milieu fermé avant l'apparition des feuilles (F-).*

L'espace actif du chant de troglodyte est de 64m - 128m en début de saison avant l'apparition des feuilles et de 32m-64m en milieu de saison, dès l'apparition des feuilles.

Les caractéristiques spectrales du chant se conservent bien avec la distance alors que les modulations de fréquence et surtout les modulations d'amplitude se dégradent rapidement avec la distance.

Certaines syllabes fréquemment utilisées par le troglodyte résistent mieux que d'autres aux modifications induites par l'environnement forestier.

3.2.2. « Architecture » du réseau de communication : le groupe de territoires voisins

L'espace actif des chants de troglodyte est de 64m à 128m en début de saison avant l'apparition des feuilles et de 32m à 64m après l'apparition des feuilles, plus tard dans la saison. Afin de déterminer si tous les individus installés dans une même localité peuvent potentiellement percevoir et décoder les signaux émis et ainsi calculer les limites du réseau de communication dans une localité, plusieurs groupes de territoires adjacents ont été étudiés. La figure 3.14 montre la zone d'étude et la position des 8 différentes localités et des territoires étudiés.



Figure 3.14. Disposition des territoires (limites en rouge) groupés en localités (cercles blancs) dans la zone d'étude (en 2010).

Les limites de chaque territoire étudié ont été déterminées par des observations détaillées des mouvements et des postes de chant du mâle résident et de ses voisins. Les territoires se trouvent groupés en « voisinages » de 3 à 5 territoires contigus. (figure 3.14). La taille des territoires varie selon la localité, allant de territoires de plus de 100m de diamètre sur la localité C à des territoires de 50m de diamètre pour les localités YO1 et YO2. Des « catégories de voisinage » entre territoires ont été établies en fonction de la disposition des groupes dans la zone d'étude :

I) **voisins** : territoires adjacents qui partagent une frontière dans un milieu continu.

II) **non-voisins** : appartenant à des localités proches mais séparées par plusieurs autres territoires occupés (non-étudiés).

IV) **étrangers** : appartenant à des localités différentes éloignées d'au moins 2km et séparées par des discontinuités du milieu.

La distance entre chaque paire de mâles étudiés en 2010 a été estimée depuis le centre des territoires (tableau 3.4).

« Catégories de voisinage »	N (paires)	Moyenne±SD
Voisins	41	131±82
Non-voisins	181	413±151
Etrangers	184	3917±183

Tableau 3.4. Distance entre paires de mâles voisins, non-voisins et étrangers calculée depuis les centres des territoires des mâles étudiés en 2010.

Telle est donc la situation au début de la saison, en absence de feuilles, lorsque les mâles établissent les limites de leur territoire :

- Des mâles occupant des territoires adjacents sont dans la limite théorique de la portée des signaux qu'ils échangent (Moy±SD = 131±82 m), et peuvent potentiellement décoder les informations codées par les paramètres temporels et fréquentiels de leurs chants.
- Des mâles occupant des territoires proches mais non-adjacents (« non-voisins ») semblent être hors de la portée théorique des signaux (Moy±SD = 413±152 m), ce qui n'exclut pas qu'ils puissent encore s'entendre à certains endroits. Cependant, les signaux reçus seront fortement dégradés dans leurs paramètres temporels et fréquentiels fins (forme des syllabes).
- Des mâles situés au-delà (étrangers) sont définitivement hors de la portée de leurs signaux (Moy±SD = 3917±183 m).

Lorsque la couverture de feuilles augmente au cours de la saison, l'espace actif des signaux diminue de la moitié. Dans cette situation, seuls les mâles occupant des territoires adjacents seraient à portée des signaux qu'ils échangent.

Nous pouvons alors considérer que les groupes de voisins occupant des territoires adjacents constituent des réseaux de communication limités par la distance et séparés acoustiquement d'autres groupes, même proches dans un milieu continu.

3.3. CHAPITRE 3 : Que partagent les membres du réseau ?

3.3. CHAPITRE 3 : Que partagent les membres du réseau?

Les voisins adjacents au sein d'un groupe partagent un « espace sonore » limité par la distance de propagation des signaux qu'ils échangent, donc isolé acoustiquement d'autres groupes. Chaque mâle partage au moins une partie de la frontière de son territoire avec un ou plusieurs voisins avec lesquels il peut interagir acoustiquement, formant un réseau de communication au sein du groupe. Est-ce que les chants échangés par les voisins au sein d'un groupe sont plus similaires entre eux que les chants chantés dans des groupes différents quant aux unités sonores qui les composent et aux règles d'organisation syntaxique ? Est-ce que chaque individu partage une partie de son répertoire de chant avec ses voisins ?

Afin de déterminer le degré de partage de types de chant entre voisins, non-voisins et étrangers, nous avons examiné la similarité des répertoires entre paires d'individus appartenant au même groupe et à des groupes différents situés à des distances variables depuis des groupes contigus jusqu'à des groupes séparés de plus de 5 km.

Le calcul du coefficient de similarité de répertoire (RS) a été utilisé comme une mesure du partage de syllabes et de types de chant entre paires d'individus appartenant au même groupe (voisins) et à des groupes différents (non-voisins et étrangers), ceci afin d'identifier une possible signature de groupe. Ce calcul a été réalisé sur 10 individus appartenant à 3 groupes en 2009 et 29 individus appartenant à 8 groupes en 2010.

3.3.1. Répertoires au niveau du groupe et micro dialectes:

Le tableau 3.5 représente les répertoires de types de chants de chaque mâle étudié entre 2008 et 2011, par année et par groupe. Les types de chants de chaque groupe peuvent être partagés par tous les mâles, partagés par quelques mâles ou non-partagés. Le coefficient de similarité de répertoires (RS) a été calculé pour chaque paire de voisins, non-voisins et étrangers, étudiés en 2009 et 2010.

Groupe B		2008				2009				2010			
TYPE	B15	B16	B17	B18	B29	B27	B25	B22	B29	B31	B24	M1	
Ba	X	X		X	X	X	X	X	X	X		X	
Be	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Bb	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Bc	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Bd	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Bg											X		

Groupe C		2008			2009				2010				
TYPE	C1	C2	C3	C11	C12	C13	C14	C21	C22	C23	C25	C14	
Ca		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Cb	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	
Cc	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Cd	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Ce	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
fin2009	Ch	X											
Cf		X	X		X								
Cg			X		X	X							

Groupe D		2008			2009		2010	
TYPE	D1	D2	D3	D1	D4	D2	D5	
Da		X				X	X	
Db	X	X	X	X	X	X	X	
Dc	X	X	X	X	X	X	X	
Dd	X			X			X	
De	X	X	X	X	X	X	X	
Dg	X			X	X	X	X	
Dh	X	X	X		X	X		
Dj			X					

Groupe YO1		2010					2011				
TYPE	Y1	Y2B	Y2H	Y3	Y3W	Y1	Y2B	Y2H	Y3	Y3W	
Ya	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Yb	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Yk	X	X	X		X	X	X	X		X	
Yj	X	X	X	X	X		X	X		X	
Yc	X	X	X			X	X	X	X	X	
Yd		X	X	X		X	X	X	X	X	
Yi	X			X	X	X	X	X	X	X	
Yp							X			X	

Groupe YO2		2010				2011		
TYPE	Y5	Y6	Y7	Y7W	Y6	Y7	Y7W	
Ya	X	X	X	X	X	X	X	
Yj	X	X	X	X		X	X	
Yc	X	X	X	X	X	X	X	
Yd	X	X	X	X	X	X	X	
Yk	X	X	X	X	X	X	X	
Yo			X			X		
Ye				X			X	
début2010	Yf	X				X		
Yg			X					
Yn				X			X	
fin 2011	Ym				X			
Yp							X	
Yq							X	

Groupe L		2010			
TYPE	L1	L2	L2W	L3	
La	X	X	X	X	
Lb	X	X	X	X	
Lc	X	X	X	X	
Ld	X	X	X	X	
Lf	X				

Groupe P		2010		
TYPE	P1	P2	P3	
Pa	X	X	X	
Pb	X	X	X	
Pc	X	X	X	
Pd	X	X	X	
Pe	X	X	X	

Groupe V		2010		
TYPE	V1	V2	V3	
Va	X	X	X	
Vb	X	X	X	
Vc	X	X	X	
Vd	X	X	X	
Ve	X	X	X	

Tableau 3.5. Répertoire de types de chant des mâles voisins pour chaque groupe étudié entre 2008 et 2011. Les mâles bagués et retrouvés d'une année sur l'autre sont marqués **en rouge**. Les X indiquent les types de chants émis par chaque mâle et les cases vides indiquent les types de chant non-chantés par chaque mâle.

3.3.1.1 Similarité de Répertoire (RS) intra groupe vs inter groupe

A. Partage de types de chants

Au sein de chaque groupe, les voisins partagent entre 90 et 100% de leur répertoire de types de chants.

Pour 2009, les valeurs de RS (Moy±SD) entre voisins adjacents (RS intra groupe) sont 0.901 ± 0.117 (N=12) (figure 3.15 a). Le partage des types de chants est significativement inférieur entre mâles provenant de groupes différents (RS intergroupe = 0.137 ± 0.232 , N=33) (figure 3.15 a), par rapport aux valeurs de RS entre voisins (Test de permutation, N=45, $p<0.01$).

Le même calcul de RS a été réalisé en 2010 sur 29 mâles appartenant à 8 groupes de voisins distincts avec des résultats similaires. A nouveau, le partage des types de chants est significativement supérieur entre voisins adjacents (RS intra groupe : 0.912 ± 0.014 ; Moy±SD, N=41) qu'entre mâles provenant de groupes différents (RS inter groupe : 0.224 ± 0.276 ; Moy±SD, N=365) (Test de permutation, N=406, $p<0.00001$).

B. Partage de syllabes

Les voisins au sein de chaque groupe partagent également entre 90 et 100% de leur répertoire de syllabes.

Pour 2009, les valeurs (Moy±SD) de RS intra-groupe sont 0.934 ± 0.039 , N=12) (figure 3.15 b). Le partage est significativement inférieur entre mâles provenant de groupes différents (RS inter-groupe = 0.650 ± 0.095 , N=33), par rapport aux valeurs de RS entre voisins (figure 3.15 b) (Test de permutation, N=45, $p<0.01$).

Le même calcul de RS a été réalisé en 2010 sur 29 mâles appartenant à 8 groupes de voisins distincts avec des résultats similaires. Le partage des types de chants est à nouveau significativement supérieur entre voisins adjacents (RS intra-groupe sont 0.983 ± 0.004 ; Moy±SD, N=41) qu'entre mâles provenant de groupes différents (RS inter-groupe = 0.715 ± 0.144 ; Moy±SD, N=365) (Test de permutation test, N=406, $p<0.00001$).

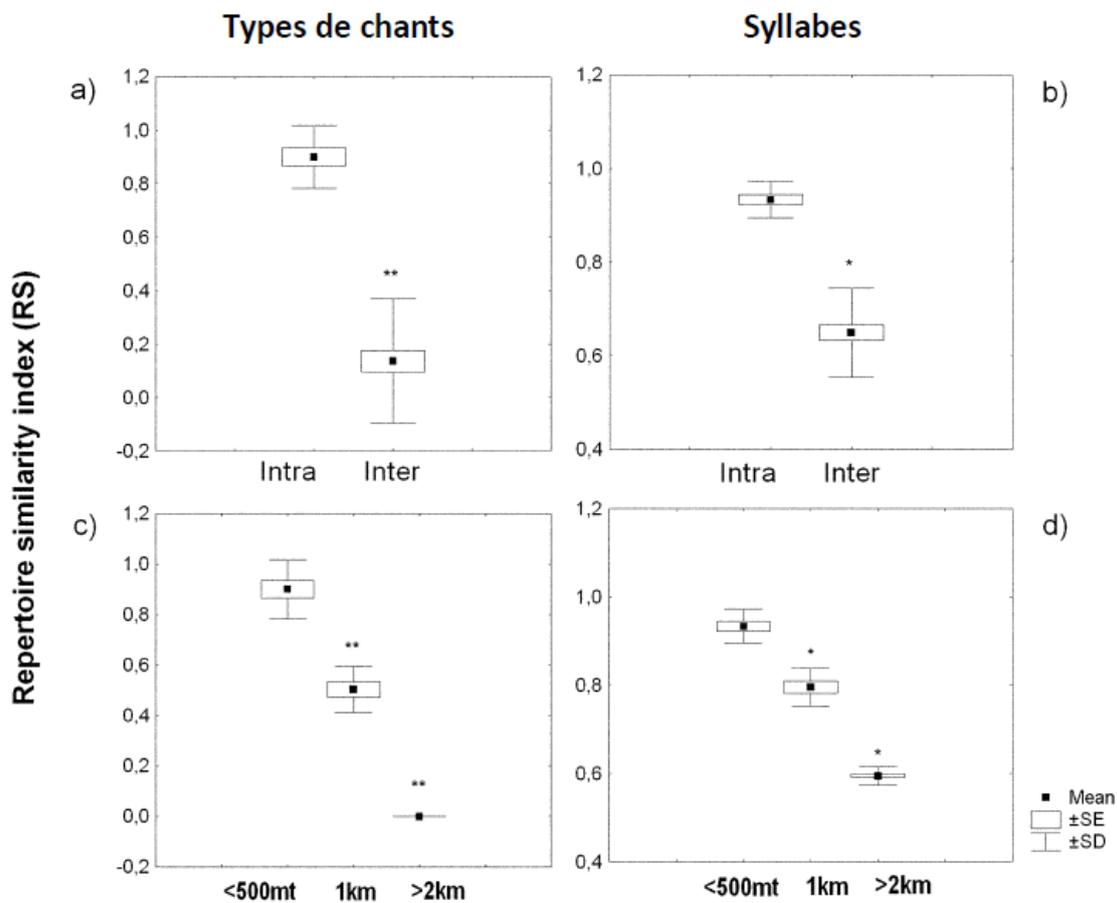


Figure 3.15. Coefficient de Similarité de Répertoires (RS) calculé pour toutes les paires de mâles étudiés en 2009 (10 individus de 3 groupes différents). Comparaison intra groupe vs. inter- groupe pour : a) types de chants ; b) syllabes. Comparaison entre différentes catégories de distance pour : c) types de chants ; d) syllabes.

3.3.1.2. Partage des types de chants et des syllabes selon la distance

La figure 3.15 c et d indique les valeurs moyennes de RS pour trois catégories de distance entre individus : intra-groupe (<500m), inter groupe proche (1km), et inter groupe lointain (2km), et ce à partir des trois groupes étudiés en 2009. La similarité des répertoires de types de chant et de syllabes diminue avec la distance entre les individus (Figure 3.15 c et d). Les valeurs de RS sont significativement différentes entre les 3 catégories de distance (Tests de permutation, $p < 0.05$), avec une diminution plus rapide du partage de types de chants que du partage de syllabes. Ainsi, à 2km : les valeurs de RS sont 0 ± 0 (Moy \pm SD ; N=9) pour les

types de chant tandis que pour les syllabes les valeurs de RS sont 0.504 ± 0.093 (Moy \pm SD ; N=9).

En 2010, nous avons suivi des groupes à des distances plus variées afin de déceler de possibles structures de groupe dans le partage de syllabes ou de types de chant. La figure 3.16 indique les résultats obtenus pour 2010, similaires à ceux obtenus en 2009. Les voisins d'un même groupe partagent entre 90% et 100% de leur répertoire de types de chants et de syllabes. Le partage de types de chants (sur la base des 10 premières syllabes) et de syllabes individuelles, diminue avec la distance entre individus. Le de types de chants partage entre individus de groupes différents séparés de moins de 1km se maintient à plus de 40% pour disparaître complètement au-delà de 1km. A cette distance, le partage de syllabes est encore supérieur à 50%. Ainsi, le partage de syllabes entre individus diminue de façon plus graduelle avec la distance entre groupes. Le coefficient de corrélation de Pearson pour les RS vs la distance entre paires d'individus mesurée depuis le centre de chaque territoire, est $r = -0.783$ ($p > 0.0001$) pour les types de chant et $r = -0.909$ ($p > 0.0001$) pour les syllabes (Figure 3.16).

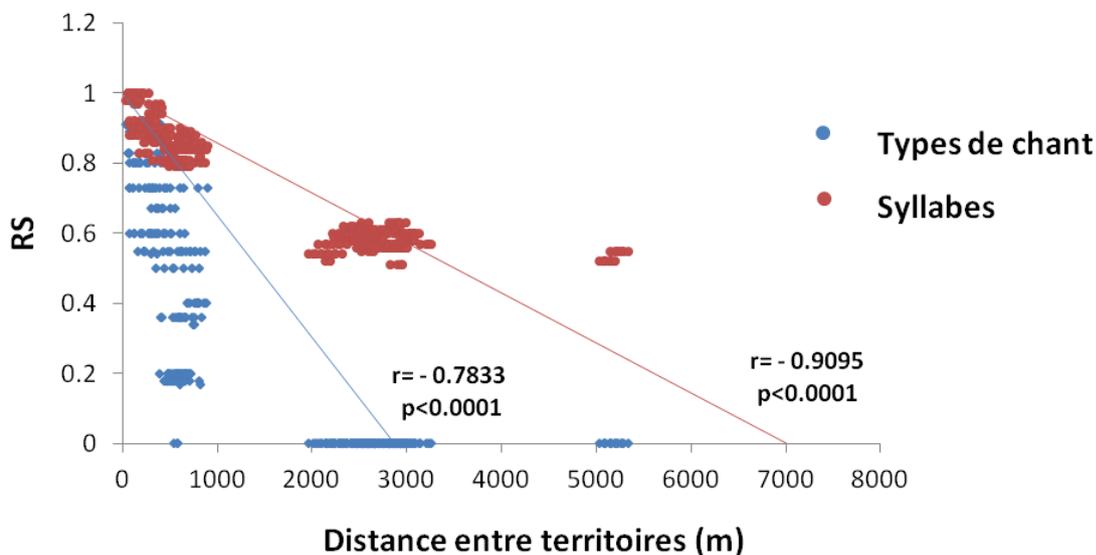


Figure 3.16. Corrélation du coefficient de similarité des répertoires (RS) de types de chants (« RS stypes », *points bleus*) et de syllabes (« RS syll », *points rouges*) avec la distance entre mâles (mesurée depuis le centre des territoires).

Il existe des variations à courte échelle géographique dans le répertoire de types de chant et de syllabes, confirmant l'existence de micro-dialectes chez le troglodyte.

Les syllabes tendent à se conserver à une plus grande échelle géographique, mais elles sont réarrangées en types de chants différents à plus courte échelle.

3.3.2. Evolution du partage des chants le long de la saison

Le partage du répertoire peut représenter des bénéfices en termes de cohésion du groupe. En ce sens, le partage de types de chants entre voisins au sein du groupe pourrait constituer une « signature de groupe ». Dans ce cas, une augmentation du partage des types de chants pourrait être observée entre le début (durant l'installation des territoires) et la fin de la saison (après l'installation des territoires) quand le groupe devient plus stable. Afin de savoir si le partage du répertoire entre voisins change durant la saison de reproduction, les types de chant de trois groupes de voisins (B en 2009 ; YO1 et YO2 en 2011) ont été examinés à deux périodes de la saison : au « début » (février-avril) et à la « fin » (mai-juin).

La figure 3.17 indique le répertoire de types de chants chantés par chaque mâle en début et en fin de saison. Les chants partagés par tous les voisins du groupe sont retrouvés aussi bien en début qu'en fin de saison. Les chants moins partagés (partagés par 2 voisins ou uniques) montrent une tendance à disparaître au cours de la saison. Un seul nouveau type de chant est apparu à la fin de la saison dans un des groupes. La figure 3.18 a montre la proportion de types de chants partagés par tous les membres du groupe. Il y a une tendance (non-significative) à augmenter la proportion de partage, due à la disparition des types non-partagés et non à une augmentation du nombre de types partagés par tous. Quant à la proportion d'utilisation des types partagés par tous (figure 3.18 b), elle ne présente pas de tendance particulière, les chants partagés par tous n'étant pas systématiquement plus chantés vers la fin de la saison.

Individus \ chants	Ba	Bb	Bc	Bd	Be						
B29 (n=3884)	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange						
B25 (n=3077)	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange						
B27 (n=2543)	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange						
Individus \ chants	Ya	Yb	Yc	Yi	Yj	Yp					
Y12 (n=568)	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange	Yellow					
Y12W (n=503)	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange						
Y13 (n=490)	Orange		Orange	Orange							
Y13W (n=572)	Orange	Orange	Orange		Orange	Orange					
Individus \ chants	Ya	Yb	Yc	Ye	Yf	Yi	Yj	Ym	Yp	Yq	
Y16H (n=467)	Orange	Orange	Orange					Orange			
Y17 (n=734)	Orange	Orange	Orange		Orange	Yellow	Orange				
Y17W (n=539)	Orange	Orange	Orange	Yellow			Yellow		Orange	Red	

Figure 3.17. Types de chants émis par les troglodytes des localités B, YO1 et YO2, au début et à la fin de la saison de reproduction. Les cases **en jaune** représentent les chants émis par les oiseaux seulement au **début**. La case **en rouge** représente un chant émis seulement à la **fin**. Les cases **en orange** correspondent aux chants **émis toute la saison**. Enfin, les cases vides signifient que le chant n'a pas été émis par l'oiseau (*n* représente le nombre de chants enregistrés pour chaque individu au cours de la saison).

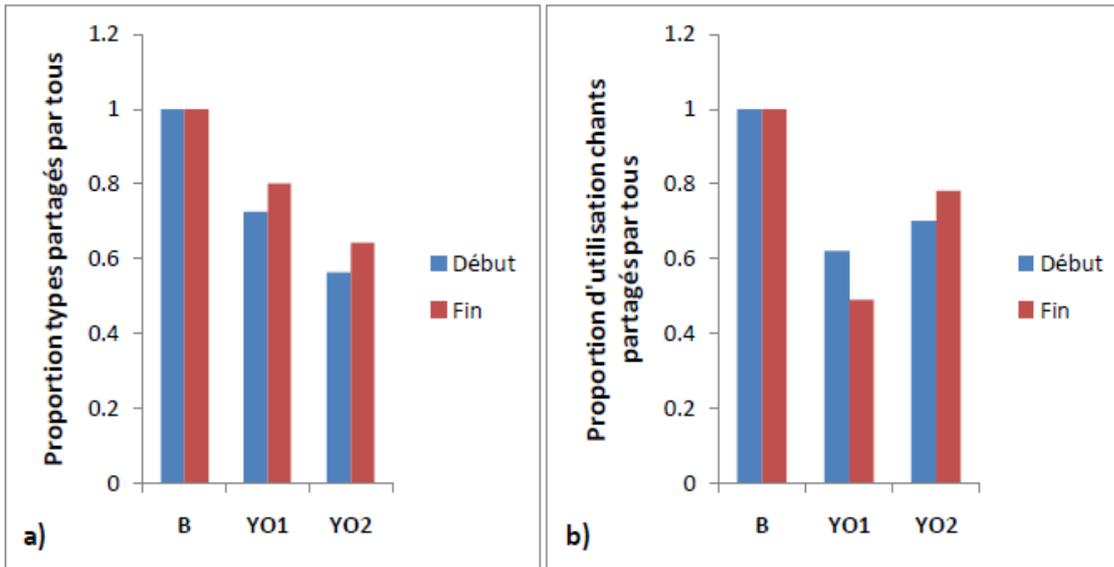


Figure 3.18. Partage de répertoire le long de la saison dans 3 groupes de voisins (B, YO1, YO2) : a) Proportion dans le répertoire du groupe des types de chants partagés par tous les voisins et b) Fréquence d'utilisation de types partagés par tous les voisins du groupe. Les différences ne sont pas significatives (tests χ^2 , $p > 0.05$).

Les types de chant partagés par tous les voisins du groupe se maintiennent durant toute la saison.

Les types de chant non- ou peu partagés ont tendance à disparaître du répertoire du groupe en fin de saison.

Il a une tendance à une homogénéisation du répertoire du groupe par la disparition des types non-partagés au cours de la saison.

3.3.3. Syntaxe des chants partagés

La figure 3.19 représente les séquences de syllabes qui composent les différents types de chants en version courte et en version longue. Au sein d'un groupe, les types de chants en version courte partagent moins de motifs que les types de chants en version longue. La partie suffixe est composée quasi exclusivement de motifs partagés entre types de chants d'un même groupe. Les types de chants partagés par plusieurs ou tous les voisins, possèdent des versions plus longues (avec plus de motifs partagés enchaînés dans le même ordre). Les chants non-partagés sont rares et n'ont jamais été enregistrés en version longue.

Une grande proportion des motifs partagés se trouvent dans la partie suffixe des chants, ce qui augmente la similarité entre les différents types de chants d'un même individu et au sein d'un même groupe.

La partie suffixe est plus courte ou inexistante dans les chants non partagés par les individus du groupe.

Figure 3.19. (page précédente). *Séquence en syllabes (voir alphabet de syllabes dans l'Annexe B) des différents types de chant chantés par les mâles de chaque groupe étudié en 2010. Dans la deuxième colonne (« Type »), les types de chant **partagés par tous les mâles du groupe** sont marqués **en rouge**, les types **non partagés** (chantés par un seul mâle du groupe) sont marqués **en vert** et les types **partagés par quelques mâles** du groupe sont marqués **en noir**. La syllabe encadrée correspond à la dernière syllabe de la version courte de chaque type de chant. Tous les chants possèdent au moins un motif contenant la « **syllabe répétée 5** » (motifs surlignés **en orange**), située généralement à la fin de la version courte des types de chant. Ce motif a été pris comme référence pour aligner les séquences des types de chant et établir la position relative de chaque syllabe dans la séquence. Les **motifs similaires ont été surlignés de la même couleur**. Ces motifs ont été alignés pour mettre en évidence le partage de motifs et l'organisation syntaxique entre types de chants. Les espaces vides sont causés par cet alignement et ne correspondent pas à des discontinuités dans les chants chantés. Pour chaque type de chant de chaque groupe, le chant le plus long enregistré a été utilisé pour établir sa séquence de syllabes.*

3.3.4. Discrimination voisin/étranger : Expériences de Diffusion

Nous avons montré que les mâles appartenant à un même groupe partagent significativement plus de syllabes et de types de chants que des individus appartenant à des groupes différents, et que le partage diminue avec la distance à différents degrés selon la taille des unités considérées. Afin de tester la capacité des mâles à discriminer entre le chant d'un individu voisin et celui d'un individu « étranger », des expériences de diffusion de chants simulant une intrusion territoriale de la part d'un voisin ou d'un étranger (appartenant à un groupe éloigné de plus de 2km) ont été réalisées en 2010 et 2011.

Au cours de la saison de reproduction, les contraintes sociales et physiologiques changent et pourraient moduler la réponse territoriale des mâles aux différents signaux diffusés (voir section 2.3). Aussi, la même expérience a été reproduite à chacune des trois périodes de la saison de reproduction (début, milieu et fin).

Les types de chants partagés entre les voisins sont chantés en deux versions distinctes, une version courte et une version longue (comportant une partie ajoutée à la suite de la version courte). De plus, au sein d'un groupe la version courte des types de chants contient

moins de motifs partagés que la version longue des types de chants et les chants non-partagés ne sont pas chantés en version longue. Tout au long de la saison, les versions courtes et longues sont chantées, mais en proportions différentes selon la période de la saison (Figure 3.2). Afin de tester la fonction des versions courte et longue des chants, les expériences de diffusion ont été réalisées avec des versions courtes et des versions longues de chants voisins et étrangers.

3.3.4.1. Mesure de la réponse territoriale

La réponse d'un mâle troglodyte à une intrusion territoriale comporte des mouvements d'approche vers la source, des postures agressives, des chants et des cris. Nous avons conservé pour les analyses, 4 paramètres quantifiés durant la période de 60 secondes suivant l'émission d'un signal et qui décrivent le mieux la réponse comportementale des sujets testés à une intrusion territoriale : la latence du premier chant (Lat1ch, en secondes) émis par le sujet testé en réponse à la diffusion, le nombre de chants émis (Nch), le nombre de changements de postes de chant (nP) et le temps passé à moins de 10 mètres du haut-parleur dans les premières 30 secondes du test (T<10m, en secondes). Plus le sujet testé chante, s'approche rapidement du haut-parleur et passe du temps à proximité de celui-ci, plus la réponse comportementale peut être considérée comme intense.

Les analyses ont été réalisées pour chaque paramètre séparément dans un premier temps. Ensuite, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée de façon à obtenir un descripteur unique de l'intensité de la réponse territoriale prenant en compte tous les paramètres mesurés et permettant une comparaison plus simple et claire entre les différentes situations expérimentales.

3.3.4.2. Discrimination voisin/étranger : Versions courtes

A. Début de la saison de reproduction : février-mars

Une première expérience de diffusion de chants simulant une intrusion territoriale a été réalisée en début de saison, entre février et mars. A cette période, les frontières des

territoires s'établissent et les couples se forment. Il y a donc une forte compétition entre les mâles.

Au début de la saison, 23 mâles ont été testés. La réponse au chant voisin est significativement plus forte que la réponse au chant étranger (Figure 3.20 a), avec un temps de latence inférieur et un nombre supérieur de chants émis et de changements de poste. La différence est significative entre les deux traitements (Test de Wilcoxon, $p < 0.05$, $N = 23$) pour 3 des paramètres analysés : latence de chant (Lat1ch), temps passé près du haut-parleur ($T < 10m$) et nombre de changements de poste (nP). Le nombre de chants émis n'est pas significativement différent entre les deux traitements.

B. Evolution le long de la saison de reproduction : Milieu (avril-mai) et Fin (juin-juillet)

En milieu et en fin de la saison, 21 mâles ont été testés pour chaque période. La réponse au chant voisin en version courte n'est plus significativement différente de la réponse au chant étranger en version courte, ceci pour aucune des 4 variables considérées ni au milieu de la saison (Figure 3.20 b) (Test de Wilcoxon, $p > 0.05$; $N = 21$), ni à la fin (Figure 3.20 c) (Test de Wilcoxon, $p > 0.05$; $N = 21$).

Pour les chants en version courte :

Au début de la saison de reproduction (février-mars), les réponses territoriales des mâles troglodytes sont plus intenses pour le chant d'un voisin que pour le chant d'un étranger.

Plus tard dans la saison, la réponse devient plus intense, et le chant étranger devient aussi réactogène que le chant voisin.

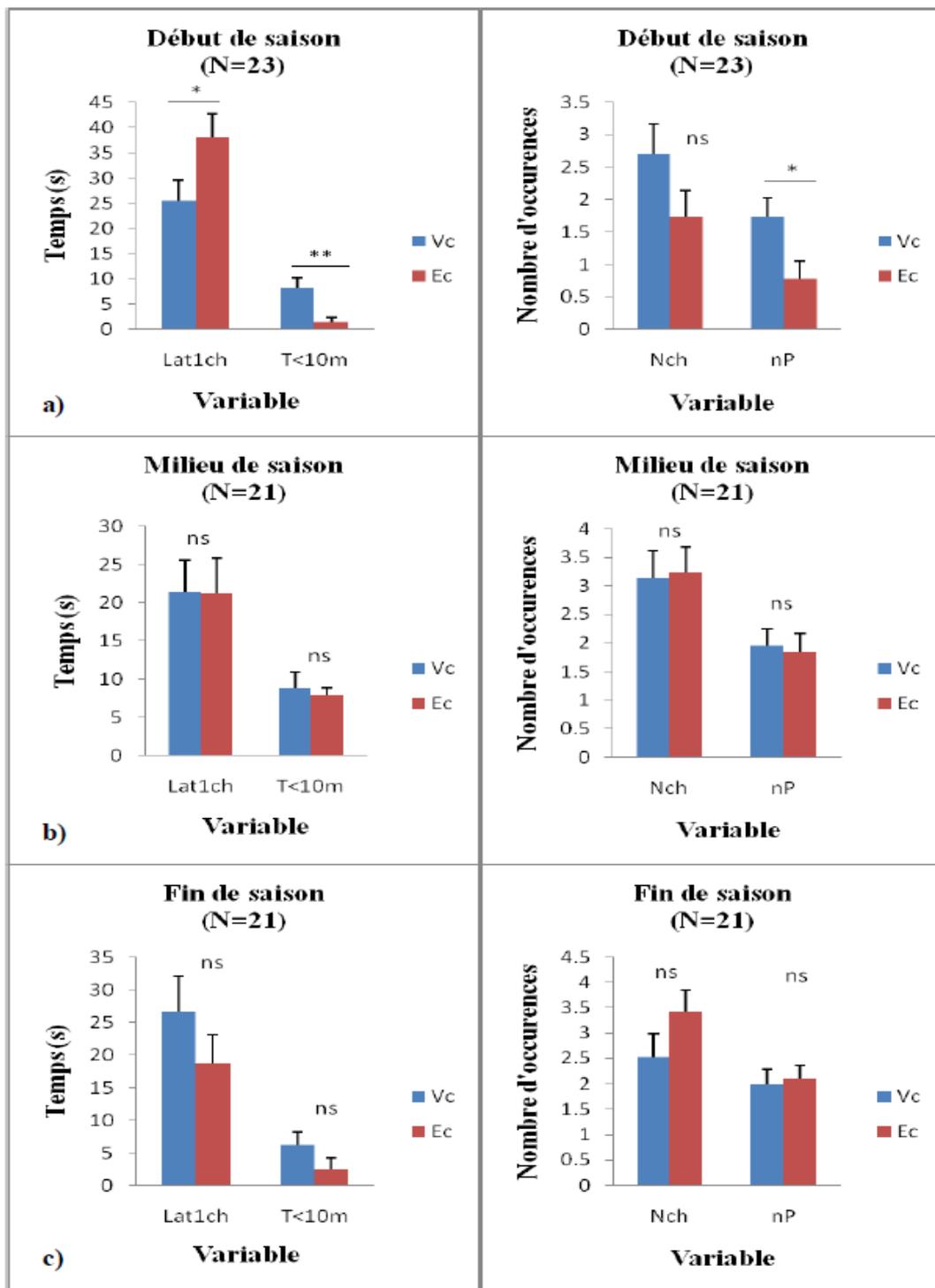


Figure 3.20. Réponse des mâles testés à la diffusion de chants de voisins (Vc) et d'étrangers (Ec) en version courte aux trois périodes de la saison : a) Début (février-mars) ; b) Milieu (avril-mai) ; c) Fin (juin-juillet). Variables mesurées (Moyenne±SE) : Lat1ch = Latence du 1er chant ; T<10m = Temps passé à moins de 10m du haut-parleur ; Nch = nombre de chants ; nP = nombre de changements de poste. Test de Wilcoxon pour échantillons appariés : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns $p > 0.05$.

3.3.4.3. Discrimination voisin/étranger : Versions longues

A. Début de la saison de reproduction : février-mars

Au début de la saison, 18 mâles ont été testés. La réponse au chant voisin en version longue n'est pas significativement différente de la réponse au chant étranger en version en longue, ceci pour aucune des 4 variables considérées (Tests de Wilcoxon, $p > 0.05$, $N = 18$; figure 3.21 a).

B. Evolution le long de la saison de reproduction : Milieu (avril-mai) et Fin (juin-juillet)

Au milieu et à la fin de la saison, 20 et 16 mâles ont été testés, respectivement. A ces 2 périodes, la réponse aux chants voisins en version longue devient significativement plus forte que la réponse aux chants étrangers en version longue. Au milieu de la saison, la réponse au chant voisin en version longue est significativement différente de la réponse au chant étranger en version longue, pour 2 des 4 variables considérées (Figure 3 .21 b) : la latence au premier chant (Lat1ch) et le nombre de changements de poste (nP). (Tests de Wilcoxon, $p > 0.05$; $N = 20$). A la fin de la saison, la réponse au chant voisin en version longue est significativement différente de la réponse au chant étranger en version longue, pour 2 des 4 variables considérées (Figure 3.21 c) : le temps passé à moins de 10 mètres du haut-parleur ($T < 10m$) et le nombre de changements de poste (nP). (Tests de Wilcoxon, $p > 0.05$; $N = 16$).

Pour les chants en version longue :

Au début de la saison de reproduction (février-mars), les mâles troglodytes ne répondent pas différemment à la diffusion d'un chant voisin ou étranger. Tous les chants en version longue ont un bas pouvoir réactogène.

Plus tard dans la saison, au milieu (avril-mai) et à la fin (juin-juillet), les mâles répondent plus fortement à la diffusion d'un chant voisin qu'à celle d'un chant étranger.

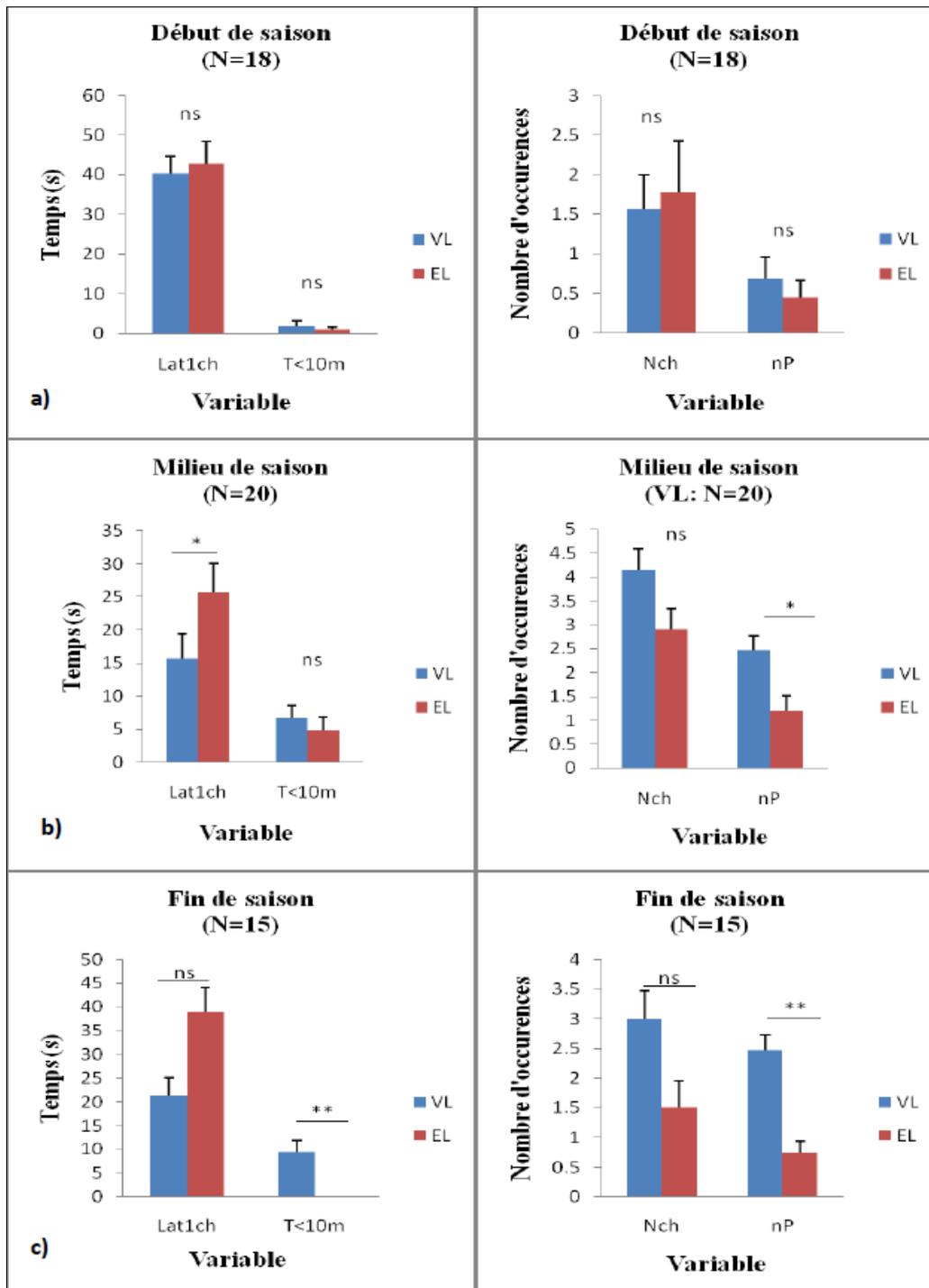


Figure 3.21. Réponse des mâles testés à la diffusion de chants de voisins (VL) et d'étrangers (EL) en version longue aux trois périodes de la saison : a) Début (février-mars) ; b) Milieu (avril-mai) ; c) Fin (juin-juillet). Variables mesurées (moyenne±SE) : Lat1ch = Latence du 1er chant ; T<10m = Temps passé à moins de 10m du haut-parleur ; Nch = nombre de chants ; nP = nombre de postes. Test de Wilcoxon pour échantillons appariés : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns $p > 0.05$.

3.3.4.4. Analyse en Composantes Principales (ACP): Scores des réponses

Pour simplifier la comparaison entre les différentes réponses et entre les périodes de la saison, un descripteur unique de l'intensité de chaque réponse prenant en compte les 4 variables a été obtenu à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP), réalisée sur l'ensemble des données de réponse correspondant aux 4 signaux et aux 3 périodes (Début, Milieu et Fin).

Le premier facteur de l'ACP explique 65.87% de la variabilité des données (Tableau 3.6). La corrélation de chaque variable au premier facteur est élevée, entre 0.70 et 0.87 (Tableau 3.7). Le premier facteur a donc été considéré suffisant pour décrire les réponses aux différents signaux et le score composite obtenu sur ce facteur 1 a été retenu comme descripteur unique de l'intensité de chaque réponse. Les signes de la corrélation indiquent la direction du facteur 1 : des valeurs de latence plus petites et des valeurs plus grandes de temps passé à <10m du haut-parleur, un nombre plus grand de chants et de changement de postes propre de réponses plus intenses, correspondent à des valeurs plus positives sur le facteur 1.

Eigenvalue	% Total	Cumulative	Cumulative
2.634812	65.87029	2.634812	65.8703
0.767975	19.19937	3.402787	85.0697
0.404901	10.12253	3.807688	95.1922
0.192312	4.80780	4.000000	100.0000

Tableau 3.6. *Eigenvalues et variance expliquée par chacun des facteurs de la ACP pour toute la saison.*

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Lat1ch	-0.850493	0.423006	0.075821
Nch	0.874196	-0.350686	-0.115991
nP	0.810651	0.287066	0.510306
T<10m	0.700070	0.619397	-0.353958

Tableau 3.7. *Corrélation de chaque variable aux 3 premiers facteurs de l' ACP pour toute la saison.*

A. Evolution le long de la saison : Réactivité

La figure 3.22 montre les scores de réponse (Moyenne \pm SE) aux 4 signaux diffusés pour chaque période de la saison, début, milieu et fin. Le tableau 3.8 résume les différences entre traitements (Tests de Wilcoxon pour échantillons appariés) à chaque période considérée ainsi que l'évolution de ces différences le long de la saison. D'une manière générale, les mâles augmentent leur réactivité à tous les signaux entre le début et le milieu de la saison. Au milieu de la saison, les mâles répondent intensément à toute intrusion territoriale. Cette réactivité décroît à nouveau vers la fin de la saison.

B. Evolution le long de la saison : Discrimination voisin/étranger

D'une manière générale, les individus répondent plus fortement aux chants voisins qu'aux chants étrangers. Au début de la saison, la différence est significative pour les versions courtes, tandis que pendant le reste de la saison, la différence est significative pour les versions longues.

C. Evolution le long de la saison : Versions courtes et versions longues

La réponse aux chants voisins diffusés est significativement plus forte pour les chants en version courte en début de saison uniquement mais cette différence s'estompe au long de la saison : l'intensité de la réponse aux chants de voisins en version longue augmente progressivement tandis qu'elle décroît pour les chants de voisins en version courte, entre le début et le milieu de la saison lorsque la proportion de chants longs augmente (avec l'apparition d'une courbe de distribution bimodale de la durée des chants ; voir section 3.1.2.). Quelle que soit la saison, la réponse aux chants d'étrangers en version longue est plus faible que pour les 3 autres signaux diffusés. La réponse aux chants étrangers en version courte augmente le long de la saison jusqu'à l'apparition de différences significatives dans la réponse entre les deux versions de chants étrangers, en fin de saison.

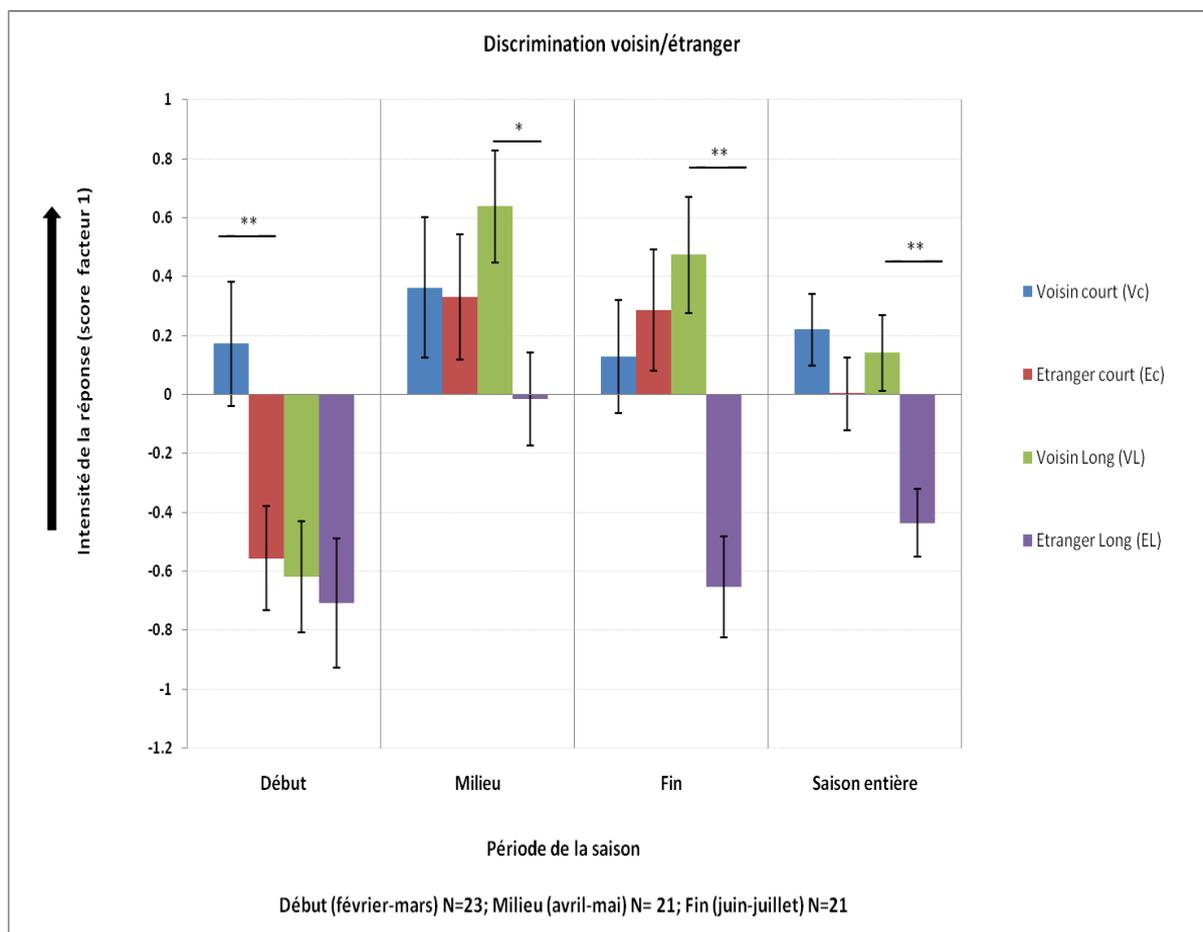


Figure 3.22. Scores de réponse (moyenne±SE) pour les différents signaux diffusés à chaque période de la saison : Début, Milieu, Fin, et pour la saison entière (scores obtenus à partir du facteur 1 de la ACP). La flèche sur l'ordonnée indique la direction de l'intensité de la réponse : des valeurs positives plus grandes sont associées à une réponse plus intense comportant des temps de latence plus faibles, plus de chants émis, plus de changements de poste et plus de temps passé près du haut-parleur. Test de Wilcoxon pour échantillons appariés : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns $p > 0.05$.

Wilcoxon Matched Pairs Test		Période			N		
Comparaison	Signaux	Début	Milieu	Fin	Début	Milieu	Fin
Versions courtes	Vc/Ec	xx	-	-	23	21	21
Version longues	VL/EL	-	x	xx	18	20	16

Tableau 3.8. Comparaisons deux à deux des réponses (scores du facteur1) à chaque traitement diffusé et à chaque période de la saison, début, milieu et fin. Le test de Wilcoxon pour échantillons appariés a été utilisé. En rouge sont marquées les différences significatives : *x* $p < 0.05$; *xx* $p < 0.01$.

Globalement, les troglodytes mâles répondent plus intensément aux chants d'un voisin qu'à ceux d'un individu étranger mais les chants en version courte et en version longue n'ont pas la même valeur réactogène et cette valeur varie selon la période de la saison.

3.4. CHAPITRE 4 : Comment s'identifier au sein du réseau ?

3.4. CHAPITRE 4 : Comment s'identifier au sein du réseau ?

Tous les mâles voisins d'un groupe partagent plus de 90% de leurs répertoires tant au niveau des types de chants que des syllabes. Les types de chants partagés sont chantés avec la même syntaxe par tous les voisins au sein d'un groupe et la « partie suffixe » de tous les types de chants en version longue est composée dans sa quasi totalité de motifs communs à tous les chants du groupe, organisés selon le même ordre. Ce phénomène de partage des types de chants et des suffixes, en plus de l'absence d'un type de chant non partagé propre à chaque individu du groupe, exclut la possibilité d'une reconnaissance individuelle par la syntaxe des chants. Comment se reconnaissent donc individuellement les membres d'un groupe qui partagent entre 90 et 100% de leurs répertoires ?

3.4.1. Utilisation différentielle des types de chants par individu (« chants préférés »)

Les mâles voisins d'un même groupe pourraient se reconnaître grâce à une utilisation différentielle des types de chants de leur répertoire. Les six périodes de 3 heures d'enregistrement continu réalisées en 2009 sur le groupe B, ont servi de base de données pour étudier la fréquence d'utilisation des différents types de chant du répertoire de chaque membre du groupe. Dans ce groupe, les 3 voisins adjacents possèdent le même répertoire de 5 types de chants qu'ils partagent avec tous les membres du groupe. Nous avons exploré la fréquence d'utilisation de chacun des 5 types de chants du répertoire pour chaque période d'enregistrement et par individu. Le tableau 3.9 indique la valeur moyenne (n=6 périodes) par individu du nombre de chants ainsi que le pourcentage d'utilisation de chaque type de chant. Il n'y a pas de différences significatives entre individus dans la proportion d'utilisation des différents types de chant pour chaque jour ni entre jours différents (Tests χ^2 , df=14, p<1).

Tous les types de chant du répertoire sont utilisés de façon équivalente par chaque mâle du groupe. Il n'y a pas d'indices d'un « type de chant préféré » permettant à chaque mâle de s'individualiser et ainsi de se différencier de ses voisins.

	type		
Mâle	de chant	N chants	% occurrence
B25	a	373	13.37%
	b	564	20.22%
	c	696	24.96%
	d	576	20.65%
	e	580	20.80%
Total B25		2789	100.00%
B27	a	502	21.13%
	b	557	23.44%
	c	502	21.13%
	d	582	24.49%
	e	233	9.81%
Total B27		2376	100.00%
B29	a	741	20.14%
	b	760	20.65%
	c	763	20.73%
	d	635	17.26%
	e	781	21.22%
Total B29		3680	100.00%
Groupe	a	1616	18.27%
	b	1881	21.27%
	c	1961	22.17%
	d	1793	20.27%
	e	1594	18.02%
Total Groupe		8845	100.00%

Tableau 3.9. Utilisation (en nombre et % d'occurrence moyens, N=6 jours) des différents types de chant du répertoire de chaque mâle du groupe et du groupe B entier. L'analyse a été réalisée sur 6 périodes d'enregistrements continus (3 heures/jour, 6 jours). Il n'y a pas de différences significatives dans la fréquence d'utilisation des types de chant ni entre les individus ni entre les jours d'enregistrement (Tests de χ^2 , $p > 0,05$).

3.4.2. Individualité dans la structure acoustique globale des types de chant

Afin d'examiner l'existence d'un possible codage individuel dans la structure générale des paramètres acoustiques des types de chants émis par les voisins au sein d'un même groupe, le Potentiel de Codage Individuel (PIC) a été calculé pour des paramètres temporels (rythme, tempo et durée du chant) et fréquentiels (fréquence au maximum d'énergie (peakF) et quartiles (Q25, Q50 et Q75)) de 368 chants de 10 individus (tableau 3.10) appartenant à 3 groupes de voisins. Pour cette analyse, les 11 types de chant utilisés étaient des types de chants partagés par tous les mâles voisins de chacun des 3 groupes étudiés en 2009.

Les valeurs de PIC >2 indiquent que la variation inter individuelle du paramètre correspondant est au moins 2 fois supérieure à sa variation intra-individuelle et le paramètre pourrait potentiellement être utilisé comme marqueur acoustique individuel. Les valeurs moyennes de PIC pour chaque groupe se situent dans l'ensemble entre 0.847 et 1.288, suggérant un faible potentiel de codage individuel pour les paramètres temporels et fréquentiels mesurés au sein de chaque groupe.

Néanmoins, dans chaque groupe peuvent être trouvés 1 à 2 types de chants ayant des valeurs de PIC supérieures à 2 pour certains paramètres (en gras dans le tableau 3.10). Ceci pourrait suggérer l'existence d'une possibilité de codage individuel dans la structure acoustique de certaines séquences ou syllabes particulières à l'intérieur de seulement certains types de chants. Remarquons que le caractère individuel repose chaque fois sur des paramètres acoustiques différents pour les différents types de chants potentiellement individualisables.

D'une manière générale, il ne semble pas y avoir de potentiel de codage individuel dans les paramètres acoustiques globaux des types de chants.

type de chant	PIC							chants	
	peak freq	Q25	Q50	Q75	durée	tempo	rythme	analysés (n)	mâles (n)
Ba	0.372	0.907	1.009	0.572	0.895	0.418	0.723	40	4
Bb	0.361	1.259	1.44	0.676	0.82	1.111	0.544	40	4
Bc	0.653	1.333	1.558	1.153	0.997	1.477	0.955	40	4
Bd	1.456	0.985	2.256	1.51	1.923	0.871	0.305	40	4
Ca	0.179	0.596	0.334	0.505	0.556	1.105	0.187	30	3
Cb	2.623	1.474	1.505	0.819	0.475	0.547	1.147	29	3
Cc	0.558	2.088	2.164	0.765	1.204	0.297	0.586	30	3
Cd	0.715	1.492	0.425	0.926	0.34	0.542	0.734	29	3
Da	1.037	1.567	1.504	2.357	0.746	1.561	0.463	30	3
Dc	0.079	0.757	1.013	1.808	0.782	0.783	1.644	30	3
Dc	1.467	1.522	0.961	1.506	0.579	1.814	0.817	30	3
Moyenne	0.864	1.271	1.288	1.145	0.847	0.847	0.847		
SD	0.747	0.43	0.617	0.585	0.433	0.433	0.433		

Tableau 3.10. Valeurs du Potentiel de Codage Individuel (PIC) des paramètres fréquentiels (peak freq, quartiles Q25, Q50, Q75) et temporels (durée, tempo et rythme) mesurés sur les chants entiers de 10 individus appartenant à 3 groupes de voisins. Seuls des chants partagés par tous les mâles voisins dans chaque groupe ont été pris en compte pour cette analyse. Les valeurs de PIC >2 (**en gras**) indiquent que le paramètre correspondant peut potentiellement être utilisé comme marqueur acoustique individuel.

3.4.3. Individualité dans la structure acoustique des syllabes répétées

Les résultats indiquent l'absence d'une signature individuelle au niveau des paramètres acoustiques globaux des types de chant, concernant le rythme et la répartition de l'énergie dans tout le chant, mais n'exclut pas la possibilité d'un codage plus fin au niveau des syllabes. Les mêmes paramètres que ceux utilisés pour les chants entiers ont été mesurés au niveau de séquences de « syllabes répétées ». Trois syllabes répétées différentes quant à leur structure acoustique ont été analysées indépendamment (figure 3.23). Ces 3 syllabes peuvent exister dans un même type de chant comme dans l'exemple de la figure 3.23.

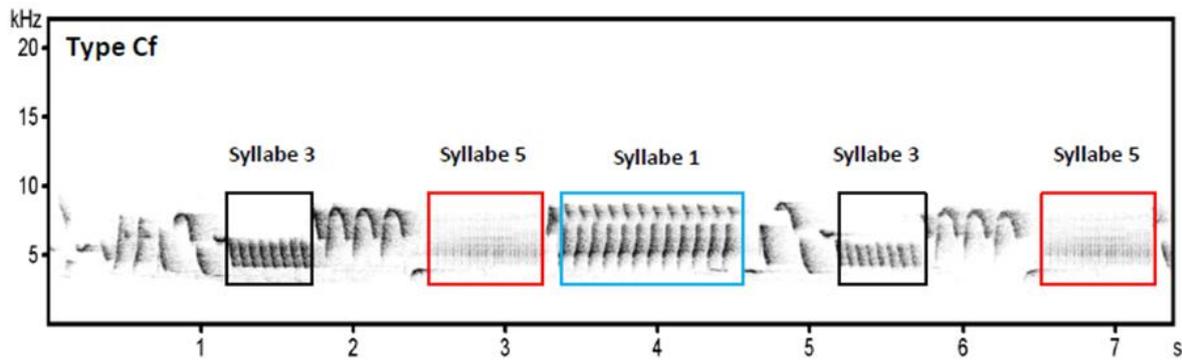


Figure 3.23. Exemple du type de chant Cf du groupe C contenant les 3 « syllabes répétées » analysées : syllabe 5, syllabe 3, et syllabe 1.

La **syllabe 5**, descendante à modulation de fréquence très rapide, occupant une bande de fréquence large entre 3-8 kHz et avec un rythme de répétition très élevé (figure 3.23), se trouve dans tous les chants de tous les groupes suivis dans la zone d'étude. Si cette syllabe contient suffisamment d'information pour permettre la différenciation individuelle au sein des groupes, cette information individuelle serait présente dans tous les chants chantés par les mâles, et donc disponible à tout moment pour leurs voisins.

Deux autres « syllabes répétées », la syllabe 1 et la syllabe 3, ont été analysées. Celles-ci ne sont pas présentes dans tous les groupes étudiés mais ce sont des syllabes partagées, donc chantées par tous les voisins de 3 groupes: les groupes C, YO1 et YO2. Pour ces trois groupes, 100% des types de chants contiennent la syllabe 5 plus une des deux autres syllabes (3 ou 1) et dans 75-86% des types de chant les 3 syllabes sont retrouvées ensemble.

La **syllabe 3** est une syllabe à fréquence descendante occupant une bande de fréquence étroite entre 4 et 6 kHz. (figure 3.23).

La **syllabe 1** est une syllabe composée avec une partie à fréquence montante et une partie à fréquence descendante, occupant une bande de fréquence large entre 3-9 kHz (figure 3.23).

Les différents paramètres acoustiques ont été mesurés sur des séquences de 5 répétitions de chaque syllabe et l'analyse a porté sur les chants de 15 mâles appartenant à 4 groupes de voisins (groupe B : 3 mâles ; groupe C : 3-4 mâles ; groupe YO1 : 4-5 mâles ; groupe YO2 : 4 mâles). Pour chaque syllabe, seuls les mâles pour lesquels suffisamment d'échantillons (minimum 7) avec un bon rapport signal/bruit étaient disponibles, ont été inclus dans l'analyse. Ainsi, pour la syllabe 5, les 15 mâles des 4 groupes ont pu être utilisés,

mais pour les deux autres syllabes non présentes dans le groupe B, uniquement 12 mâles appartenant à 3 groupes ont été pris en compte.

3.4.3.1. Syllabe 5 : Codage individuel dans une syllabe répétée présente dans tous les chants

Trois modes de calcul ont été utilisés pour rechercher les éventuels paramètres individualisés de la syllabe 5.

A. Potentiel de codage individuel (PIC)

Un total de 158 séquences de **syllabes 5** (chaque séquence contenant 5 répétitions de la **syllabe 5**) produits par 15 individus de 4 groupes différents (Groupes C, B, YO1, YO2) a été analysé (10 séquences par individu en moyenne).

Le tableau 3.11 représente les valeurs de PIC pour les paramètres fréquentiels et temporels mesurés, calculés pour les 15 individus tous groupes confondus (« TOUS »), et pour chaque groupe (« Groupe C, B, YO1, YO2 »). Lorsque tous les individus sont considérés pour le calcul de PIC, les valeurs sont supérieures à 1 pour tous les paramètres. Des valeurs de PIC >2 sont retrouvées pour 3 paramètres fréquentiels : **Q25**, **Q50**, **Q75**. Dans le domaine temporel, le **Rythme** (ratio son/silence) a une valeur de PIC >2 alors qu'un deuxième paramètre, le **Tempo** a une valeur de PIC très proche de 2 (=1.9).

Cependant, le calcul de PIC par groupe ne révèle pas les mêmes tendances. D'une part les valeurs de PIC sont <2 pour tous les paramètres sauf pour le rythme, et <1 pour la majorité des paramètres. D'autre part, les valeurs de PIC pour chaque paramètre sont très variables d'un groupe à un autre, suggérant qu'aucun paramètre à lui seul ne possède un degré de différenciation individuelle suffisant qui permette de discriminer clairement les différents voisins dans chaque groupe (et valable pour tous les groupes).

Syllabe 5	Paramètre	PIC				
		TOUS	Groupe C	Groupe B	Groupe YO1	Groupe YO2
Fréquentsiels	peak freq	1.464	1.035	0.702	1.158	0.966
	Q25	2.070	0.931	0.823	0.995	1.798
	Q50	2.141	1.008	0.651	0.523	1.758
	Q75	2.066	0.980	0.441	0.754	1.913
Temporels	tempo	1.909	1.621	0.983	1.361	1.686
	rythme	2.226	0.585	2.262	6.969	1.334
	durée	1.239	1.342	0.671	0.288	1.308
N individus		15	4	3	4	4

Tableau 3.11. Valeurs de PIC pour les différents paramètres acoustiques mesurés sur les séquences de 5 répétitions de la *Syllabe 5*, tirées des chants de 15 mâles appartenant à 4 groupes différents (Groupes C, B, YO1, YO2). Le calcul a été effectué une première fois pour les 15 mâles tous groupes confondus, sans tenir compte de leur groupe d'appartenance (colonne « TOUS ») ; un deuxième calcul de PIC a été réalisé par groupe en tenant compte uniquement des 3-4 mâles venant de chaque groupe de voisins.

Pour la syllabe 5, présente dans tous les chants de la zone d'étude :

Au niveau de la zone d'étude, il existe un potentiel de codage individuel dans la répartition de l'énergie et dans l'organisation temporelle des séquences.

Cependant, au sein des groupes, les valeurs de PIC entre mâles voisins deviennent faibles pour tous les paramètres.

B. Inter-corrélations

Les modulations de fréquence des syllabes répétées 5 des mâles appartenant à deux groupes (groupes C et B) ont été analysées par inter-corrélations (figure 3.24). Au sein d'un même groupe, il n'y a pas de différences significatives entre les séquences chantées par un même individu (intra individuel) et les séquences chantées par des individus différents (inter

individuel). Les valeurs de corrélations entre les séquences de syllabes d'individus différents appartenant au même groupe (inter individuel) ou à des groupes différents (inter groupe) ne sont pas non plus significativement différentes.

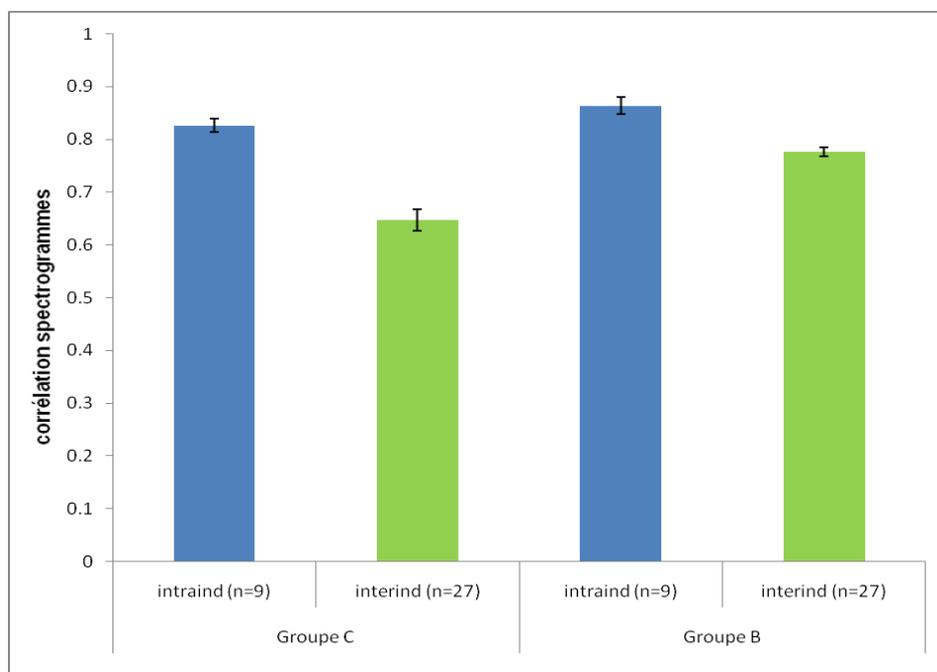


Figure 3.24. Valeurs moyennes ($moy \pm SE$) de corrélation entre paires de spectrogrammes chantés par le même individu (« intraind ») et par des individus différents (« interind ») au sein des groupes C (3 mâles) et B (3 mâles). Les différences ne sont pas significatives (tests de permutation, $p > 0.05$).

C. Analyse en facteurs discriminants (DFA)

Les 7 paramètres mesurés sur les séquences des 15 mâles ont été utilisés dans une analyse par facteurs discriminants (DFA) afin de réaliser une recherche préliminaire de la meilleure combinaison de paramètres, produisant le minimum d'erreurs de classification. Le meilleur set de variables inclut à nouveau les 5 paramètres pour lesquels des valeurs de PIC supérieures à 2 (ou très proches, pour le Tempo : 1.909) avaient été obtenues. Ces paramètres sont : Q25, Q50, Q75, Rythme et Tempo. C'est donc sur ces 5 paramètres qu'une DFA a été effectuée.

Discrimination individuelle : Les deux premiers facteurs discriminants contiennent 77% de la variabilité entre individus, avec les 3 quartiles fortement corrélés au premier

facteur. Le pourcentage de classification correcte par mâle des chants des 15 mâles, obtenu avec la DFA, est de 72.85%.

Discrimination par groupe : Comme les 15 individus appartiennent à 4 groupes de voisins distincts, une **DFA par groupe** a été réalisée. Le pourcentage de classification correcte des chants est de 73.51%, indiquant une variabilité inter groupe non-négligeable dans les paramètres acoustiques de la **syllabe 5** pouvant biaiser la recherche de codage individuel dans ces paramètres. Ceci suggère également une possibilité de codage de groupe dans les paramètres fréquentiels et temporels de la **syllabe 5**.

Discrimination individuelle entre voisins : Afin d'éviter l'effet de la variabilité inter groupe dans l'analyse, une nouvelle DFA a été réalisée pour chacun des 4 groupes séparément. Au sein de chaque groupe, le pourcentage de classification correcte des mâles voisins est de $91.16\% \pm 3.79$ (moyenne \pm SD, N=4) (tableau 3.12). Le premier facteur contient 57-94% de la variabilité entre mâles voisins. Les deux premiers facteurs contiennent 91-100% de la variabilité entre mâles voisins.

Cross-correlation : Afin de valider les résultats obtenus, la moitié (choisie de façon aléatoire) des échantillons analysés pour chaque mâle a servi de base pour la classification de l'autre moitié. Le pourcentage de classification correcte diminue, mais reste supérieur à 78% pour l'analyse incluant les 15 mâles et à 87.07 ± 4.26 pour les analyses par groupe (tableau 3.12).

Analyse canonique : Les coordonnées des chants sur les deux premiers facteurs montrent une nette différence individuelle. La figure 3.25 indique l'emplacement relatif des séquences de **syllabe 5** analysées pour les mâles de chaque groupe dans l'espace formé par les deux premières racines canoniques obtenues à partir des 5 paramètres analysés (Q25, Q50, Q75, Rythme et Tempo) dans la DFA.

Au niveau de la syllabe 5, le codage individuel semble reposer sur un ensemble de paramètres acoustiques et non sur un seul paramètre en particulier.

% de classification correcte		
Syllabe 5	sans cross-correl	avec cross-correl
C11	71.43	71.43
C12	100.00	100.00
C13	50.00	50.00
C14	100.00	100.00
Groupe C	83.33	83.33
B21	85.71	85.71
B25	100.00	100.00
B27	87.50	75.00
Groupe B	91.30	86.96
Y1	66.67	66.67
Y2B	92.31	92.31
Y2H	100.00	57.14
Y3	100.00	100.00
Groupe YO1	90.00	78.00
Y5	100.00	100.00
Y7	100.00	100.00
Y7W	100.00	100.00
Y6	100.00	100.00
Groupe YO2	100.00	100.00
Moyenne \pm SD	91.16 \pm 3.79	87.07 \pm 4.26

Tableau 3.12. *Pourcentage de classification correcte de la syllabe 5 entre mâles voisins obtenu à partir de l'analyse de facteurs discriminants (DFA) dans 4 groupes de voisins (Groupes C, B, YO1, YO2). Les % sont montrés par mâle et par groupe.*

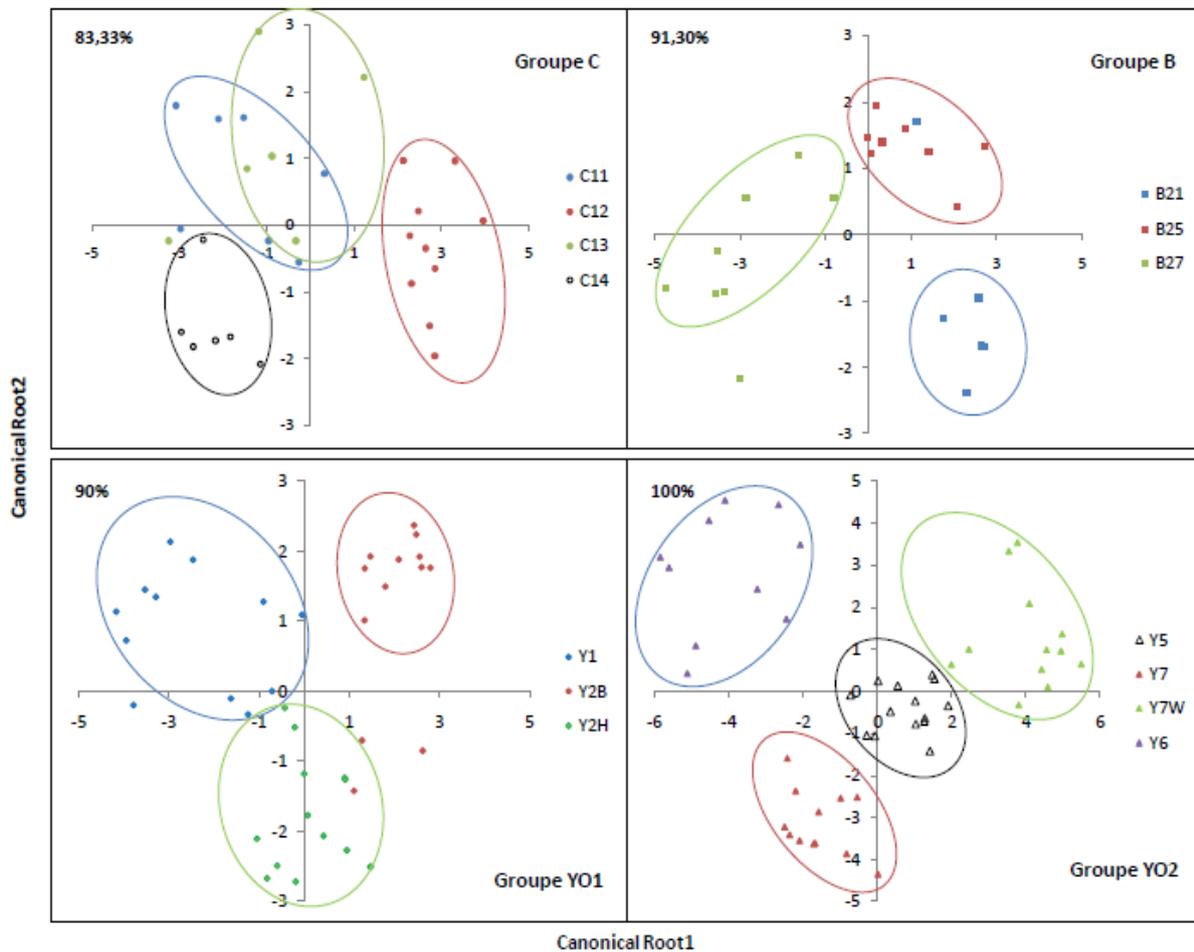


Figure 3.25. Emplacement de chaque séquence de 5 répétitions de la *syllabe 5* selon ses coordonnées sur les racines canoniques 1 et 2 obtenues à partir des 5 paramètres (*Q25, Q50, Q75, Rythme et Tempo*). L'analyse a été réalisée au sein de chaque groupe (Groupes C, B, YO1, YO2) et le % de classification correcte est marqué en haut à gauche de chaque graphique. Chaque point correspond à une séquence de *syllabe 5* analysée.

3.4.3.2. Syllabes 3 et 1 : Codage individuel dans deux syllabes répétées à distribution plus restreinte

Des analyses de PIC et des DFA ont été réalisées sur 2 autres « syllabes répétées » (syllabes 3 et 1) présentes dans 3 groupes de la zone d'étude uniquement. Les mêmes paramètres acoustiques que pour la syllabe 5 ont été utilisés afin de pouvoir comparer les résultats entre syllabes différentes.

A. Potentiel de codage individuel (PIC)

Un set de 116 séquences de la **syllabe 3** et 111 séquences de la **syllabe 1** chantées par 12 mâles de 3 groupes distincts (Groupes C, YO1, YO2) a été analysé. Le tableau 3.13 contient les valeurs de Potentiel de Codage Individuel (PIC) pour chaque paramètre analysé sur la syllabe 3 et sur la syllabe 1.

Syllabe 3 : Lorsque le PIC est calculé pour tous les mâles tous groupes confondus, les valeurs de PIC sont <2 pour tous les paramètres mesurés. Les valeurs sont >1 pour les quartiles (Q25, Q50, Q75), et pour le Tempo. Lorsque le calcul se fait par groupe, les valeurs de PIC sont toutes <2 , sauf pour le Tempo dans le groupe C (tableau 3.13).

Syllabe 1 : Lorsque le PIC est calculé pour tous les mâles tous groupes confondus, les valeurs de PIC sont <2 pour tous les paramètres mesurés. Les valeurs sont supérieures >1 pour les quartiles Q50 et Q75 uniquement. Lorsque le calcul se fait par groupe, les valeurs de PIC sont toutes <2 (tableau 3.13).

Dans les syllabes 3 et 1, il n'y a pas de Potentiel de Codage Individuel (PIC) fort pour aucun des paramètres mesurés.

		PIC			
Syllabe 3	Paramètre	TOUS	Groupe C	Groupe YO1	Groupe YO2
Fréquentsiels	peak freq	0.769	0.278	0.654	0.311
	Q25	1.063	0.883	1.185	0.166
	Q50	1.112	0.384	1.252	0.254
	Q75	1.033	0.171	1.265	0.318
Temporels	tempo	1.767	2.201	1.447	1.121
	rythme	0.746	1.231	0.393	0.455
	durée	0.980	0.848	0.995	0.956
N individus		13	4	5	4

		PIC			
Syllabe 1	Paramètre	TOUS	Groupe C	Groupe YO1	Groupe YO2
Fréquentsiels	peak freq	0.832	0.871	0.592	0.596
	Q25	0.980	0.775	0.761	0.714
	Q50	1.151	0.994	0.678	1.051
	Q75	1.351	1.165	0.753	1.075
Temporels	tempo	0.616	0.307	0.714	0.969
	rythme	0.610	0.390	0.772	0.568
	durée	0.681	0.102	0.933	0.916
N individus		12	3	5	4

Tableau 3.13. Valeurs de PIC pour les différents paramètres acoustiques mesurés sur les séquences de 5 répétitions de la **syllabe 3** et de la **syllabe 1**, tirées des chants de 13 et 12 mâles respectivement, appartenant à 3 groupes (Groupes C, YO1, YO2). Le calcul a été effectué une première fois pour les 15 mâles tous groupes confondus, sans tenir compte de leur groupe d'appartenance (colonne « TOUS ») ; un deuxième calcul de PIC a été réalisé par groupe en tenant compte uniquement des 3-5 mâles venant de chaque groupe de voisins.

B. Analyse en facteurs discriminants (DFA)

Les mêmes 5 paramètres fréquentsiels (Q25, Q50, Q75) et temporels (Rythme, Tempo) ont été utilisés dans les DFA pour la **syllabe 3** et pour la **syllabe 1** (12 mâles, 3 groupes).

Discrimination individuelle : les deux premiers facteurs de la DFA par individu (12 mâles, tous groupes confondus), contiennent 61.3% (**syllabe 3**) et 83% (**syllabe 1**) de la variabilité entre individus. Le pourcentage de classification correcte par mâle, obtenu avec la DFA est de 65% (et augmente à 78% avec la cross-corrélation) pour la **syllabe 3**. Pour la

syllabe 1, le pourcentage de classification correcte par mâle, est de 55.3% (et 54.4% avec la cross-corrélation).

Discrimination par groupe : comme les 12 individus appartiennent à 3 groupes de voisins distincts, une **DFA par groupe** a été réalisée. Le pourcentage de classification correcte des chants est de 71.70% pour la **syllabe 3** et de 64% pour la **syllabe 1**, indiquant à nouveau une variabilité inter groupe non-négligeable dans les paramètres acoustiques des syllabes. Ceci suggère à nouveau une possibilité de codage de groupe dans les paramètres fréquentiels et temporels des syllabes 3 et 1.

Discrimination individuelle entre voisins : afin d'éviter l'effet de la variabilité inter groupe dans l'analyse, une nouvelle DFA a été réalisée pour chacun des 3 groupes séparément. Au sein de chaque groupe, le pourcentage de classification correcte des mâles voisins (moyenne \pm SD, N=3) est de 86.54% \pm 5.70 pour la **syllabe 3** et de 83.43% \pm 12.76 pour la **syllabe 1** (tableau 3.14). Le premier facteur contient 56-91% de la variabilité entre mâles voisins pour la **syllabe 3** et 60-69% pour la **syllabe 1**. Les deux premiers facteurs contiennent 84-100% de la variabilité entre mâles voisins pour la **syllabe 3** et 87-100% pour la **syllabe 1**.

Cross-validation : Afin de valider les résultats obtenus, la moitié (choisie de façon aléatoire) des échantillons analysés pour chaque mâle a servi de base pour la classification de l'autre moitié. Le pourcentage de classification correcte diminue mais reste important : 78.46 \pm 9.80 pour la **syllabe 3** et 76.64 \pm 12.56 pour la **syllabe 1** (tableau 3.14).

Les syllabes 3 et 1, plus restreintes dans leur distribution, ont un degré plus bas d'individualisation que la syllabe 5, omniprésente dans les chants de l'espèce.

Le codage individuel semble reposer sur un ensemble de paramètres acoustiques et non sur un paramètre en particulier.

% de classification correcte			% de classification correcte		
Syllabe 3	sans cross-correl	avec cross-correl	Syllabe 1	sans cross-correl	avec cross-correl
C11	100.00	80.00	C11	70.00	90.00
C12	88.89	88.89	C12	100.00	90.00
C13	90.00	100.00	C13	100.00	88.89
Groupe C	93.10	89.66	Groupe C	89.66	89.66
Y1	70.00	50.00	Y1	66.67	77.78
Y2B	100.00	90.00	Y2B	70.00	40.00
Y2H	60.00	30.00	Y2H	40.00	50.00
Y3	100.00	100.00	Y3	70.00	60.00
Y3W	90.00	90.00	Y3W	100.00	100.00
Groupe YO1	83.67	71.43	Groupe YO1	68.75	64.58
Y5	55.56	33.33	Y5	80.00	90.00
Y7	88.89	100.00	Y7	88.89	55.56
Y7W	88.89	66.67	Y7W	100.00	80.00
Y6	100.00	100.00	Y6	100.00	75.00
Groupe YO2	82.86	74.29	Groupe YO2	91.89	75.68
Moyenne \pm SD	86.54 \pm 5.70	78.46 \pm 9.80	Moyenne \pm SD	83.43 \pm 12.76	76.64 \pm 12.56

Tableau 3.14. Pourcentage de classification correcte de la syllabe 3 et de la syllabe 1 par individu, au sein de 3 groupes (Groupes C, YO1, YO2). Les % sont obtenus avec l'analyse de facteurs discriminants (DFA), incluant 3 paramètres fréquentiels (Q25, Q50 et Q75) et 2 paramètres temporels (Tempo, Rythme). Les valeurs sont présentées par mâle et par groupe pour chaque syllabe.

3.4.3.3. Effet de l'addition des caractéristiques individuelles de répartition d'énergie de plusieurs syllabes

Certaines syllabes permettent de discriminer effectivement les différents mâles du groupe. Cependant, en raison des phénomènes de dégradation des signaux acoustiques dus à la propagation, des « indices » individuels présents sur certaines syllabes pourraient disparaître. Est-ce que, lorsque l'information de plusieurs syllabes est combinée, la répartition de l'énergie dans certaines syllabes du chant suffit pour discriminer individuellement les chants?

Une analyse discriminante tenant compte uniquement de ces 3 variables fréquentielles Q25, Q50 et Q75 a été réalisée afin de savoir si l'addition des mêmes paramètres d'une ou de deux nouvelles syllabes, renforce la capacité de discrimination individuelle du modèle. Seulement les 11 individus pour lesquels les séquences des 3 syllabes (**syllabes 5, 3 et 1**)

avaient été analysées ont fait partie de cette analyse discriminante, pour un set de 96 séquences de chaque syllabe.

Le tableau 3.15 illustre les résultats de la DFA en termes du pourcentage de classifications correctes obtenues, lors de l'analyse de chacune des trois syllabes séparément et lors de l'analyse de chaque syllabe en association avec une ou les deux autres syllabes. La répartition de l'énergie (Q25, Q50, Q75) d'une seule syllabe du chant permet de différencier les chants des 11 mâles avec 40-60% de classifications correctes. Si la répartition de l'énergie de deux syllabes est considérée pour l'analyse, le pourcentage augmente à 77-86% de classifications correctes selon les syllabes impliquées. Si la répartition de l'énergie des trois « syllabes répétées » est prise en compte dans l'analyse, le pourcentage de classifications correctes monte à 94.79%.

% de classification correcte (DFA)			
Q25,Q50,Q75	1 Syllabe	2 Syllabes	3 Syllabes
Syllabe 5	59.38	86.46	94.79
Syllabe 3	61.46	85.42	94.79
Syllabe 1	40.63	77.08	94.79

Tableau 3.15. *Pourcentage de classification correcte obtenu avec l'analyse de facteurs discriminants (DFA) pour chacune des 3 syllabes analysées, les syllabes 5, 3 et 1. La première colonne (« 1 Syllabe ») indique le pourcentage de classifications correctes lorsque l'analyse portait sur les données de la syllabe seule. La deuxième colonne (« 2 Syllabes ») indique la moyenne du pourcentage de classification correcte lorsque l'analyse portait sur les données de la syllabe (par exemple, syllabe 5) et de chacune des deux autres syllabes (par exemple, syllabes 5 et 3, ou syllabes 5 et 1). La troisième colonne (« 3 Syllabes ») indique le pourcentage de classification correcte lorsque l'analyse portait sur les données des 3 syllabes en même temps.*

Analyse canonique : Les coordonnées canoniques des chants sur les deux premiers facteurs montrent une nette différence entre les individus au sein de chaque groupe de voisins adjacents (figure 3.26) lorsque la répartition de l'énergie des 3 « syllabes répétées » est considérée. A l'intérieur de chaque groupe, les individus sont clairement différenciés, sans superposition (tests de distances de Mahalanobis, $p < 0.01$). Trois mâles sont superposés, mais

chacun appartient à un groupe différent, suggérant une limite dans la variabilité possible de codage avec ces 3 paramètres.

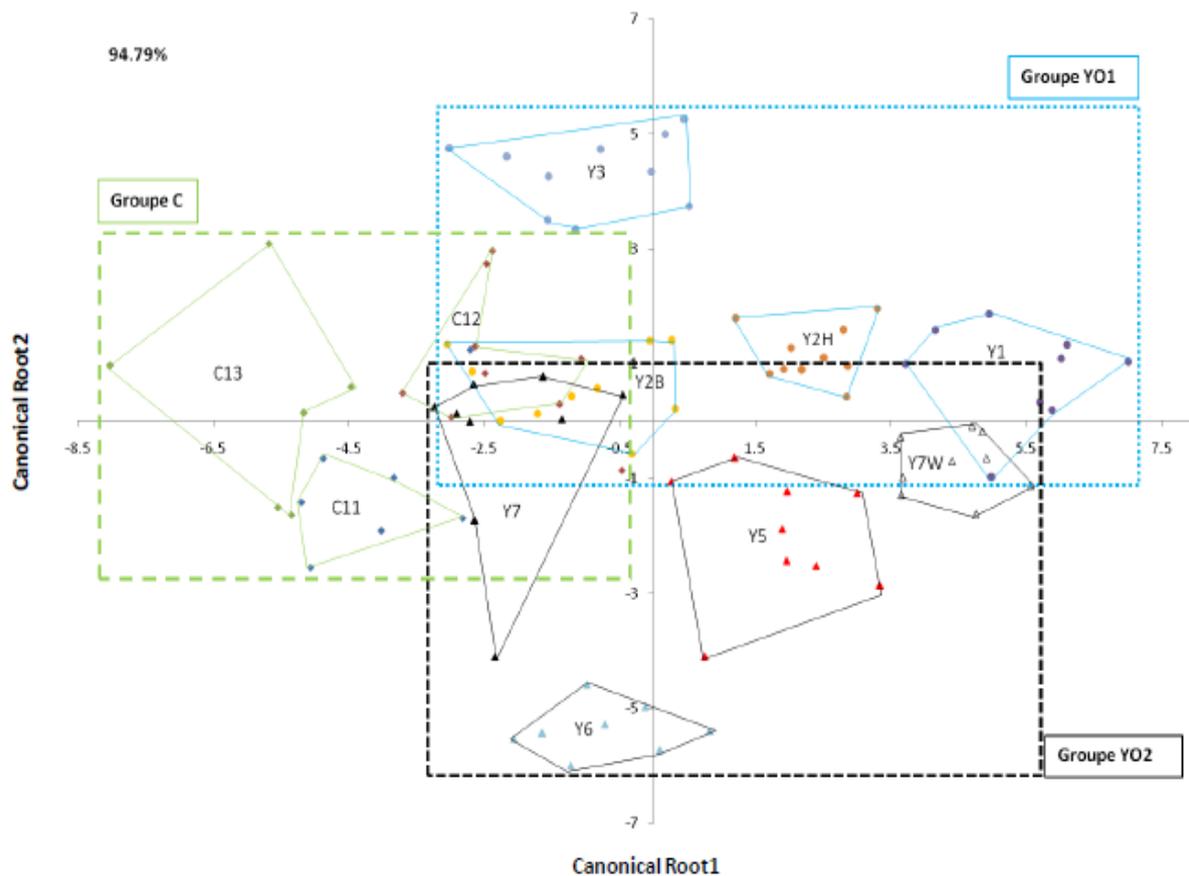


Figure 3.26. Individualité dans la répartition de l'énergie de 3 syllabes combinées dans les chants de 11 mâles appartenant à 3 groupes de voisins (groupes C, YO1, YO2). Les variables prises en compte pour l'analyse en facteurs discriminants (DFA) sont Q25, Q50 et Q75 pour chacune des 3 syllabes (syllabes 5, 3 et 1). Chaque point correspond aux coordonnées d'un chant sur les deux premiers facteurs canoniques combinant les paramètres acoustiques des 3 syllabes. Un pourcentage de classification correcte de 94.75% est obtenu. Les points les plus externes de chaque individu sont reliés par une ligne, avec le code de chaque mâle au centre. Les individus sont réunis par groupe (lignes pointillées).

Aucun des paramètres mesurés sur les différentes syllabes ne présente de potentiel de codage individuel suffisant. Cependant, si les paramètres de répartition de l'énergie (Q25, Q50 et Q75) de 3 syllabes sont analysés ensemble, un haut degré de discrimination entre individus est atteint.

Des expériences de diffusion de chants devront être réalisées afin de tester si les mâles sont effectivement capables de discriminer des individus sur la base des différences individuelles de répartition d'énergie mises en évidence sur certaines syllabes.

3.5. CHAPITRE 5 : Quelle est la dynamique des interactions au sein du réseau ?

3.5. CHAPITRE 5 : Quelle est la dynamique des interactions au sein du réseau?

Comment les mâles voisins interagissent-ils entre eux ? Existe-t-il un leader acoustique ou des relations privilégiées entre certains voisins ? Comment le répertoire de chants est-il utilisé durant les interactions acoustiques ?

Six périodes d'enregistrements continus de 3 heures sur 6 jours distincts menées en mai et juin 2009 au sein du groupe B, ont été utilisées pour décrire la dynamique des interactions entre mâles voisins. Le groupe B comprend 3 voisins adjacents (B25, B27 et B29) enregistrés simultanément. Chaque chant enregistré a été identifié et étiqueté (voir matériels et méthodes, section 2.7.2.). Les chants ont également été analysés selon leur contexte d'émission. Deux modalités d'émission clairement identifiables ont été prises en compte dans les analyses : 1) le chant en solitaire (« solo »), lorsqu'un seul mâle chante et tous les autres sont silencieux. 2) le chant en interaction, lorsque plusieurs individus chantent en alternant leurs chants.

3.5.1. Dynamique générale d'émission des chants

Les mesures du temps de début et de fin de chaque chant ont été utilisées pour définir la durée de chaque chant et la durée de chaque intervalle inter-chants (ISI) entre chants consécutifs, c'est-à-dire le temps entre la fin d'un chant et le début du chant suivant.

La figure 3.27a présente la distribution des intervalles inter-chants (ISI) entre tous les chants consécutifs du groupe, obtenus avec l'analyse des 6 périodes d'enregistrement en continu. La courbe de distribution présente 2 pics. Le pic principal, entre 0 et 1 seconde, correspond à des intervalles entre chants consécutifs de mâles différents et indique une forte tendance des mâles à chanter immédiatement après la fin du chant de leurs interlocuteurs. La partie négative de la courbe (hachurée  dans la figure 3.27a) indique les événements d'« overlap » (superposition de chants), lorsqu'un chant commence avant la fin du chant précédent). Ces événements ont lieu dans 38,58% des échanges acoustiques entre voisins. Le pic secondaire, entre 4 et 6 secondes correspond exactement à la distribution des intervalles entre chants consécutifs d'un même individu chantant en solitaire (« solo », figure 3.27c).

La distribution des intervalles entre chants consécutifs d'un même mâle lorsqu'il chante en interaction avec ses voisins (« interaction », figure 3.27c), présente un pic unique entre 6 et 7 secondes. La durée des intervalles entre les chants d'un même individu est

significativement supérieure en situation d'interaction (moy±SD= 9.21±5.65, N= 5466) qu'en situation de « solo » (moy±SD= 6.77±3.84, N= 1924) (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.001$).

La figure 3 .27b présente la courbe de distribution de la durée des chants, pour tous les chants émis par le groupe durant les 6 périodes d'enregistrement en continu. La figure 3.27d présente la distribution de la durée des chants émis dans chaque situation, « solo » et « interaction ». La durée des chants montre une distribution équivalente dans les deux situations, avec un pic unique entre 4 et 6 secondes. La durée des chants en « solo » (moy±SD= 4.34±1.50, N= 1924) et en interaction (moy±SD= 4.55±1.59, N= 5466) n'est pas significativement différente (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$).

Environ 90% des chants du groupe sont émis en contexte d'interaction.

Le rythme individuel de chant change significativement selon le contexte : lors des interactions acoustiques, les mâles diminuent leur rythme de chant en augmentant la durée des intervalles inter-chant (ISI), sans varier significativement la durée des chants.

Les mâles ont une forte tendance à alterner leurs chants durant les interactions, mais les évènements d' « overlap » ont néanmoins lieu dans 38% des échanges acoustiques entre voisins.

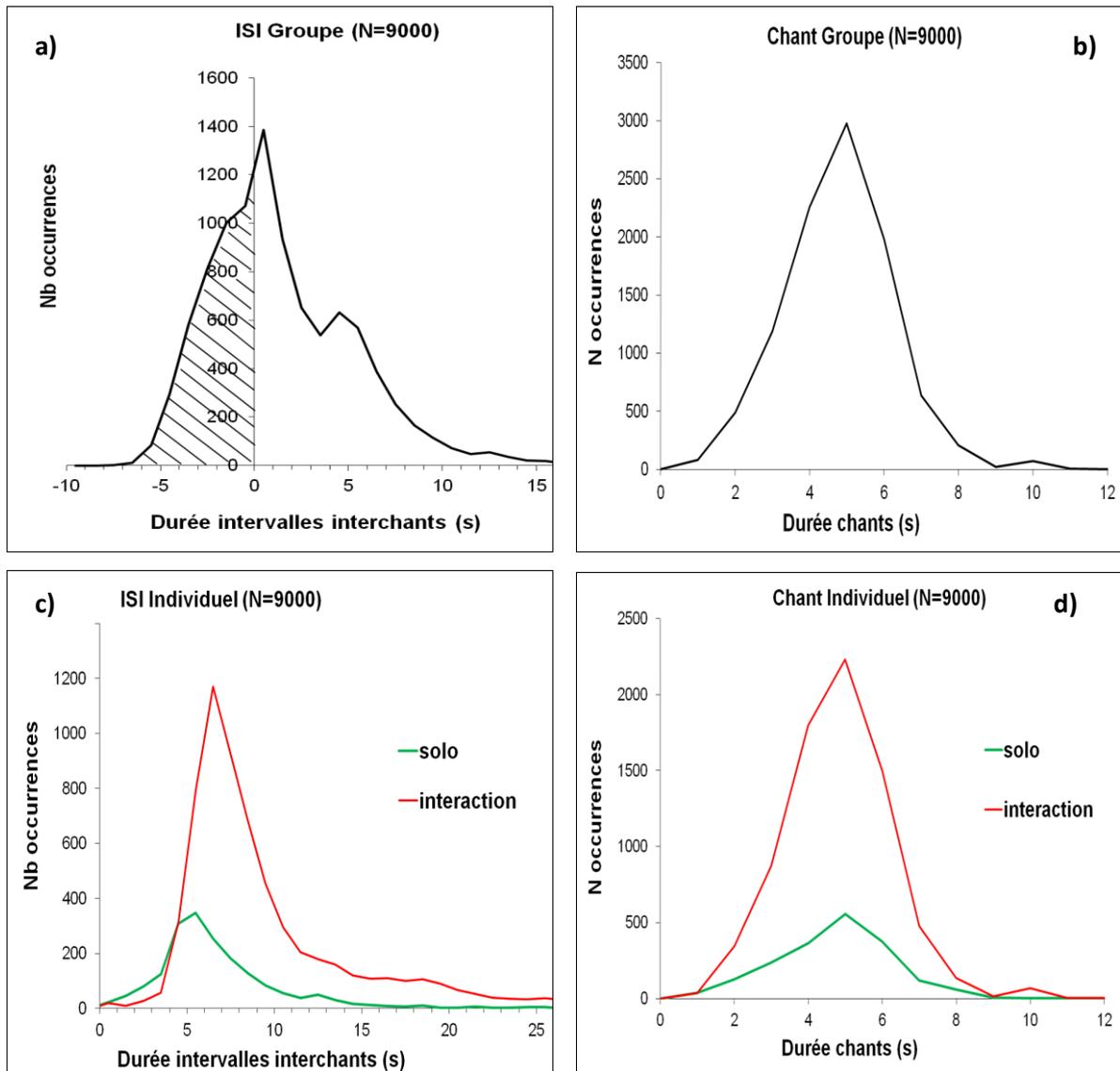


Figure 3.27. a) Distribution de la durée des intervalles inter-chant (ISI), entre tous les chants consécutifs produits par le groupe B, durant les 6 périodes d'enregistrement en continu (3 heures/période). La partie hachurée correspond aux évènements d' « overlap » entre chants d'individus différents. b) Distribution de la durée de tous les chants produits par le groupe B, durant les 6 périodes d'enregistrement en continu (3 heures/période). c) Distribution de la durée des intervalles inter-chant (ISI) individuels, calculée entre tous les chants consécutifs émis par un même individu, dans deux situations de chant : en « solo » et en « interaction » (les données pour les 3 mâles du groupe B sont compilées). d) Distribution de la durée des chants émis par les 3 mâles du groupe B dans deux situations de chant : en « solo » et en « interaction ».

3.5.2. Production de chants selon la situation (« solo » vs interaction)

Au total, 9036 chants produits par les 3 mâles du groupe ont été identifiés et analysés. La figure 3.28 indique le nombre de chants produits par chaque individu en « solo » et en interaction, durant chaque jour d'enregistrement. Plus du 90% des chants sont produits en contexte d'interaction acoustique chaque jour.

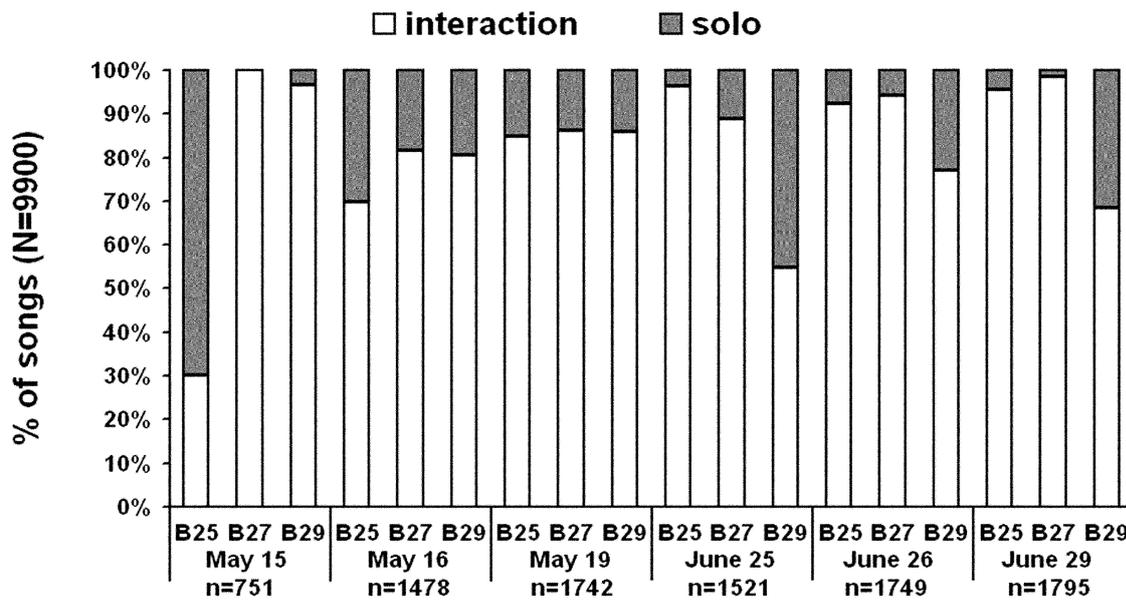


Figure 3.28. Pourcentage de chants chantés dans chacun des 2 contextes de chant, en « solo » (barres grises) et en interaction (barres blanches) par chaque mâle du groupe B. Les résultats sont classés par jour. Une période de 3 heures d'enregistrement continu a été menée chaque jour.

3.5.3. Stratégies de chant en interaction

3.5.3.1. Existe-t-il un leader acoustique ?

Existe-t-il un membre du groupe plus actif acoustiquement que ses voisins au sein du groupe ? Si l'on s'intéresse au nombre de chants produits, il n'y a pas de différences significatives entre mâles (ANOVA Kruskal-Wallis, $df=2$, $p>0.05$), quel que soit le jour considéré (ANOVA Kruskal-Wallis, $df=18$, $p>0.05$), que ce soit en situation d'interaction ou en « solo » (Tableau 3.16). Il existe une variabilité considérable dans le nombre de chants émis par chaque mâle chaque jour, et il n'y a pas un mâle en particulier dans le groupe qui chante systématiquement plus que ses voisins. Ceci suggère une absence de « leader » acoustique au niveau de la quantité de chants émis.

Jour	Total/jour	Male	situation		total
			interaction	solo	
15 Mai	n=751	B25	153	356	509
		B27	103	0	103
		B29	134	5	139
18 Mai	n=1478	B25	382	166	548
		B27	429	97	526
		B29	325	79	404
19 Mai	n=1742	B25	516	94	610
		B27	448	72	520
		B29	525	87	612
24 Juin	n=1521	B25	230	9	240
		B27	401	51	453
		B29	450	374	828
25 Juin	n=1749	B25	441	37	481
		B27	391	25	417
		B29	647	193	851
29 Juin	n=1795	B25	407	19	426
		B27	415	7	426
		B29	640	296	943

Tableau 3.16. Nombre de chants émis par chaque mâle du groupe B (B25, B27 et B29), en interaction, en « solo » et en total. Chaque jour correspond à une période d'enregistrement en continu de 3 heures.

Afin d'explorer plus en détail de possibles différences dans le rôle de chaque mâle durant les interactions acoustiques au sein du groupe, l'ordre d'émission des chants des différents mâles en situation d'interaction a été étudié. En situation de compétition acoustique (Sueur et Aubin 2002), un leader acoustique peut être celui qui initie les interactions (« first word effect »), ou bien celui qui les termine (« last word effect »).

A partir des enregistrements continus sur le groupe B, 1285 périodes d'interaction acoustique comportant un minimum de 3 chants échangés avec des intervalles inter-chants (ISI) inférieurs à 3 secondes, ont été extraits pour l'analyse.

Le tableau 3.17 résume le nombre de périodes en interaction acoustique que chaque mâle a initié et terminé. La figure 3.29 présente la différence entre le nombre observé de périodes d'interaction initiées et terminées par chaque mâle et le nombre espéré par la chance (probabilités égales entre les 3 mâles). Il y a des différences entre les mâles quant au nombre de périodes d'interaction acoustique que chacun initie ou termine (N=1285). Un des 3 mâles du groupe (B29) initie significativement plus de périodes d'interaction que ses deux voisins ($\chi^2 = 52.694$; $df=2$; $p<0001$). Le même mâle termine également significativement plus de périodes d'interactions que les deux autres membres du groupe ($\chi^2 = 83.423$; $df=2$; $p<0001$). Ce mâle, ayant ce que l'on appelle en situation de compétition acoustique le « premier-mot » et le « dernier mot » apparaît donc comme un leader acoustique de son groupe.

N Interactions	Termine			Total
	B25	B27	B29	
Initie				
B25	110	97	160	367
B27	100	66	201	367
B29	172	161	218	551
Total	382	324	579	1285

Tableau 3.17. Nombre de périodes en interaction acoustique initiées et terminées par chacun des mâles au sein du groupe B. 1285 périodes d'interaction acoustique (période d'interaction : au moins 3 chants échangés avec $ISI < 3s$) extraites des 6 périodes d'enregistrement continu sur le groupe B.

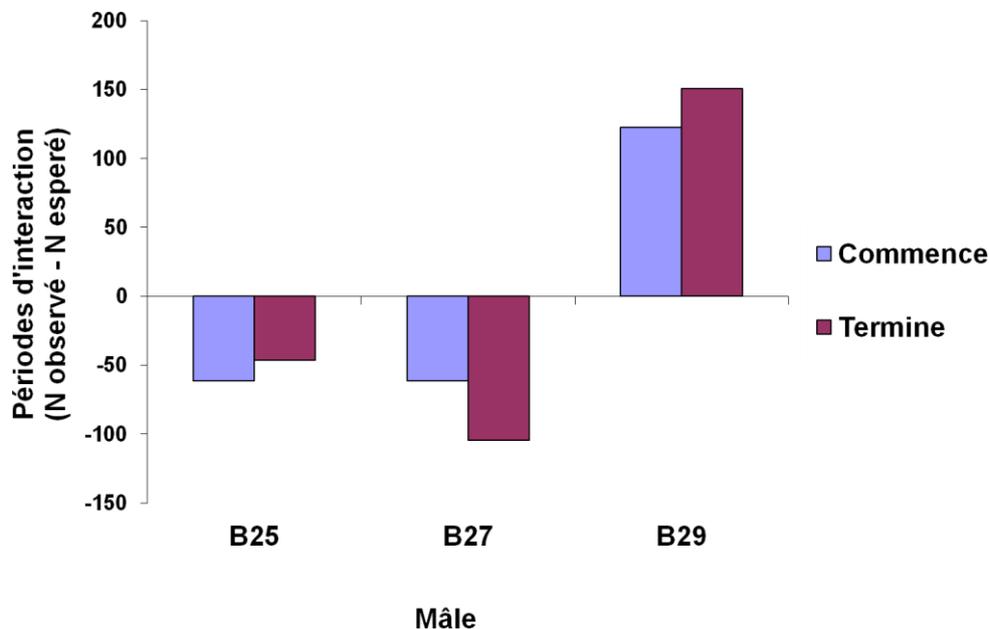


Figure 3.29. Propension de chaque mâle à commencer et terminer les périodes d'interactions (différence entre le nombre observé et espéré de périodes d'interaction). 1285 périodes d'interactions acoustiques (période d'interaction : au moins 3 chants échangés avec ISI < 3s) extraites des 6 périodes d'enregistrements continus sur le groupe B. Les valeurs négatives indiquent que le mâle commence ou termine des séries en interaction moins souvent que l'espéré par la chance, et les valeurs positives que le mâle commence ou termine des séries en interaction plus souvent que l'espéré par la chance. Il y a des différences significatives entre les mâles (tests χ^2 , $p < 0.0001$).

Aucun mâle du groupe ne chante systématiquement plus de chants que les autres ni en « solo » ni en interaction.

Par contre, un des mâles initie et termine les périodes d'interaction acoustique plus souvent que ses voisins.

3.5.3.2. Utilisation du répertoire de types de chant : « song matching »

Au sein du groupe B, tous les types de chant du répertoire sont partagés par tous les voisins. Les différents types de chants sont-ils utilisés différemment selon les individus et/ou la situation (« solo » vs interaction) ? En réponse au chant d'un voisin, un mâle répond-il par un type de chant aléatoire, par le même type de chant (stratégie du songtype-matching), par un autre type de chant (stratégie du non-matching) ?

Le tableau 3.18 indique les valeurs moyennes (n=6 périodes) par individu du nombre de chants ainsi que du pourcentage d'utilisation de chaque type de chant, lorsqu'ils sont émis en « solo » et en interaction. Il n'y a pas de différences significatives entre individus dans la proportion d'utilisation des différents types de chant pour chaque jour (Tests χ^2 , df=14, p<1) ni entre jours différents (Tests χ^2 , df=14, p<1), quelle que soit la situation (« solo » ou interaction) (figure 3.30). Donc, tous les types de chants sont utilisés de façon équivalente par chaque mâle, aussi bien en situation d'interaction qu'en solo.

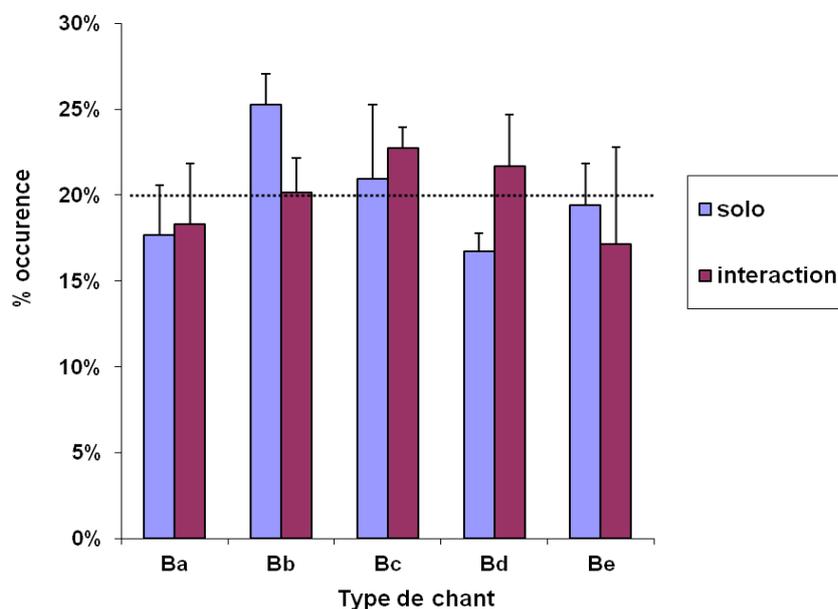


Figure 3.30. Pourcentage moyen (N=6) d'utilisation des différents types de chant du répertoire des mâles du groupe B. L'analyse a été réalisée sur 6 périodes d'enregistrements continus (3 heures/jour, 6 jours). La ligne discontinue indique les valeurs théoriques (20%) si tous les chants sont utilisés de façon égale. Il n'y a pas de différences significatives dans la fréquence d'utilisation des types de chant ni entre les individus ni entre les jours d'enregistrement (Tests de χ^2 , $p > 0,05$).

Male	type de chant	solo		interaction	
		N	% occurrence	N	% occurrence
B25	a	91	13.48%	282	13.34%
	b	158	23.41%	406	19.21%
	c	183	27.11%	513	24.27%
	d	108	16.00%	468	22.14%
	e	135	20.00%	445	21.05%
Total B25		675	100.00%	2114	100.00%
B27	a	47	19.11%	455	21.36%
	b	68	27.64%	489	22.96%
	c	47	19.11%	455	21.36%
	d	45	18.29%	537	25.21%
	e	39	15.85%	194	9.11%
Total B27		246	100.00%	2130	100.00%
B29	a	246	20.13%	495	20.14%
	b	308	25.20%	452	18.39%
	c	208	17.02%	555	22.58%
	d	198	16.20%	437	17.78%
	e	262	21.44%	519	21.11%
Total B29		1222	100.00%	2458	100.00%
Groupe	a	384	17.92%	1232	18.38%
	b	534	24.92%	1347	20.10%
	c	438	20.44%	1523	22.72%
	d	351	16.38%	1442	21.52%
	e	436	20.35%	1158	17.28%
Total Groupe		2143	100.00%	6702	100.00%

Tableau 3.18. Utilisation des 5 types de chant du répertoire du groupe B (en nombre de chants et % d'occurrence moyens, $n=6$ périodes), émis en situation de « solo » et en interaction, par chaque mâle du groupe et par le groupe en entier.

Un total de 4684 enchaînements de 2 chants consécutifs en interaction, chantés par des mâles différents avec des intervalles inter-chants (ISI) ≤ 2 secondes, ont été extraits des enregistrements continus sur le groupe B. Les mâles du groupe B partagent la totalité de leur répertoire de 5 types de chants qu'ils utilisent en proportions égales. Si les types de chants étaient chantés au hasard durant les interactions, la proportion de « matching » devrait être de 20% face à 80% de « non-matching » pour chaque type de chant ($100/5 = 20\%$). Les mâles du groupe répondent à leur interlocuteur en copiant le même type de chant dans uniquement 14% des cas, significativement plus bas que les valeurs espérées (Chi-Square = 134,2617 df = 9 ; $p < 0,00001$). Les mâles semblent donc ne pas utiliser la stratégie du matching et surtout éviter d'utiliser le même type de chant que leur interlocuteur pendant les interactions acoustiques.

Nous avons analysé les enchaînements de chants en incluant aussi bien des évènements de superposition de chants (« overlap ») que des chants émis en immédiate alternance. Mais, existe-t-il une relation entre l'organisation temporelle des interactions et les types de chants échangés durant les interactions ? Afin de savoir si les mâles changent de stratégie selon qu'ils superposent leurs chants ou pas, la même analyse a été réalisée en considérant différentes valeurs d'intervalles inter-chants (ISI), négatifs ou positifs. La figure 3.31 présente les valeurs (en différence entre le nombre observé et le nombre espéré d'évènements de « matching ») trouvées pour les différentes catégories de ISI établies, et le tableau 3.19 indique les résultats des tests de χ^2 réalisés. Les mâles utilisent significativement moins souvent des chants du même type pour répondre à leurs interlocuteurs, mais uniquement lorsque les valeurs d'intervalle inter-chants (ISI) sont comprises entre -1s et 2s, ce qui correspond au pic principal de la distribution des ISI (figure 3.27a). Au-delà, les types de chants échangés semblent être utilisés de façon aléatoire.

Tous les types de chants du répertoire sont utilisés en proportions similaires par tous les mâles du groupe durant les interactions, mais ils ne sont pas utilisés de manière aléatoire : les mâles ont tendance à répondre immédiatement à leurs voisins avec un type de chant différent, en évitant donc le « matching ».

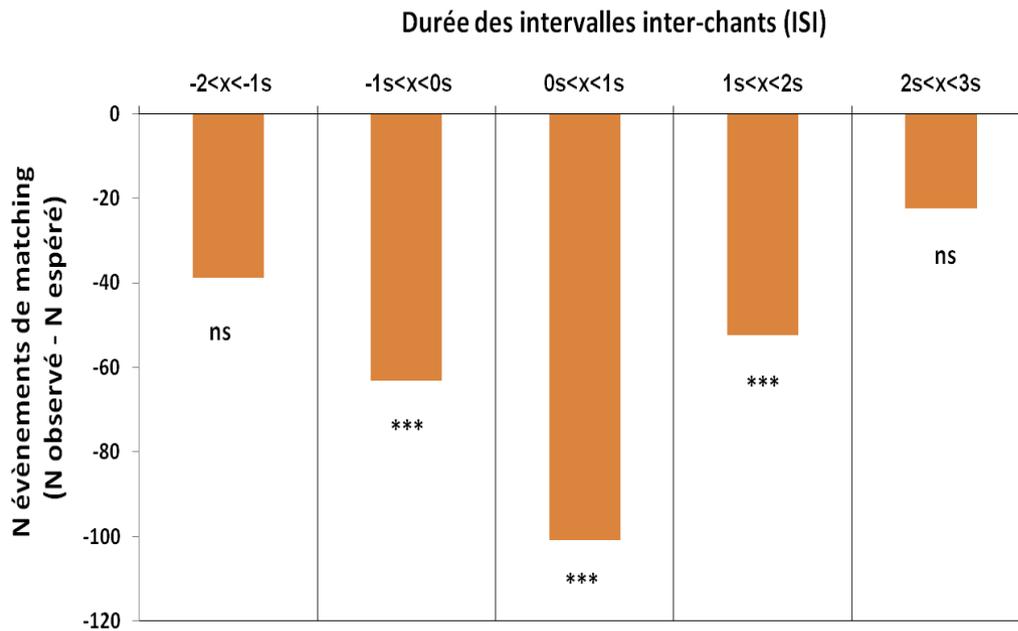


Figure 3.31. Occurrence (différence entre le nombre observé et espéré) de chants consécutifs du même type produits par deux mâles différents en interaction (« matching »), pour différentes catégories d'intervalles inter-chants (ISI). Ont été analysés $N=3878$ enchaînements de chants extraits des 6 périodes d'enregistrements continus sur le groupe B. Les valeurs négatives indiquent que les mâles répondent à leurs interlocuteurs par un type de chant identique moins souvent que l'espéré par la chance. (Tests de χ^2 , $df=9$; ns : $p>0.05$; *** $p<0.0001$).

ISI	Matching (Obs vs Exp)	N total	Matching	
			N	%
-2s < x < -1s	Chi-Square = 15,97884 df = 9 p > 0,05	754	112	14.9%
-1s < x < 0s	Chi-Square = 35,64294 df = 9 p < ,0001	826	102	12.3%
0s < x < 1s	Chi-Square = 63,52180 df = 9 p < ,0001	1129	125	11.1%
1s < x < 2s	Chi-Square = 32,86101 df = 9 p < ,0001	722	92	12.7%
2s < x < 3s	Chi-Square = 12,56160 df = 9 p > 0,05	447	67	15.0%

Tableau 3.19. Nombre et proportion d'évènements de « matching », et tests de χ^2 réalisés par catégorie d'intervalles inter-chants (ISI).

3.5.3.3. Expériences de diffusions interactives

Les mâles ont une forte tendance à alterner leurs chants durant les interactions. Cependant, des évènements d' « overlap » ont lieu dans 38% des échanges acoustiques entre voisins. Afin d'explorer plus en détail la réaction des mâles à l'alternance et à l' « overlap » des chants durant les interactions acoustiques, des expériences de diffusion interactive ont été menées pendant les mois d'avril à juin 2010 et 2011 (voir section 2.9.1. pour les détails). Durant ces expériences, deux séries de chant ont été diffusées sur 32 mâles (16 par série):

- Série « **Alternée** » : un chant court (4 secondes) était diffusé immédiatement après la fin de chaque chant émis par le sujet, jusqu'à échanger un maximum de 30 chants ou jusqu'à ce que le sujet ne réponde plus à la diffusion.

- Série « **Overlapping** » : un chant court (4 secondes) était diffusé immédiatement après le début de chaque chant émis par le sujet, jusqu'à échanger un maximum de 30 chants ou jusqu'à ce que le sujet ne réponde plus à la diffusion.

Pre- et post- diffusion: avant et après chaque expérience de diffusion, une série de minimum 5 chants successifs émis par le sujet a été enregistrée, lorsque cela était possible.

La figure 3.32 présente un schéma des deux traitements diffusés aux sujets. Chaque série de diffusion interactive comportait entre 15 et 30 chants diffusés en interaction acoustique avec le sujet. L'expérience commençait avec un chant du sujet, dont le temps de début a été pris comme référence (t_0). Le temps écoulé jusqu'au début de chaque nouveau chant émis par le sujet en interaction avec la diffusion a été mesuré (t_1 , t_2 , t_3 , etc...). Une régression linéaire simple a été appliquée à la série de mesures ainsi obtenue pour chaque sujet testé, afin d'en extraire la valeur de la pente. Pour les périodes de chant sans interaction avant et après la série de diffusions, la même procédure a été utilisée. La pente moyenne (**m**) basée sur les 16 individus testés par traitement a été calculée afin de comparer les 2 traitements entre eux et les comparer aux périodes pré- et post-diffusion. Des valeurs de **m** plus grandes signifient que les sujets chantent à une cadence plus lente, car le temps écoulé entre deux chants successifs est plus long.

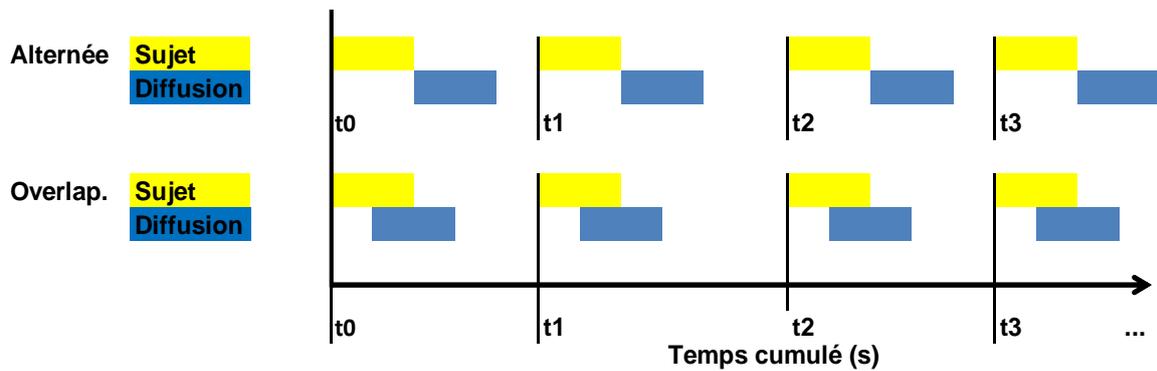


Figure 3.32. Traitements de diffusion interactive présentés aux sujets ($N=16$ mâles par traitement) : Séries « Alternée » et « Overlap ». Le temps cumulé à partir du début du premier chant du sujet ($t_0 = 0$ secondes), a été mesuré au début de chaque chant émis par le sujet (t_1, t_2, t_3 , etc...). Entre 15 et 30 chants ont été diffusés à chaque sujet.

Le tableau 3.20 présente les valeurs de pente moyenne (m) calculées pour chaque traitement et les périodes pré- et post-diffusion. La figure 3.33 représente les « droites consensus » reconstruites avec les valeurs de pente moyenne obtenues pour chaque traitement ($y = mx$). Une analyse de variance réalisée pour l'ensemble des données, révèle des différences entre traitements (ANOVA $F=5.056$; $df=4$; $p<0.0001$). Le test post-hoc de Bonferroni a été utilisé pour comparer entre traitements et périodes pré- et post-diffusion.

$m = y/x$	Traitement	N	Moyenne	SD	SE
Pre-diffusion	PRE-	16	14.193	2.986	0.746
Diffusion	ALT	16	13.084	4.039	1.010
	OV	16	9.897	1.505	0.376
Post-diffusion	POST-ALT	7	11.350	3.106	1.174
	POST-OV	16	13.046	2.526	0.631

Tableau 3.20. Valeurs de pente moyenne ($m = y/x$) des régressions linéaires réalisées sur les temps cumulés de début des chants émis par les sujets avant (PRE), durant et après (POST-ALT ; POST-OV) chaque traitement de diffusions interactives : OV= « série Overlapping » ; ALT= « série Alternée » ; (ANOVA $F=5.056$; $df=4$; $p<0.0001$).

La pente moyenne (**m**) des séries de chant des sujets avant la diffusion (pré-diffusion) est de 14.193 ± 2.986 (Moy \pm SD ; N=16).

Lorsque les chants des sujets testés sont systématiquement alternés avec les chants diffusés (traitement « Alternés »), la cadence de chant des sujets (**m**= 13.084 ± 4.039 , Moy \pm SD ; N=16) ne change pas significativement par rapport à la période de pré-diffusion (Bonferroni, $p > 0.05$) (figure 3.33a,c). La cadence de chant après la fin de la diffusion (« post-Alt ») augmente légèrement mais n'est pas significativement différente ni au traitement ni à la période de pré-diffusion (Bonferroni, $p > 0.05$) (figure 3.33c).

Lorsque leurs chants sont systématiquement « overlappés » par les diffusions (« série Overlapping »), les sujets testés augmentent significativement leur cadence de chant par rapport à la période de pré-diffusion (Bonferroni, $p < 0.001$), mais aussi par rapport au traitement « série Alternée » (Bonferroni, $p < 0.05$) (figure 3.33a) : la pente moyenne (**m**) diminue (**m**= 9.897 ± 1.505 , Moy \pm SD ; N=16). Une fois terminée la diffusion (« post-Ov »), la cadence de chant des sujets redevient plus lente. Ainsi, la valeur de **m**, redevient similaire à la période de pré-diffusion (Bonferroni, $p > 0.05$) et significativement plus grande que pendant la diffusion (Bonferroni, $p < 0.05$) (figure 3.33b). Ceci indique que le traitement d'« overlap » systématique a un effet transitoire sur la cadence de chant du récepteur et que les mâles reviennent à leur cadence propre (avant diffusion) une fois l'interaction terminée.

Donc, les mâles tiennent activement compte de leur interlocuteur pendant les interactions acoustiques et régulent leur cadence de chant de façon dynamique.

Les mâles changent leur cadence de chant selon le traitement interactif diffusé : lorsque leurs chants sont systématiquement « overlappés » par la diffusion, les mâles ont une cadence de chant plus rapide que lorsque leurs chants sont systématiquement alternés.

Le traitement d'« overlap » systématique a un effet sur la cadence de chant du récepteur, mais cet effet est transitoire et les mâles reviennent à leur cadence propre une fois l'interaction terminée.

Donc, les mâles tiennent activement compte de leur interlocuteur pendant les interactions acoustiques et adaptent leur cadence de chant à la cadence de chant de ce dernier de façon dynamique.

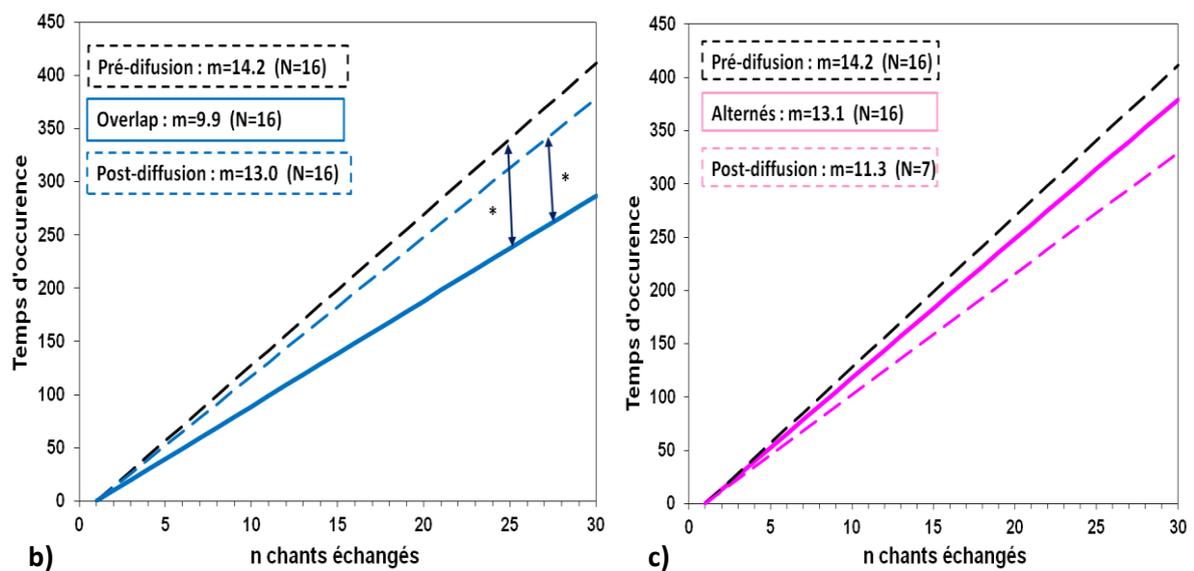
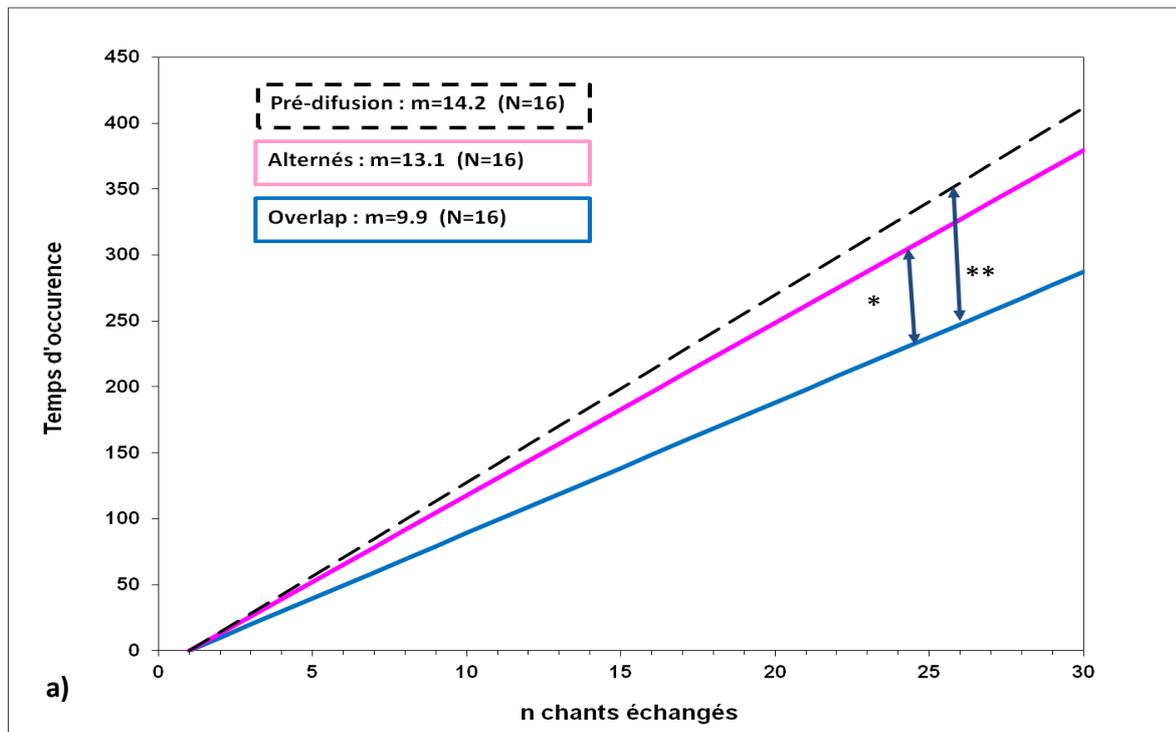


Figure 3.33. a) Effet de chaque traitement de diffusion interactive (« overlap » et « alterné ») sur la cadence de chant des sujets testés. b et c) Effet de chaque traitement de diffusion interactive sur la cadence de chant des sujets testés par rapport aux périodes pré- et post-diffusion. b) « Overlap » et c) « Alternés ». Les droites ($y=mx$) ont été construites à partir de la pente moyenne (m) des regressions linéaires des réponses des mâles testés ($N=16$ par traitement), une valeur de m plus grande indique des temps plus longs entre les chants consécutifs et donc une cadence de chant plus lente du sujet. Les flèches indiquent les différences significatives (Tests de Bonferroni, * $p<0.05$; ** $p<0.01$; aucun signe = $p>0.05$).

3.5.4. Localisation des chants et dynamique des interactions

3.5.4.1. Localisation des chants

Nous avons réalisé des essais d'enregistrements automatiques à l'aide d'un réseau de 6 microphones (voir matériels et méthodes, section 2.14). Dans chaque groupe, 4 périodes d'enregistrement de 2h30 chacune ont été effectuées, sur 4 jours différents en mai et juin 2010. Dans ces enregistrements, les chants ont été identifiés automatiquement et localisés dans l'espace.

La figure 3.34 présente tous les chants détectés et localisés pour chaque jour et pour les 4 jours d'enregistrements sur un des groupes (groupe YO2), superposés au plan avec les frontières des territoires du groupe telles qu'elles ont été identifiées en 2010. De manière générale, les chants semblent se localiser le long des frontières, ce qui est cohérent avec les observations des postes de chant sur le terrain qui ont servi à déterminer les frontières des territoires et les localisations correspondent bien à l'emplacement réel des mâles, observés sur le terrain.

Certaines zones, semblent être plus utilisées par les mâles pour chanter, et sur ces zones les chants se trouvent répartis des deux côtés d'une frontière partagée, ce qui suggère l'existence d'interactions privilégiées entre certains voisins. Cependant, ces zones à haute densité de chants ne sont pas fixes d'un jour à l'autre : les chants ne se trouvent pas toujours groupés sur les mêmes zones, mais se « déplacent » à l'intérieur des territoires vers différentes zones selon les jours. Le groupe de voisins semble donc être une entité sociale dynamique au sein de laquelle des interactions privilégiées entre les différents voisins du groupe s'installent et évoluent dans le temps. En plus, les résultats semblent indiquer que les troglodytes privilégient des zones de chant, mais n'utilisent pas de postes de chants fixes, ce qui a également été observé sur le terrain.

Les chants ne sont pas répartis aléatoirement dans l'espace mais groupés près des frontières des territoires. Donc les mâles semblent privilégier certaines zones plus que d'autres pour chanter, sans néanmoins utiliser des postes de chants fixes dans le temps.

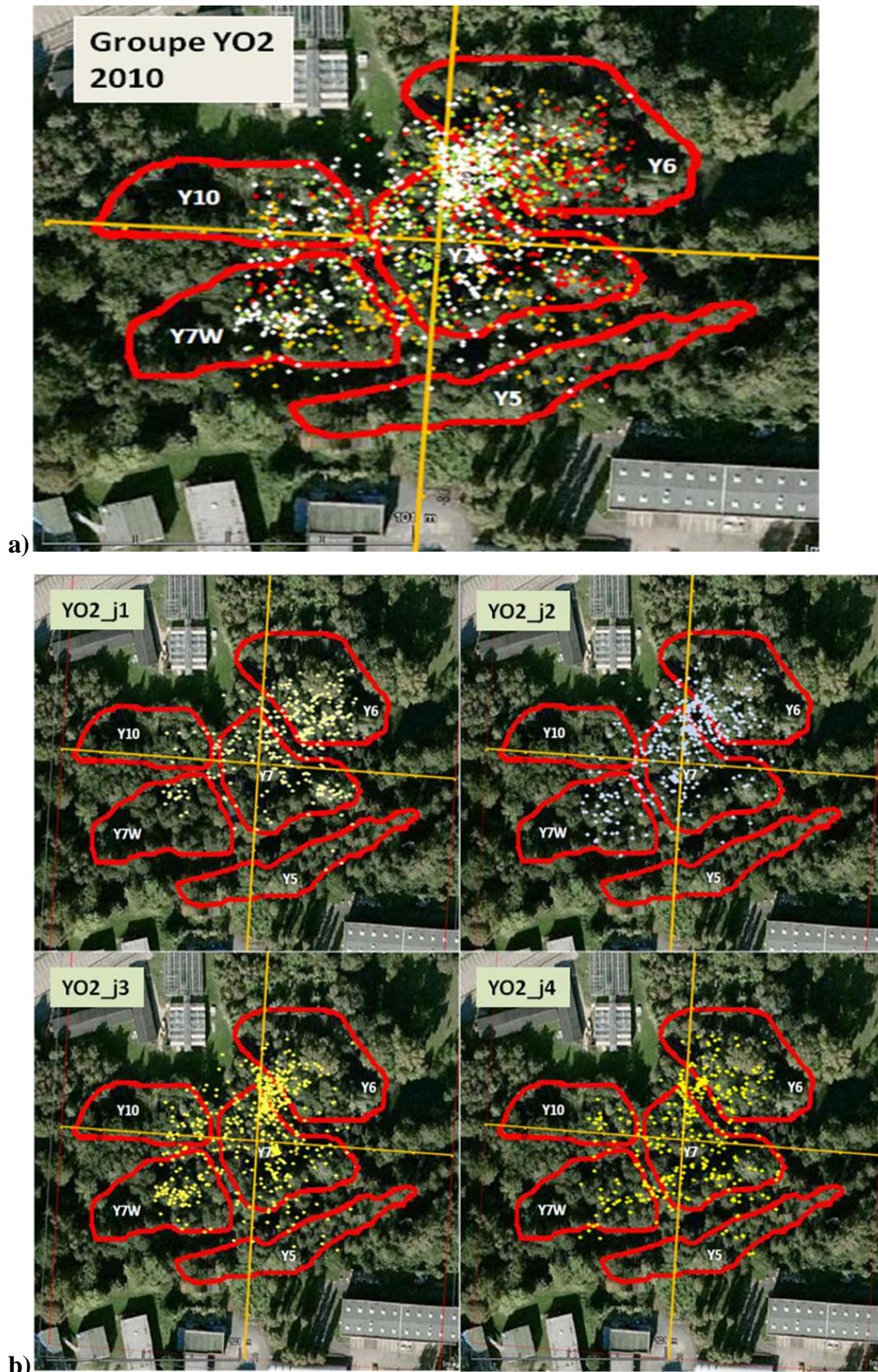


Figure 3.34. Chants localisés à partir des enregistrements continus (2h30) sur un groupe de voisins (groupe YO2). Chaque point correspond à un chant. a) Chants localisés pour les 4 jours d'enregistrement continu (2h30/jour), chaque couleur correspond à un jour ; b) Chants localisés chaque jour.

3.5.4.2. Dynamique des échanges acoustiques

Comme les chants étaient détectés par reconnaissance automatique d'une séquence de 3 répétitions d'une syllabe présente dans tous les chants du groupe mais qui se situe à l'intérieur des chants, les temps de début et de fin de chaque chant n'étaient pas disponibles. Les intervalles inter-chants n'ont donc pas pu être calculés afin de distinguer les chants en solo et en interaction. C'est pourquoi, afin de distinguer les chants en interaction (correspondant aux chants avec un $ISI < 3$ secondes), la distribution des intervalles entre séquences détectées a été explorée.

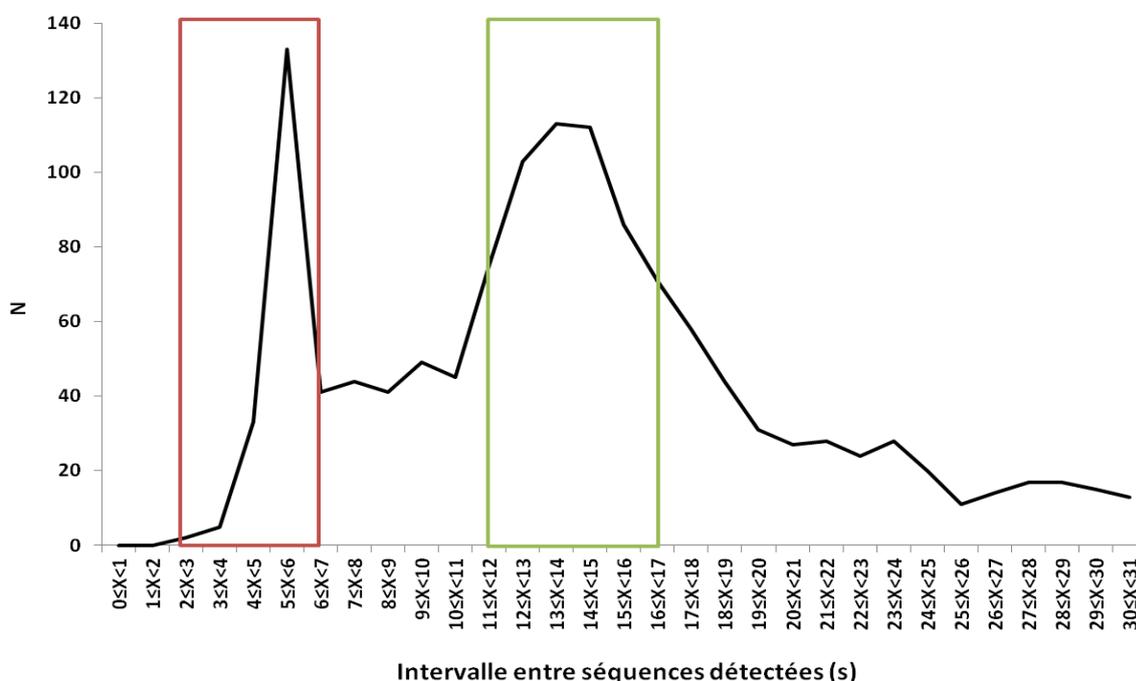


Figure 3.35. Distribution des intervalles entre détections pour les 4 périodes d'enregistrement en continu du groupe YO2 (2h30/période). Les séquences utilisées pour détecter les chants avant la localisation, sont dans tous les chants du groupe. Le rectangle rouge indique les intervalles entre détections de chants produits en situation d'interaction, sans « overlap », et le rectangle vert indique des chants classés en « non-interaction ».

La figure 3.35 montre la courbe de distribution de ces intervalles entre détections. Un pic important apparaît entre 5 et 6 secondes. Un autre pic se trouve entre 11 et 17 secondes.

Lorsque les chants détectés sont masqués par d'autres chants (« overlap »), le système

produit des fausses localisations dues au fait que deux sources différentes sont présentes au même instant. Nous avons donc dû éliminer de l'analyse toutes les détections correspondant à des évènements d' « overlap » qui masquaient la séquence détectée, ce qui correspond à environ 40% des chants et explique pourquoi aucun intervalle entre séquences inférieur à 4 secondes n'est retrouvé (figure 3.35). Une fois ces chants éliminés, une partie des intervalles entre détections ne correspond plus à des valeurs réelles, car elles ne sont plus mesurées entre chants consécutifs. La seule façon de distinguer les intervalles entre les chants en « solo », et les fausses mesures, serait de pouvoir distinguer l'identité de l'émetteur de chaque séquence détectée. Ceci nous amène au deuxième grand problème de notre système de localisation : l'identité individuelle dans les chants du troglodyte n'étant pas codée par un seul paramètre acoustique particulier fortement individualisé, le programme est incapable de distinguer automatiquement entre les individus. Ainsi, l'identification individuelle de chaque chant ne peut être réalisée que manuellement, sur le terrain, ce qui a effectivement été fait. Cependant, la mise en relation des données automatiques avec les données manuelles s'est avérée trop coûteuse en termes de temps et n'a donc pas été réalisée ici.

En dépit de toutes ces difficultés, nous avons tout de même retenu et exploré les données de localisation spatiale des chants correspondant à ces deux pics de distribution temporelle (figure 3.35), que nous avons nommé « en interaction » et en « non-interaction ». Nous avons considéré le premier pic comme dénotant les chants en « interaction » et considéré l'autre pic comme des chants en « non-interaction ». Quant à ce dernier pic (entre 11 et 17 secondes), il est très probable qu'il contienne deux sortes d'intervalles entre séquences : d'une part, les chants émis par un même individu chantant en situation de « solo », mais également des chants dont la réponse a été omise par le système de détection.

3.5.4.3. Distance d'interaction

Les mâles qui interagissent ont-ils tendance à se rapprocher ? Pour répondre à cette question, la distance entre les sources des chants consécutifs détectés a été calculée à partir des coordonnées de localisation des chants (théorème de Pythagore). La figure 3.36 présente la distance moyenne entre les chants consécutifs localisés, classés en « interaction » versus « non-interaction ». La distance moyenne entre chants en interaction est de 35.878 ± 22.502 (Moy \pm SD ; N=173), significativement supérieure à la distance entre chants en « non-interaction » (Moy \pm SD= 23.378 ± 20.877 ; N=560) (ANOVA ; F= 62.6527, df= 1, p<0.0001).

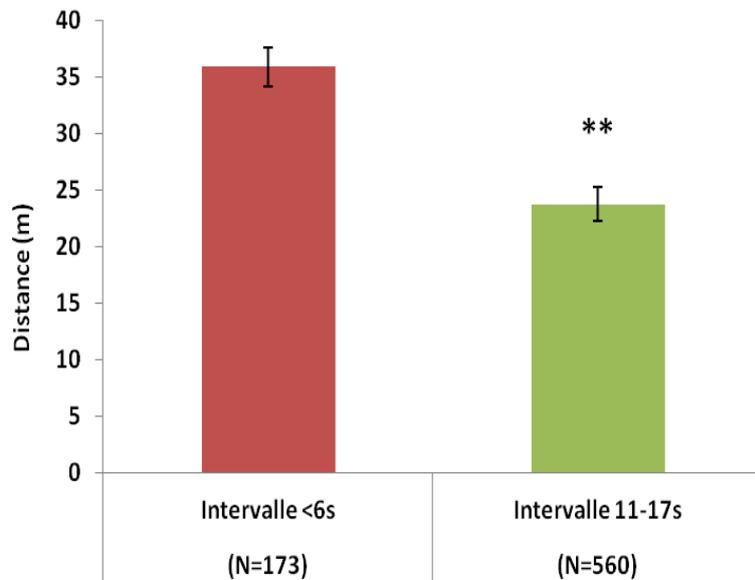


Figure 3.36. Relation entre les intervalles entre détections et la distance entre leurs sources. Distance moyenne entre les chants localisés (des 4 périodes d'enregistrements continus sur le groupe YO2) En rouge, les chants classés en « interaction » (N=173) et en vert les chants classés en « non-interaction » (N=560). (ANOVA ; $F= 62.6527$, $df= 1$, $p<0.0001$).

Les résultats obtenus semblent confirmer le biais décrit plus haut (section 3.5.4.2.) : les chants en classés en « interaction » correspondent vraisemblablement à des chants émis par des individus différents tandis que les chants classés en « non-interaction » correspondent plutôt à des chants émis par un même individu à l'intérieur de son territoire, soit chantant vraiment en « solo », soit à cause de chants « overlappés » éliminés de l'analyse).

Donc, l'état actuel de notre système de localisation automatique ne permet pas d'établir s'il existe une distance entre les individus préférentiellement utilisée durant les interactions acoustiques.

3.6. CHAPITRE 6 :

Le réseau est-il stable d'une année sur l'autre ?

3.6. CHAPITRE 6 : Le réseau est-il stable d'une année sur l'autre ?

Nous avons étudié jusqu'à présent les différents aspects de l'organisation des groupes de voisins adjacents (en tant que réseaux de communication acoustique) au cours de la saison de reproduction. Mais ces réseaux, restent-ils stables sur plusieurs années ?

D'une saison de reproduction à la suivante :

- Les mêmes mâles occupent-ils les mêmes territoires ?
- Les mêmes types de chant sont-ils retrouvés dans les groupes ?
- Les types de chant partagés une année restent-ils partagés l'année suivante ?
- Les répertoires sont-ils utilisés de la même manière par les mêmes mâles ?

Pour répondre à ces questions, nous avons considéré l'évolution dans le temps de 5 groupes que nous avons suivi de 2 à 4 années consécutives (tableau 3.21).

	Année			
Année	2008	2009	2010	2011
Groupe B				*
Groupe C				*
Groupe D				
Groupe YO1				
Groupe YO2				

Tableau 3.21. *Suivi sur plusieurs années consécutives de 5 groupes sur la zone d'étude. Les cases colorées correspondent aux années pendant lesquelles chaque groupe a été étudié : les frontières du territoire et le répertoire de chaque membre du groupe ont été identifiés, sauf les groupes marqués d'un * pour lesquels des contraintes de temps n'ont pas permis d'analyser les enregistrements et identifier les répertoires de 2011.*

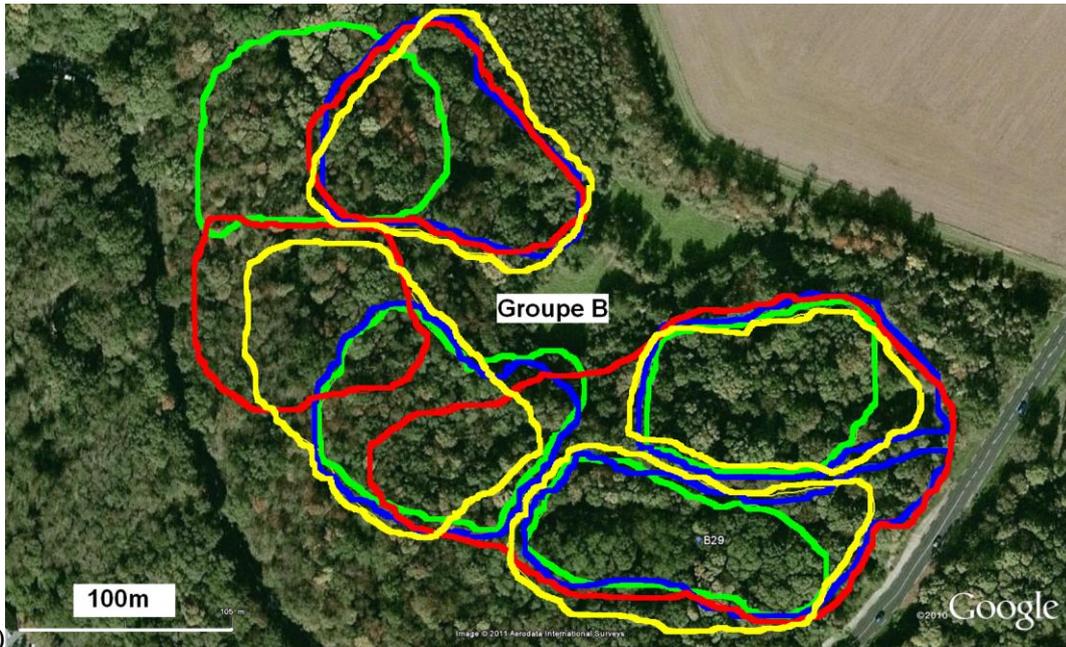
3.6.1. Suivi des mâles

Chaque année, une campagne de capture (sur deux groupes par année) a été réalisée à la fin de la saison, afin de baguer le mâle résident de chaque territoire ainsi que ses jeunes pour pouvoir les identifier l'année suivante avec précision. Même si certains individus n'ont jamais pu être capturés, 26 individus (21 adultes et 5 juvéniles) ont été bagués sur 21 territoires dans 5 groupes entre 2008 et 2010. Ceci correspond à la quasi-totalité des mâles résidents (3-6) de chacun des groupes visités par année.

Sur ces 21 mâles adultes bagués, uniquement 4 d'entre eux (19%, D1, B29, C14 et Y10) ont été retrouvés et sont restés présents durant toute la saison de reproduction suivante (un autre, Y7, a disparu en février) et uniquement 2 d'entre eux (9,5%, D1 et C14) ont été retrouvés au début d'une 3eme saison. Les 4 mâles bagués retrouvés l'année suivante, occupaient tous les mêmes territoires que l'année précédente en début de saison, mais 2 ont disparu en cours de saison (en mars-avril) et ont été remplacés par des mâles non-bagués. Le reste des individus bagués, jeunes ou adultes, n'ont été retrouvés ni dans les groupes étudiés ni dans les autres groupes autour de la zone d'étude.

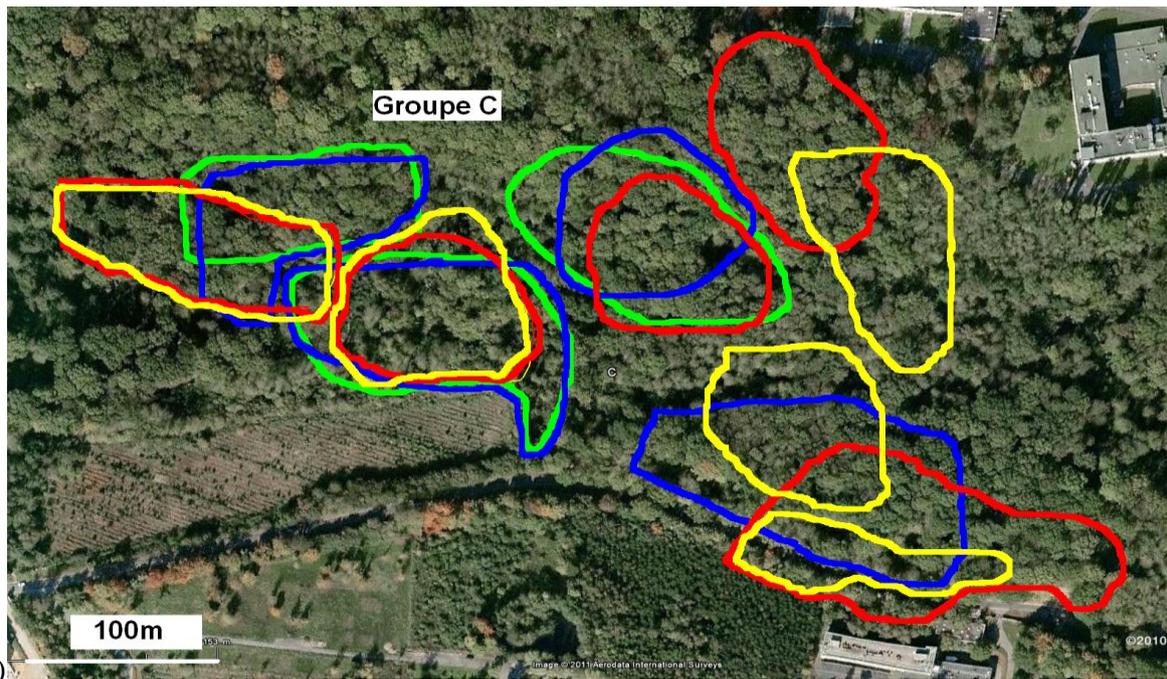
3.6.2. Suivi des territoires

La figure 3.37 présente la disposition des territoires des mâles voisins de chacun des 5 groupes suivis sur plusieurs années consécutives (2 à 4 années). Le nom des individus bagués retrouvés est indiqué à l'intérieur de leur territoire. En général au sein de chaque groupe, la taille des territoires reste stable. De même, le nombre de territoires au sein de chaque groupe semble rester stable sur au moins 2 voire 3 années consécutives. Les mâles bagués et retrouvés l'année suivante, ont tous réoccupé les mêmes territoires qu'ils occupaient l'année précédente (figure 3.37). Le seul cas d'élargissement de territoire a été observé chez l'un des mâles bagués retrouvés (B29) : celui-ci a triplé la surface de son territoire en occupant les territoires de ses 2 voisins adjacents disparus, pendant toute la saison 2010. Bien que la plupart des autres mâles bagués du groupe aient disparu et aient été remplacés par de nouveaux individus, une tendance générale à maintenir l'emplacement relatif des territoires sur 2 à 3 années consécutives a été observée.



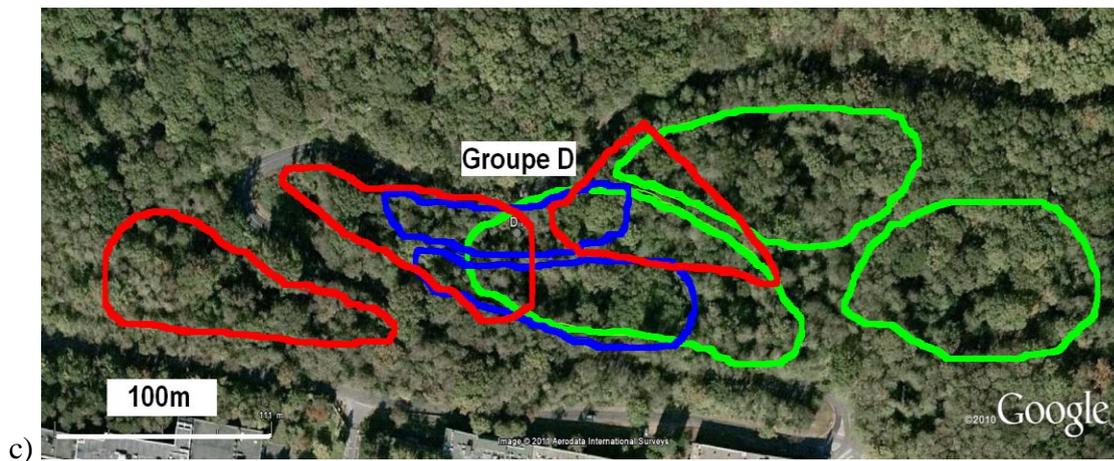
a)

2008 2009 2010 2011



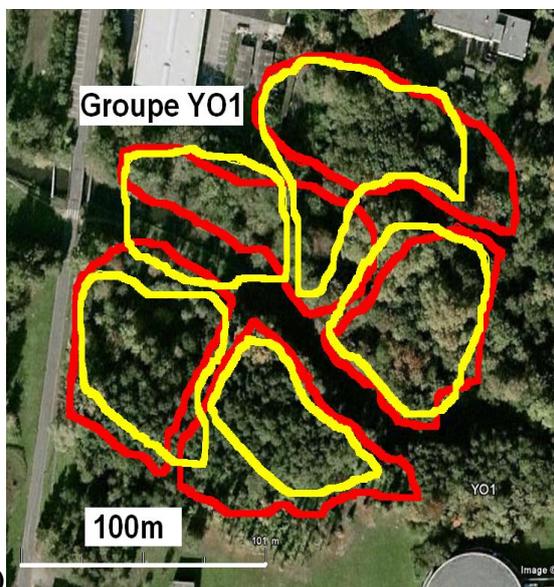
b)

2008 2009 2010 2011



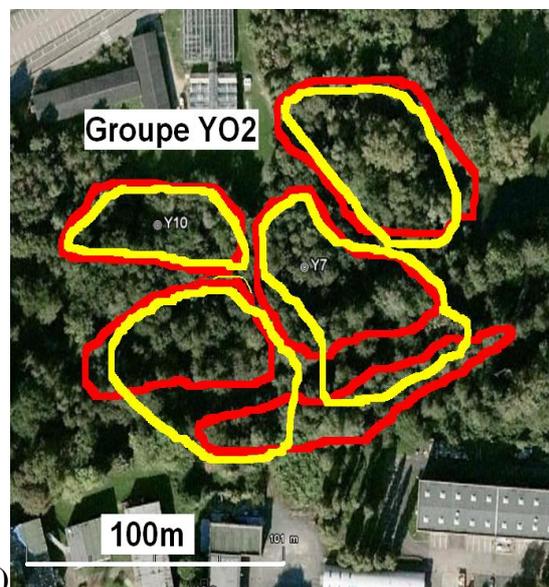
c)

2008 2009 2010



d)

2010 2011



e)

2010 2011

Figure 3.37. Disposition des territoires au sein des 5 groupes suivis pendant plusieurs années : a) groupe B 2008-2011 ; b) groupe C 2008-2011 ; c) groupe D 2008-2010 ; d) groupe YO1 2010-2011 ; e) groupe YO2 2010-2011. Les lignes indiquent les frontières de chaque territoire. Les territoires d'une même année ont des contours de même couleur (Vert : 2008 ; Bleu : 2009 ; Rouge : 2010 ; Jaune : 2011). Les individus bagués et retrouvés d'une année sur l'autre sont indiqués par leur code à l'intérieur de leur territoire (C14, B29, D1, Y1 ; ainsi que Y7 qui a disparu en février avant d'avoir pu être enregistré).

3.6.3. Suivi des répertoires de types de chant

3.6.3.1. Stabilité du répertoire des groupes

Afin d'établir à quel degré le répertoire de chant au niveau du groupe se maintient sur plusieurs années, nous avons étudié l'évolution du répertoire de types de chants du groupe dans sa totalité, tous mâles voisins confondus. Le tableau 3.22 présente le répertoire de types de chants sur plusieurs années de chacun des 5 groupes suivis au minimum 2 années consécutives (pour plus de détails sur les répertoires de chaque mâle, voir tableau 3.5, chapitre 3.3).

Groupe B		ANNEE		
TYPE	2008	2009	2010	
Ba	X	X	X	
Be	X	X	X	
Bb	X	X	X	
Bc	X	X	X	
Bd	X	X	X	
Bg				U

Groupe C		ANNEE		
TYPE	2008	2009	2010	
Ca	X	X	X	
Cb	X	X	X	
Cc	X	X	X	
Cd	X	X	X	
Ce	X	X	X	
Ch	U			
Cf	X	U		
Cg	U	X		

Groupe D		ANNEE		
TYPE	2008	2009	2010	
Da	U		X	
Db	X	X	X	
Dc	X	X	X	
Dd	U	U	U	
De	X	X	X	
Dg	U	X	X	
Dh	X	U	X	
Dj	U			

Groupe YO1		ANNEE	
TYPE	2010	2011	
Ya	X	X	
Yb	X	X	
Yk	X	X	
Yj	X	X	
Yc	X	X	
Yd	X	X	
Yi	X	X	
Yp		X	

Groupe YO2		ANNEE	
TYPE	2010	2011	
Ya	X	X	
Yj	X	X	
Yc	X	X	
Yd	X	X	
Yk	X	X	
Yo	X	X	
Ye	X	X	
Yf	X	X	
Yg	X		
Yn	X	X	
Ym		X	
Yp		X	
Yq		X	

Tableau 3.22. Répertoire de types de chants du groupe, tous mâles voisins confondus, établi pour chacun des 5 groupes suivis au moins 2 années consécutives. Les **X rouges** représentent les types de chants partagés par tous les mâles du groupe durant l'année en question. Les **X noirs** représentent les types de chants partagés par au moins 2 mâles du groupe et finalement les **U noirs** représentent les types de chants uniques, non-partagés.

Le coefficient de Similarité de Répertoires (RS) a été calculé pour comparer le répertoire de types de chants d'un même groupe sur deux années différentes, consécutives ou non-consécutives. Les valeurs de RS (Moy±SD) entre années consécutives sont 0.896 ± 0.053 (N=5 groupes). Pour 3 groupes (groupes B, C et D), il a été possible de calculer le RS entre deux années non-consécutives (avec une année entre les deux). La similarité du répertoire est légèrement plus faible que pour des années consécutives mais reste importante : les valeurs de RS (Moy±SD) sont 0.870 ± 0.089 (N=3) (figure 3.38).

Donc, même si l'identité des mâles voisins qui composent les groupes peut varier fortement entre 2 années consécutives, le répertoire de types de chants d'un groupe semble assez constant et transmis d'une année sur l'autre.

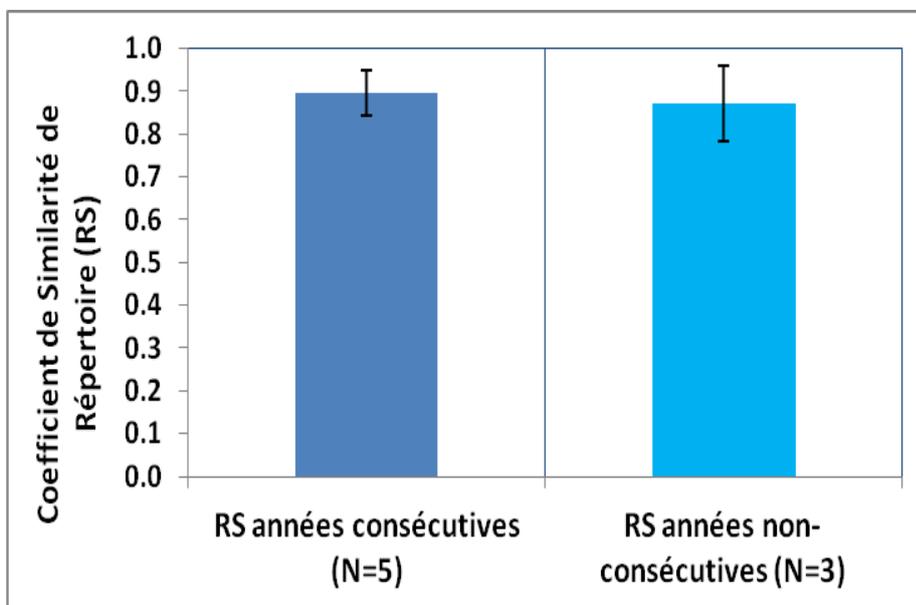


Figure 3.38. Coefficient de Similarité de Répertoires (RS) (moyenne±SD) calculé pour chaque groupe entre années différentes consécutives et non-consécutives (1ère vs. 3ème année).

3.6.3.2. Stabilité du répertoire individuel

Pour déterminer le degré de stabilité du répertoire d'une année sur l'autre au niveau individuel, seuls 2 mâles ont pu être utilisés, car ce sont les seuls bagués ayant été retrouvés sur 2 années consécutives pour lesquels nous disposons d'un nombre suffisant de chants. Ces mâles sont : B29 (2009 et 2010) et D1 (2008 et 2009).

Le coefficient de Similarité de Répertoire (RS) entre les deux années consécutives a été calculé pour chacun des mâles. Les valeurs de RS obtenues sont similaires aux valeurs obtenues pour les répertoires de groupe : RS=1 pour B29 et RS=0.909 pour D1.

La figure 3.39a présente le répertoire des 2 individus suivis et de leur groupe. Aucune acquisition de nouveaux types de chants n'a été mise en évidence pour les deux mâles bagués. Un type de chant a été perdu dans le répertoire de D1, mais ceci est peut-être dû à un biais d'échantillonnage, car ce type de chant était déjà très peu chanté la 1^{ère} année.

3.6.3.3. Stabilité du partage de types de chants

La figure 3.39 indique les types de chants présents ou absents dans le répertoire des 5 groupes pendant 2 années consécutives et leur degré de partage (partagés par tous les mâles du groupe ou non-partagés par tous). La première année correspond à celle où tous les mâles du groupe ont été bagués. L'année suivante, uniquement 1 voire aucun des mâles bagués n'a été retrouvé. Nous avons donc la certitude qu'entre ces deux années consécutives il y a eu un renouvellement de la quasi-totalité des mâles du groupe. Cependant, les types de chants partagés par tous les mâles du groupe durant une année ont tendance à se maintenir dans le répertoire du groupe l'année suivante. Le partage semble donc se maintenir d'une année sur l'autre dans le groupe, même si les mâles du groupe se renouvellent. Les types de chants qui apparaissent ou disparaissent du répertoire du groupe, entre deux années consécutives, sont prioritairement des types de chants non-partagés par tous (voir aussi tableau 3.22 pour plus de détails).

Années	Types de chants	Da	Db	Dc	Dd	De	Dg	Dh	Dj
2008-2009	Groupe D	P		P	P	P2		P1	
	Individu D1								

Années	Types de chants	Ba	Be	Bb	Bc	Bd	Bg
2009-2010	Groupe B	P1	P	P	P	P	
	Individu B29						

a)

Années	Types de chants	Ca	Cb	Cc	Cd	Ce	Cf	Cg
2009-2010	Groupe C	P	P	P	P	P		

Années	Types de chants	Ya	Yb	Yc	Yd	Yi	Yj	Yk	Yp
2010-2011	Groupe YO1	P	P1	P2	P2		P1		

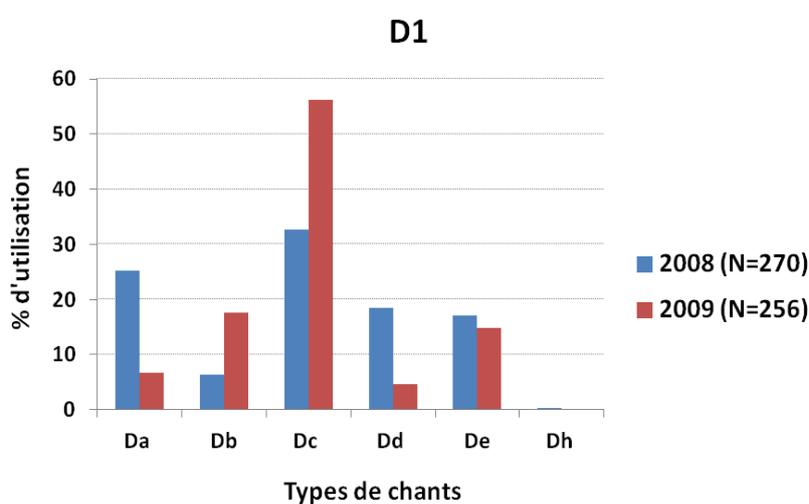
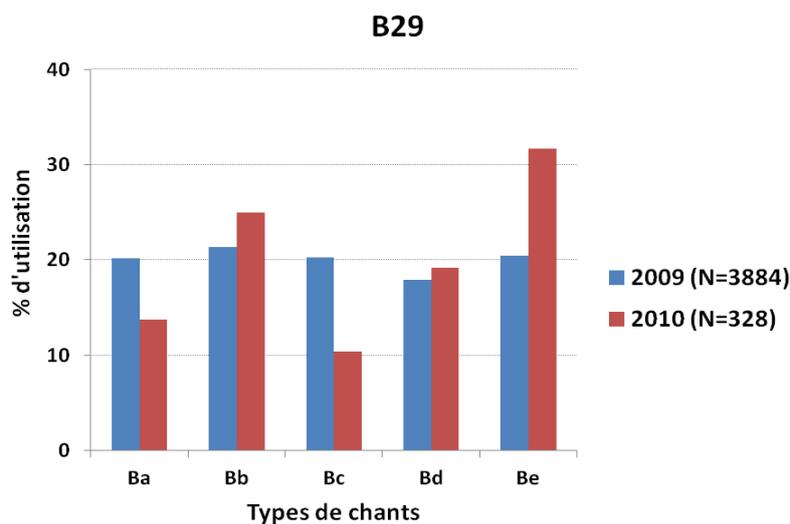
Années	Types de chants	Ya	Yc	Yd	Ye	Yf	Yj	Yk	Yn	Yo	Yg	Ym	Yp	Yq
2010-2011	Groupe YO2	P	P	P			P1	P						

b)

Figure 3.39 a,b. *Types de chants émis par tous les mâles confondus dans les groupes B, C, D, YO1 et YO2 au cours de deux années consécutives. La première année indiquée, les mâles du groupe ont été bagués en fin de saison. Les types de chants émis par les 2 seuls individus (B29 et D1) retrouvés l'année suivante défendant leur territoire durant toute la nouvelle saison, sont également montrés (partie a) Pour chaque groupe, chaque type de chant est nommé par son code (première ligne). Les types de chants présents durant la première année sont marqués par une case **jaune**, les types de chants présents durant la deuxième année sont marqués en **bleu** et les types de chants présents durant les deux années consécutives sont marqués en **vert**. Les cases vides indiquent que le chant n'a pas été émis par l'individu en question (B29 ou D1). Enfin, les chants partagés par l'ensemble des individus d'une localité sur les deux années sont indiqués par la lettre majuscule P, ceux qui sont partagés durant la première année uniquement sont indiqués par P1 et ceux partagés durant la deuxième année uniquement sont indiqués par P2.*

3.6.3.4. Utilisation des types de chants

Le répertoire individuel de types de chants des 2 mâles bagués retrouvés (B29 et D1) reste stable entre les deux années consécutives, même lorsque la plupart de leurs voisins ont changé. Afin de savoir si les types de chants sont aussi utilisés dans la même proportion durant ces 2 années consécutives, nous avons déterminé le pourcentage d'occurrence de chaque type de chant émis chaque année par ces 2 mâles bagués. La figure 3.40 et le tableau 3.23 présentent le pourcentage d'utilisation par chacun des mâles de chaque type de chant dans leur répertoire pendant deux saisons consécutives. Les proportions d'utilisation des types de chants du répertoire sont significativement différentes entre les deux années consécutives considérées (B29 : $\chi^2 = 16.88809$, $df=4$, $p < 0,01$; D1 : $\chi^2 = 110.4962$, $df=5$, $p < 0,001$).



		Types de chants				
Année	Mâle	Ba	Bb	Bc	Bd	Be
2009	B29	20,1	21,3	20,2	17,9	20,4
2010	B29	13,7	25,0	10,4	19,2	31,7

		Types de chants					
Année	Mâle	Da	Db	Dc	Dd	De	Dh
2008	D1	25,2	6,3	32,6	18,5	17	0,4
2009	D1	6,6	17,6	56,3	4,7	14,8	0

Figure 3.40 et Tableau 3.23. Fréquence d'utilisation (en %) des différents types de chants des mâles B29 et D1 au cours de deux années consécutives. La première année indiquée, les mâles des groupes B et D ont été bagués en fin de saison. Seuls ces 2 individus (B29 et D1) ont été retrouvés l'année suivante défendant leur territoire durant toute la nouvelle saison. Les fréquences d'utilisation des types de chants sont significativement différentes entre les deux années consécutives (tests de χ^2 , $p < 0,01$).

Il semble y avoir un fort «turnover» (renouvellement) des mâles d'une année sur l'autre. Peu de mâles bagués ont été retrouvés (19%).

Au sein du groupe :

Il existe une tendance à conserver la taille, le nombre et la disposition relative des territoires d'une année sur l'autre et pendant plusieurs années.

Le répertoire de types de chants du groupe se maintient d'une année sur l'autre et pendant au moins trois ans, même si les mâles voisins se renouvellent.

D'une année sur l'autre, les types de chants partagés par tous les membres du groupe se maintiennent dans le répertoire du groupe en tant que types partagés, même après un renouvellement quasi-total des mâles.

Les types de chants qui apparaissent ou disparaissent sont prioritairement des chants non-partagés par tous.

Les mâles bagués et retrouvés l'année suivante conservent leur territoire de l'année précédente.

Leur répertoire individuel de types de chants se maintient constant, mais la proportion d'utilisation des types de chants du répertoire varie.

4. DISCUSSION

4. DISCUSSION

Que chantent les mâles troglodytes?

Chez le troglodyte, un pic important d'activité vocale a lieu au début de la journée, entre 1 heure avant et 2 heures après le lever du soleil. L'activité acoustique se maintient élevée pendant le reste des heures du matin. *Cette espèce suit donc la « loi » du chœur matinal*, constatée chez un grand nombre d'espèces d'oiseaux (Catchpole & Slater, 2008 ; Collins, 2004). Toutefois, cette fonction du cœur matinal chez les oiseaux chanteurs n'a pas encore été clairement élucidée. Selon l'« hypothèse de fonction sociale » du cœur matinal, la période précédant le lever du soleil, lorsque la visibilité est très faible, serait une période de prospection pour des mâles non-résidents cherchant à établir un territoire (Amrhein et al., 2004, 2007 ; Burt & Vehrencamp, 2005). Ce serait donc une période de forte compétition entre les mâles pendant laquelle les interactions acoustiques entre voisins sont particulièrement importantes car elles servent à réaffirmer les frontières des territoires et à renforcer les relations entre les individus déjà établis (Burt & Vehrencamp, 2005 ; Naguib et al., 2004 ; Foote et al., 2008 ; Fitzsimmons et al., 2008). Chez le troglodyte, en accord avec cette hypothèse de fonction sociale, il a été montré que la diffusion de chants de l'espèce simulant des intrusions territoriales provoque chez les mâles résidents une augmentation de leur activité vocale avant le lever du soleil, durant le chœur matinal suivant, le lendemain de l'intrusion (Amrhein & Erne, 2005 ; Erne & Amrhein, 2008).

Les mâles troglodytes concentrent donc leur énergie durant une période déterminée d'activité vocale intense, l'aube, et conservent une activité vocale élevée durant les heures du matin. Les femelles à la recherche de partenaire sexuel pourraient alors utiliser cette période d'intenses interactions pour évaluer la qualité relative des mâles du groupe (Mennill et al., 2002 ; Liu, 2004). De leur côté, les jeunes peuvent également tirer de cette période matinale des informations importantes. Il a en effet été montré que les jeunes de plusieurs espèces apprennent préférentiellement leurs chants à partir des chants entendus durant les interactions acoustiques au sein du groupe (Beecher et al., 2007 ; Nordby et al., 1999 ; Templeton et al., 2010 ; Beecher & Burt, 2004).

Les chants du troglodyte ont une durée moyenne de 4.3 secondes et se composent de séquences de plusieurs répétitions d'une même syllabe, alternées avec des séquences de syllabes non-répétées. Sur les 22 000 chants enregistrés et analysés émis par 59 mâles dans 8 groupes pendant les 4 années de cette étude, seuls 66 types de syllabes différentes ont été

identifiés. Il semble donc y avoir des contraintes neuronales ou anatomo-physiologiques qui limitent les possibilités de production des différentes syllabes et déterminent la structure acoustique de ces dernières comme il a été proposé pour d'autres espèces d'oiseaux chanteurs (Lambrechts, 1996 ; Baptista, 1996 ; Beecher & Brenowitz, 2005). Les 66 syllabes produites, en tant qu'unités de construction des chants, pourraient être combinées entre elles de façon à générer un nombre très élevé de séquences différentes et de taille variable. Néanmoins, elles se trouvent organisées en un nombre limité de séquences fortement stéréotypées en syntaxe et en durée et ne génèrent qu'un faible nombre de types de chants. *Ainsi, au niveau individuel, les mâles troglodytes ont des répertoires moyens de 6 types de chants, composés sur une base de 36 syllabes.*

Le troglodyte appartient donc à la catégorie des oiseaux chanteurs à chants discrets tout comme les fauvelles, pouillots, bruants et mésanges, par opposition aux oiseaux chanteurs à chant continu (alouettes, rossignols, étourneaux). Chaque type de chant chanté par un mâle troglodyte donné, contient près de la moitié des syllabes de son répertoire. De plus, les syllabes se trouvent organisées de façon stéréotypée en motifs fréquemment retrouvés dans plusieurs types de chants d'un même mâle. *Il existe ainsi une redondance dans la nature des syllabes composant les différents types de chants d'un même mâle, mais également dans les motifs créés par l'enchaînement stéréotypé de ces syllabes.* D'ailleurs, ces motifs suivent souvent eux aussi des règles d'enchaînement stéréotypées à l'intérieur des types de chant. Ces résultats sont en accord avec d'autres études sur cette espèce en Europe (Kreutzer, 1974a), en Asie (Kroodsma & Momose, 1991) et en Amérique du Nord (Kroodsma, 1980). Chez le troglodyte d'Amérique du Nord, Van Horne (1995) a en particulier montré que les syllabes ne sont pas organisées de façon aléatoire à l'intérieur des chants et a mis en évidence des règles d'enchaînement entre certaines syllabes.

D'autre part, *les types de chants peuvent être émis suivant deux versions* correspondant à deux catégories de durée distinctes : *une version courte* d'une durée moyenne de 3.8 secondes et *une version longue* de durée moyenne 5.5 secondes. La version longue est une prolongation de la version courte : une nouvelle séquence de syllabes est ajoutée à la fin du chant à la manière d'un suffixe sans qu'il y ait de changement dans l'organisation syntaxique de la première partie. Les types de chants d'un même mâle, très différents en version courte, contiennent plus de motifs en commun lorsqu'ils sont chantés en version longue, indiquant que les séquences suffixes ajoutées à la fin de tous les types de chants d'un mâle sont semblables. Ceci indique une redondance du message transmis par les

différents types de chants du répertoire d'un individu. Donc, la différence entre chants courts et chants longs ne repose pas uniquement sur la durée mais aussi sur la syntaxe et la similarité entre les types de chants d'un même mâle. Ainsi, plusieurs niveaux de codage syntaxique coexistent à l'intérieur d'un même type de chant. *Chez le troglodyte, un nombre limité de blocs de construction, les syllabes, sont organisées en motifs fortement stéréotypés, suivant à leur tour des règles fixes d'enchaînement pour donner lieu à un nombre restreint de séquences discrètes, les types de chants.*

Les chants du troglodyte sont donc le produit de règles fixes de construction et d'organisation syntaxique probablement déterminées, d'une part, par les capacités de production des signaux (contraintes neuro-motrices) et, d'autre part, par les capacités cognitives d'acquisition (apprentissage et mémorisation) et de perception des signaux (Hultsch, 1993 ; Geberzahn & Hultsch, 2003).

Donc, pour caractériser le répertoire de chant des mâles troglodytes quant à sa composition, sa versatilité et ses capacités de codage, il est indispensable d'étudier ce répertoire au niveau des différentes unités discrètes de chant, les syllabes et les types de chants, comme c'est le cas pour d'autres espèces d'Oscines possédant des répertoires discrets (Lehongre et al, 2008 ; Searcy et al, 1999). Par ailleurs, il semble qu'il y ait également des unités intermédiaires importantes, les motifs. Ces séquences de syllabes, courtes et stéréotypées sont retrouvées dans la plupart des types de chants, suggérant une construction « modulaire » des types de chant qui pourrait refléter le processus d'acquisition et de mémorisation des chants. Cette construction en « modules » est spécialement évidente dans les versions longues des types de chants dont la fonction reste encore non-élucidée.

Qui appartient au réseau ?

Le milieu de propagation des signaux acoustiques est considéré comme un facteur déterminant pour façonner la structure des signaux durant l'évolution (Handford & Loughheed, 1991 ; Mathevon & Aubin, 1997 ; Wiley & Richards, 1982). La répétition séquentielle de syllabes et la redondance de certains motifs ou syllabes dans les chants des individus pourraient être la résultante d'adaptations favorisant la propagation des signaux dans le milieu forestier fermé que constitue l'habitat du troglodyte. En effet, ce milieu semble exercer une forte pression sur la structure des signaux acoustiques : les expériences de propagation des chants dans le milieu forestier typique du troglodyte ont montré que « l'espace actif » du chant est de 64m à 128m avant l'apparition des feuilles, et que cette distance diminue de moitié avec l'apparition des feuilles dans le sous-bois, démontrant un effet très significatif des

feuilles sur les signaux de cette espèce. Des résultats similaires ont été mentionnés pour l'espèce au Danemark (Holland et al. 1998). L'information temporelle se dégrade plus rapidement que l'information fréquentielle dans le milieu forestier, probablement du fait du grand nombre d'obstacles réfléchissants (troncs, feuilles, sol), encombrant le canal de transmission. Ainsi, les caractéristiques spectrales du chant se conservent bien avec la distance (64-128mètres) alors que les modulations de fréquence et surtout les modulations d'amplitude se dégradent rapidement (32-64mètres). Donc, l'information encodée principalement par des paramètres temporels pourrait être décodée seulement lors de communications de courte distance, tandis que l'information encodée uniquement par des paramètres fréquentiels pourrait être décodée à une plus longue distance.

Le diamètre des territoires des troglodytes est d'environ 100 mètres (Brewer & Makay, 2001). Comme pour d'autres espèces d'oiseaux chanteurs territoriaux, les territoires sont disposés en groupes de territoires adjacents. La distance moyenne entre mâles voisins possédant des territoires adjacents est de 131 mètres, ce qui correspond à l'espace actif des chants. Au-delà de cette distance, la plus grande partie de l'information encodée par les paramètres acoustiques des chants devrait se dégrader et les individus ne seraient capables d'extraire que peu ou pas d'information fiable de la structure acoustique et syntaxique des chants, notamment lorsque la couverture de feuilles augmente. Donc, ***les groupes de voisins occupant des territoires adjacents peuvent être considérés comme des réseaux de communication limités par la distance***, séparés acoustiquement d'autres groupes situés à proximité dans un milieu continu.

Les chants contiennent généralement des informations sur l'émetteur à divers niveaux (espèce, zone, groupe, individu, condition, motivation). Le codage de ces différents niveaux d'information se fait à partir de différents paramètres plus ou moins résistants à la propagation dans le milieu (Wiley & Richards, 1982). Ainsi, il a été montré que le codage d'« informations publiques », comme l'identité spécifique, repose sur des paramètres très résistants tandis que le codage d'« informations privées » réservées aux voisins ou aux individus proches, comme l'identité individuelle, repose sur des paramètres plus sensibles à la dégradation par le milieu (Aubin et al., 2004 ; Mathevon et al., 2008). Chez le troglodyte, l'information spécifique est encodée par un mélange de paramètres temporels et fréquentiels : la forme des syllabes (modulation de fréquence en fonction du temps) ainsi que leur organisation à l'intérieur des chants (syntaxe) semblent importants pour la reconnaissance spécifique (Brémond, 1968 ; Kreutzer & Brémond, 1986 ; Holland et al, 2000). Cependant, la forme des syllabes et la syntaxe des chants pourraient également participer à l'encodage de

l'information « régionale » à échelle macro et micro-géographique, cette information pouvant par exemple indiquer l'appartenance à une zone ou à un groupe de voisins. Ce type de codage dans le chant du troglodyte limite la distance maximum de décodage des chants et renforce l'idée que les groupes de voisins adjacents agissent comme des réseaux de communication isolés acoustiquement les uns des autres.

Certaines syllabes fréquemment utilisées par le troglodyte et présentes dans la plupart des chants de chaque mâle résistent mieux que d'autres aux modifications induites par l'environnement forestier. Holland et collaborateurs (1998) ont en effet également montré que des syllabes différant en durée et en fréquence moyenne ne se dégradent pas au même degré avec la distance de propagation et la composition du canal de transmission en type et quantité d'obstacles. Les séquences de syllabes répétées, la variété de structure des syllabes présentes dans chaque type de chant et la redondance de certains motifs et syllabes dans tous les chants pourraient donc être des adaptations destinées à optimiser la propagation des signaux dans le milieu forestier hétérogène que constitue l'habitat du troglodyte. D'autre part, des adaptations comportementales tendant à compenser la dégradation des signaux en augmentant les probabilités de réception, ou bien en utilisant la dégradation des signaux pour estimer la distance de l'émetteur, sont probablement utilisées par cette espèce. Ainsi, les mâles troglodytes réagissent à la diffusion de chants dégradés en choisissant des postes d'écoute plus hauts que ceux utilisés en réponse à la diffusion de chants non-dégradés (Mathevon & Aubin, 1997).

Que partagent les membres du réseau ?

Les mâles occupant des territoires adjacents au sein du groupe de voisins *partagent au moins 90% de leur répertoire de types de chants et de syllabes* et le partage diminue significativement quand la distance entre individus augmente, ce qui confirme l'existence de micro-dialectes chez le troglodyte comme cela a été suggéré par Catchpole & Rowell (1993). Cette diminution dans le nombre d'unités partagées, plus graduelle pour les syllabes, est très rapide pour les types de chant : au delà de 1km de distance les mâles ne partagent déjà plus aucun type de chant alors que le partage de syllabes reste important. *Les syllabes tendent donc à se conserver à grande échelle géographique mais elles sont drastiquement réarrangées pour créer de nouveaux types de chants à très courte échelle.* Chez le troglodyte, comme chez la plupart des oiseaux chanteurs, le chant est utilisé pour la défense territoriale et l'attraction de partenaires sexuels (Collins, 2004 ; Byers and Kroodsma, 2009). Les syllabes pourraient refléter des contraintes de production au niveau de l'espèce et donc

constituer des signaux honnêtes de qualité des mâles vis-à-vis des femelles. Le choix de la part des femelles pourrait se faire sur la base de certaines syllabes « difficiles » à produire comme il a été démontré pour d'autres espèces (De Kort et al, 2009 ; Vallet et al, 1998 ; Gil & Gahr, 2002). D'autre part, l'organisation syntaxique des syllabes pourrait participer au codage de groupe, les types de chants seraient alors utilisés pour la communication mâle-mâle au sein d'un même groupe (Griessmann & Naguib, 2002 ; Collins, 2004).

Le partage de chants entre les membres d'un même groupe peut être utile pour discriminer entre individus résidents du groupe et individus étrangers potentiellement à la recherche d'un territoire ou d'un partenaire sexuel. Distinguer rapidement entre un voisin et un étranger permet aux mâles d'estimer le danger relatif que représente chaque intrus et d'adapter leurs comportements de défense territoriale en conséquence. Chez l'alouette des champs qui possède des chants longs, continus et très versatiles, il existe une signature de groupe sous la forme de courtes séquences partagées insérées régulièrement dans les chants des voisins (Briefer et al., 2008a,b). Une telle signature n'a pas été retrouvée chez des espèces possédant des types de chants courts et discrets comme le troglodyte. Pour cette espèce, *il semblerait que le partage de plusieurs types de chants par la totalité des membres du groupe constitue en soi une signature de groupe*. De plus, les types de chants partagés par tous les voisins du groupe se maintiennent durant toute la saison alors que des types de chants non ou peu partagés ont tendance à disparaître du répertoire au cours de la saison, entraînant une homogénéisation du répertoire du groupe.

Une autre possibilité de codage de groupe réside dans le partage de ces courtes séquences de syllabes formant des motifs retrouvés dans la plupart des chants de chaque mâle. Une grande proportion de ces motifs se trouve dans la partie finale des chants en version longue et s'organisent généralement de la même manière entre eux, ce qui augmente la similarité entre les différents types de chants d'un même groupe chantés en version longue. Il est intéressant de constater que *seuls les types de chants partagés par plusieurs mâles du groupe sont chantés en version longue* (en plus de la version courte). Les types de chant non-partagés sont chantés uniquement en version courte et de ce fait partagent moins de motifs avec les autres types de chants du groupe. Ce sont précisément ces types non-partagés et sans version longue qui disparaissent du répertoire du groupe.

Chez de nombreuses espèces, la signature de groupe a pour effet de diminuer la réponse agressive des mâles à une intrusion territoriale de la part d'un voisin par rapport à celle provoquée par un étranger (effet de « cher ennemi », Temeles, 1994 ; Briefer et al 2008a,b). Les résultats obtenus avec les expériences de diffusion de chants voisins et

étrangers montrent clairement que *chez le troglodyte l'effet du « cher ennemi » ne s'applique pas*. Globalement, les troglodytes mâles répondent plus intensément aux chants d'un voisin qu'à ceux d'un individu étranger.

Mais pourquoi les mâles troglodytes répondent-ils plus agressivement aux voisins qu'aux étrangers ? Il a été proposé que la nature des ressources défendues dans les territoires, la fonction et la stabilité des territoires ainsi que le niveau de familiarité entre les voisins, déterminent, pour une espèce donnée, le niveau de menace que représente une intrusion territoriale de la part d'un voisin ou d'un étranger. Ce niveau de menace perçu influence donc la stratégie de réponse des individus résidents (Temeles, 1994). Du fait que les troglodytes sont sédentaires dans la zone d'étude et qu'ils conservent leur territoire tout au long de l'année, le groupe de voisins peut être considéré comme un groupe social stable. Si l'on considère que les membres du groupe de voisins se connaissent déjà lorsque débute la saison de reproduction, on peut penser que les interactions entre mâles ont pour effet de réaffirmer les relations de voisinage et les frontières, ainsi que le partage de types de chants ou de motifs de syllabes à l'intérieur des chants. Dans un groupe social stable, une rupture des règles communes de la part d'un membre du groupe (une intrusion territoriale, par exemple) pourrait entraîner des réactions exagérées, à la manière de « représailles » (Molles & Vehrencamp, 2001 ; Akçay et al., 2009) supérieures en agressivité à celles provoquées par des individus inconnus. Il a en effet été montré que les mâles élèvent leur niveau d'agressivité envers un voisin dont le chant avait déjà été diffusé une première fois à l'intérieur de son territoire. Ceci a été observé aussi bien chez des espèces qui présentent un niveau d'agressivité réduit envers les voisins (« effet du cher ennemi ») (Goddard, 1993 ; Akçay et al., 2009 ; Hyman, 2002), que chez une espèce répondant, comme le troglodyte, de façon plus agressive aux voisins qu'aux étrangers (Olendorf et al., 2004). Pour le troglodyte, en début de saison, l'intrusion territoriale de la part d'un mâle voisin qui chante des chants partagés, pourrait être perçue comme une rupture des règles territoriales déjà bien établies et entraîner des réactions plus agressives que l'intrusion de la part d'un mâle inconnu, étranger à la dynamique du groupe. Cependant, ceci n'explique pas le fait que, plus tard dans la saison, la réponse aux étrangers augmente et devient similaire en intensité à la réponse aux voisins.

Et qu'en est-il des femelles ? Il a été montré que les femelles du bruant chanteur *Melospiza melodia* ont une préférence plus marquée pour des mâles produisant des chants plus semblables aux chants de leur partenaire (chantant des chants de la zone) que pour des mâles étrangers (chantant des chants complètement différents) (O'Loghlen & Beecher, 1999). De nombreuses études ont montré que les femelles de plusieurs d'espèces d'oiseaux chanteurs

territoriaux, et socialement monogames, recherchent pendant le chœur matinal des copulations hors-couple présumées augmenter leur succès reproducteur et les possibilités de survie de leur progéniture. De plus, le résultat des interactions acoustiques entre leur partenaire et les mâles voisins ont un effet sur le choix d'« extra-partenaire » des femelles (Roth et al., 2009 ; Mennill et al., 2002 ; Poesel et al., 2006 ; Suter et al., 2009 ; Foote et al., 2008b). Un voisin représente donc une menace plus grande qu'un étranger du fait que la femelle pourrait être plus attirée par un individu résident du groupe. Dès lors, le mâle résident pourrait réagir de façon plus intense lorsque sa femelle est présente dans l'audience, spécialement au début de la saison de reproduction avant la construction du nid, quand le mâle et la femelle se déplacent ensemble dans le territoire. Plus tard dans la saison, après la construction du nid, il est possible que la nature des ressources défendues par les mâles change : la défense territoriale n'assure plus l'accès à la femelle (qui couve dans le nid), mais la protection du nid et l'alimentation des jeunes.

Comment s'identifier au sein du réseau ?

Un plus grand partage du répertoire de chant entre les membres d'un groupe de voisins peut avoir des avantages pour la défense territoriale en favorisant la cohésion du groupe et a pour conséquence l'homogénéisation des chants échangés au sein de celui-ci. Cependant, l'évaluation des interactions acoustiques entre tous les membres (via l'interaction directe ou par captage indirect d'information) est considérée comme un facteur essentiel pour l'établissement de relations stables au sein d'un groupe social (McGreggor & Peake, 2000 ; McGreggor, 2005). Une telle évaluation nécessite d'une part, des capacités cognitives permettant aux individus de discriminer entre les différents membres du groupe et de mémoriser les événements passés (résultats des interactions acoustiques, par exemple) et, d'autre part, un degré d'individualisation suffisamment marqué dans le comportement acoustique des mâles ou dans la structure acoustique des signaux, pour qu'il puisse être détecté.

Chez le troglodyte, le partage des types de chants est presque total, ce qui élimine la possibilité d'une reconnaissance individuelle par un type de chant unique, propre à chaque mâle, ou par une organisation unique de syllabes comme chez le canari (Lehongre et al., 2008). De plus, tous les types de chant du répertoire sont utilisés de façon équivalente par chaque mâle du groupe. Il n'y a donc pas un type de chant « préféré » permettant à chaque mâle de se différencier de ses voisins. Néanmoins, des variations interindividuelles à niveau phénotypique dans le système sensori-moteur de la production des chants peuvent conduire à

des variations de la structure acoustique des chants produits, au niveau temporel ou dans la répartition relative des fréquences (tessiture) (Lambrechts, 1996 ; Sober et al., 2008). Une reconnaissance individuelle par la « voix », même avec des degrés de différenciation inter-individuelle très faibles a été décrite chez d'autres espèces (Wiley, 2005 ; Weary & Krebs, 1992 ; Blumenrath et al., 2007 ; Wilson & Mennill, 2010 ; Lehongre et al., 2008 ; Aubin et al., 2004). L'activité vocale à une période déterminée peut également montrer une variabilité inter-individuelle consistante (trait de personnalité) comme il a été trouvé chez la mésange charbonnière *Parus major* (Naguib et al., 2010).

Chez le troglodyte, il ne semble pas y avoir de potentiel de codage individuel dans les paramètres acoustiques globaux des types de chants, mais différents degrés d'individualisation ont été trouvés pour différents types de syllabes répétées. Aucun des paramètres fréquentiels et temporels mesurés ne présente, à lui seul, de potentiel de codage individuel marqué. Par contre, une discrimination individuelle entre voisins est obtenue par une analyse basée sur plusieurs paramètres fréquentiels et temporels (Q25, Q50 et Q75, Tempo, Rythme) appartenant à certaines catégories de syllabes. De plus, les résultats de l'analyse multiparamétrique, basée sur les paramètres de répartition de l'énergie (Q25, Q50 et Q75) des syllabes, montrent que si l'on tient compte simultanément de la tessiture de 3 syllabes d'un même chant, un très haut degré de discrimination entre individus, proche de 100%, est atteint au sein de chaque groupe. Une des syllabes en particulier, omniprésente dans les chants de l'espèce, présente le plus grand degré d'individualisation au niveau des paramètres temporels et fréquentiels. Ceci suggère que l'information individuelle est disponible et potentiellement détectable dans tous les chants de l'espèce. Cette syllabe, émise par tous les individus, pourrait refléter des différences phénotypiques entre les mâles et ainsi être utilisée par les autres mâles, ainsi que par les femelles, comme un signal honnête de qualité des mâles. Les autres syllabes, moins souvent produites semblent avoir un degré plus bas d'individualisation. Comme différents types de syllabes se dégradent à différents degrés avec la distance de propagation dans le milieu, le fait que l'individualité soit contenue dans plusieurs de ces syllabes répétées pourrait être interprété comme une adaptation aux contraintes imposées par le milieu pour assurer la transmission de l'information individuelle. Une fois de plus, la redondance de l'information semble être une des stratégies prédominantes de communication chez cette espèce forestière.

Puisqu'un groupe de voisins défendant chacun son territoire forme un réseau social fixe dans l'espace, la position relative des individus pourrait venir renforcer l'information acoustique individuelle contenue dans certaines syllabes (Briefer et al., 2009). Des

expériences de diffusion de chants devraient être réalisées afin de tester si les mâles sont effectivement capables de discriminer entre différents voisins sur la base des fines différences individuelles mises en évidence par l'analyse et/ou sur la base de la position des individus dans l'espace.

Comment échanger en réseau ?

Pendant les premières heures du matin (chœur matinal), le contexte de chant prédominant au sein du groupe est l'interaction acoustique (environ 90% des chants du groupe sont émis en contexte d'interaction), alors que les chants en « solo » sont rares.

Il a été montré que la hiérarchie sociale entre les membres d'un groupe se trouve reflétée dans les interactions acoustiques (Foote et al., 2010). L'analyse des enregistrements continus montre qu'il n'y a pas de différences entre voisins en termes de production « brute » de chants : aucun mâle du groupe ne chante systématiquement plus de chants que les autres, ni en « solo », ni en interaction. Cependant, il y a une asymétrie entre les voisins dans la dynamique des périodes d'activité vocale : un mâle du groupe initie et termine les périodes d'interaction acoustique plus souvent que ses voisins, *suggérant l'existence d'un leader acoustique capable de moduler les interactions au sein du groupe*. Il ne faut cependant pas oublier que ces résultats, qui concernent la dynamique des interactions, ont été obtenus par l'analyse d'un seul groupe et uniquement sur 6 jours. Il est donc possible que les relations entre voisins évoluent dans le temps au sein d'un même groupe et que les relations soient plus complexes au sein de groupes comprenant plus de voisins. Il est donc indispensable de confirmer ces résultats avec le suivi de groupes plus nombreux et de tailles différentes. Afin d'identifier les facteurs déterminants dans l'établissement des relations de hiérarchie dans ces groupes de voisins, il serait intéressant d'explorer plus en détail si les « leaders » et « followers » acoustiques diffèrent, par exemple, au niveau de leurs conditions physiques ou de leurs succès reproducteurs.

Tous les types de chants du répertoire sont utilisés en proportions similaires par tous les mâles du groupe quelle que soit la situation (interaction ou « solo »), suggérant une équivalence de fonction entre tous les types de chant du répertoire. Cependant, *les types de chants ne sont pas utilisés de manière aléatoire durant les interactions : les mâles ont tendance à répondre à leurs voisins avec un type de chant différent, en évitant le « matching »*. Une situation similaire a été retrouvée chez *Melospiza melodia* (Beecher et al. 2000). Il a par ailleurs été montré chez plusieurs espèces que répondre en copiant le type de chant de son interlocuteur est un signal agressif pour escalader le conflit (revu dans Searcy &

Beecher, 2009). Cependant lorsque tous les chants échangés sont partagés dans un groupe, la stratégie de « non-matching » pourrait permettre aux mâles en interaction de se différencier individuellement de façon temporaire (pendant la durée de l'interaction) et ainsi de signaler clairement à une audience, le nombre de mâles impliqués et les rôles de chacun dans l'interaction. Dans ce sens, chanter avec le même type de chant que son interlocuteur pourrait avoir pour effet de « brouiller » les rôles. Il serait donc intéressant d'étudier si cette stratégie de « non-matching » se maintient lorsque la composition de l'audience varie (plus de femelles réceptives, jeunes, mâles voisins) ou après une intrusion territoriale de la part d'un mâle inconnu.

Concernant l'organisation temporelle des interactions chez le troglodyte, le rythme individuel de chant change significativement selon le contexte : lors des interactions acoustiques, les mâles diminuent leur rythme de chant en augmentant la durée des intervalles inter-chant, sans varier significativement la durée des chants. *Les mâles en interaction acoustique ont une forte tendance à alterner leurs chants, chacun commençant à chanter immédiatement et jusqu'à 2 secondes après la fin du chant de leur interlocuteur.* Il est possible que le fait de chanter juste après un voisin permette aux mâles de s'adresser à cet individu en particulier et/ou participe au maintien de l'interaction acoustique. La superposition des émissions (« overlap ») pourrait avoir pour effet de masquer une partie du chant de l'interlocuteur et pourrait être utilisé par les mâles pour diminuer la quantité d'information transmise par un rival. Chez plusieurs espèces il a en effet été montré que l'« overlap » constitue un signal agressif dénotant l'intention d'escalader le conflit (revu dans Naguib & Mennill, 2010). *Chez le troglodyte, des événements d'« overlap » (superposition de chants), dans lesquels 1 à 2 secondes du chant sont masquées, ont lieu dans une proportion non négligeable (environ 40%) au cours des échanges acoustiques entre voisins, ces « overlap » semblent se produire prioritairement pendant des interactions à courte distance (observation personnelle).*

Les résultats des expériences de diffusion interactive montrent que les mâles chantent à une cadence significativement plus élevée lorsque leurs chants sont systématiquement masqués (« overlappés ») par les diffusions que lorsqu'ils sont en situation d'alternance. Cette augmentation dans la cadence de l'activité vocale des mâles testés est transitoire, en effet ces derniers reviennent à leur cadence propre une fois l'interaction terminée, montrant bien que *les individus tiennent activement compte de leur interlocuteur pour réguler leur activité vocale durant les interactions.*

Concernant l'organisation spatiale des interactions, les chants ne sont pas répartis aléatoirement dans l'espace mais groupés près des frontières des territoires. *Les mâles semblent donc utiliser en priorité les zones frontalières pour interagir acoustiquement avec leurs voisins.* Un mâle peut s'approcher d'un voisin pour s'adresser à lui spécifiquement ou bien pour simplement s'assurer une proximité géographique qui permettra à l'un et l'autre de capter suffisamment d'information à partir de leurs chants respectifs. Ces zones à haute densité de chants ne sont pas fixes, mais au contraire changent d'un jour à l'autre, indiquant que les troglodytes, contrairement à certaines espèces, n'utilisent pas des postes de chant fixes. En fait, *les mâles établissent des relations dynamiques avec leurs différents voisins*, à travers des interactions acoustiques avec l'un ou l'autre de leurs voisins, suite à des événements environnementaux comme, par exemple, la détection visuelle de la femelle ou la détection acoustique et/ou visuelle du mâle voisin à proximité de la frontière commune. Il a en effet été démontré par des expériences de playback que les troglodytes peuvent apprécier la distance à laquelle se trouve un émetteur sur la base des dégradations subies par son chant (Mathevon & Aubin, 1997). Il a également été démontré chez cette espèce que la diffusion de chants simulant une intrusion territoriale d'un individu en mouvement provoque des réponses territoriales plus fortes que l'intrusion d'un mâle statique (Amrhein & Lerch, 2010), ce qui indique bien que les individus sont capables d'estimer la position et les changements de position des autres mâles sur la base de leurs chants. Il est donc possible de penser que la distance émetteur-récepteur joue un rôle important dans les interactions acoustiques entre voisins, bien que les données de triangulation ne nous aient pas permis d'établir une relation nette entre la distance émetteur-récepteur et la mise en place d'interactions acoustiques privilégiées entre individus.

Des réseaux dynamiques (évolution au cours de la saison).

Le milieu physique et le milieu social semblent être des facteurs clés dans l'organisation des groupes de voisins en tant que réseaux de communication acoustique. Ils en déterminent la structure, le partage et les règles d'échange des signaux, or, au cours d'une même saison de reproduction, les facteurs physiques du milieu peuvent changer, ainsi que les conditions physiologiques des mâles et leur statut de reproduction. De plus, il semble probable que les relations sociales entre les membres du groupe se stabilisent peu à peu au cours de la saison avec l'augmentation de la familiarité entre les mâles voisins. Quelles influences vont alors avoir ces changements sur les réseaux ?

Au niveau des facteurs physiques, les modifications de la végétation vont influencer sur la propagation des signaux et donc sur la nature de l'information véhiculée par ces signaux. Ainsi, *l'augmentation de la couverture de feuilles dans le sous-bois modifie fortement l'espace actif des chants échangés* au sein du groupe : compris entre 64m et 128m en début de saison avant l'apparition des feuilles, il diminue de moitié en milieu de saison, avec l'apparition des feuilles. Les groupes de voisins adjacents deviennent ainsi au cours de la saison, des réseaux de communication acoustiques plus restreints et encore plus isolés acoustiquement d'autres groupes proches.

Une autre différence importante observée concerne la durée des chants et la proportion de chants courts et longs émis au cours de la saison. Les versions longues des types de chants partagés sont formées par l'ajout d'un même enchaînement de motifs à la fin des versions courtes. Au début de la saison de reproduction, les chants émis sont essentiellement des chants courts, la proportion de chants longs est alors très basse. L'apparition des chants en version longue concerne essentiellement les types de chant partagés par plusieurs individus qui commencent à être chantés en deux versions distinctes, alors que les types non-partagés ont tendance à disparaître du répertoire des mâles et ne sont pas chantés en version longue. Parallèlement, en début de saison, les mâles répondent plus intensément aux chants voisins en version courte qu'aux chants en version longue. Plus tard dans la saison, la proportion de chants longs devient de plus en plus importante, en même temps qu'augmente leur valeur réactogène. Ainsi, au milieu et à la fin de la saison de reproduction, les mâles répondent plus fortement à la diffusion d'un chant voisin en version longue qu'à un chant voisin en version courte ce qui suggère des changements de fonction pour ces deux catégories de vocalisation. *Ce système d'élongation des chants par l'ajout de motifs organisés de façon très stéréotypée n'avait pas jusqu'à présent été mis en évidence chez le troglodyte ni chez aucune autre espèce. Il reste néanmoins à comprendre le rôle des deux versions des types de chants partagés.* Il a en effet été montré que chez certaines espèces d'Oscines, les chants deviennent plus longs avec la maturation des noyaux du chant chez les mâles. Ce rallongement des chants est dû soit à une augmentation du nombre de répétitions des syllabes (Nelson & Poesel, 2011 ; McGreggor, 1988) soit à l'ajout de parties structurellement distinctes (Collins, 2004) et pour lesquelles des rôles différents (compétition mâle-mâle, attraction des femelles) ont été proposés. Sachant que le comportement de chant des mâles peut changer selon leur état (en couple ou célibataire) chez plusieurs espèces (Kunc, et al., 2007 ; Hennin et al., 2009 ; Amrhein et al., 2002) on peut penser que la réaction à différentes catégories de signaux varie également avec l'état des mâles.

Le réseau est-il stable d'une année sur l'autre ?

Armstrong (1955) a rapporté une durée de vie de 3 ans pour le troglodyte. Au niveau de nos individus bagués, il semble y avoir un fort «turnover» (renouvellement) des mâles d'une année sur l'autre, la proportion de mâles bagués retrouvés étant très faible (19%). L'espérance de vie semble donc plus limitée que celle mentionnée par Armstrong (même s'il ne peut pas être exclu que le processus de capture et baguage raccourcit l'espérance de vie des individus). Pourtant, malgré ce fort taux de renouvellement, les réseaux de voisins ont tendance à être stables sur plusieurs aspects.

D'une part, *les troglodytes conservent la taille, le nombre et la disposition relative de leurs territoires d'une année sur l'autre et pendant plusieurs années* au sein des groupes. Lorsqu'ils survivent, les individus conservent en effet leur territoire d'une année sur l'autre (tous les mâles bagués et retrouvés y sont parvenus). Par ailleurs, il semble qu'un territoire inoccupé soit immédiatement repris par un nouvel individu qui ne laisserait pas aux autres mâles l'opportunité d'élargir leur territoire.

D'autre part, *le répertoire de types de chants de chaque groupe de voisins se maintient pratiquement inchangé d'une année sur l'autre* et ce pendant au moins trois ans. En fait, ce sont les types de chants partagés par tous les membres du groupe qui se maintiennent, alors que les types de chants moins partagés apparaissent ou disparaissent du répertoire de groupe d'une année sur l'autre. Malgré le renouvellement des mâles, *une tradition vocale se maintient et se transmet donc au sein des groupes de voisins sur plusieurs années consécutives*, suggérant que les nouveaux mâles possèdent déjà dans leur répertoire les types de chants du groupe au moment de leur installation. Le maintien des traditions vocales au sein de groupes de voisins a été peu étudié jusqu'à présent en conditions naturelles (Payne, 1996 ; Bell et al., 1998), en cela, les résultats obtenus dans notre étude sont originaux.

Comment expliquer la stabilité des répertoires de groupes ? Est-ce que les jeunes apprennent les chants de leur père au début de leur vie puis restent proches du groupe avant de s'installer dans des territoires vacants ? Si tel était le cas, les troglodytes appartiendraient vraisemblablement à la catégorie des « close-ended learners », acquérant le répertoire du groupe pendant la période plastique de leur première année. A moins qu'ils ne dispersent vers d'autres groupes et acquièrent le répertoire de leurs nouveaux voisins ? Dans ce cas, les

troglydotes appartiendraient incontestablement à la catégorie des « open-ended learners », capables d'apprendre tout au long de leur vie. Mais cette dernière hypothèse semble moins plausible car les individus que nous avons suivis sur plusieurs années conservent le même répertoire de chant. Pour trancher, il serait intéressant de déterminer si les voisins d'un même groupe sont plus proches génétiquement que des individus appartenant à des groupes différents.

Néanmoins, les processus d'apprentissage des chants chez le troglodyte peuvent être discutés à la lumière des études réalisées sur d'autres espèces d'Oscines. Il a en effet été montré chez plusieurs espèces que les jeunes tendent à incorporer dans leur répertoire prioritairement les types de chants partagés par le groupe (Beecher et al., 1994 ; Nordby et al., 2000 ; Sprau & Mundry, 2010) et qu'ils apprennent de préférence les types de chants entendus lors d'interactions acoustiques entre d'autres mâles (Beecher et al., 1995 ; Nordby et al., 2000). Un répertoire contenant un plus grand nombre de types de chants partagés avec les voisins, confère aux mâles un avantage pour leur installation au sein d'un groupe de voisins et pour le maintien d'un territoire (Beecher et al., 2000b). Il est généralement accepté que chez les Oscines, les jeunes mâles apprennent leurs chants par imitation d'un ou plusieurs tuteurs (adultes et/ou jeunes en apprentissage) au début de leur vie. Chez certaines espèces l'apprentissage peut se poursuivre au moins jusqu'à leur deuxième année, au moment où ils établissent leur propre territoire au sein d'un groupe de voisins (Lui & Kroodsma, 1999 ; Nordby et al., 2001). Les jeunes mâles peuvent posséder un certain nombre de types de chants dans leur répertoire pendant la période plastique d'apprentissage du chant, mais au moment de la cristallisation du chant, ils en abandonnent une partie, généralement ceux non-partagés avec d'autres membres du groupe (Nordby et al. 2007 ; Hultsch & Todt, 1989). D'autre part, les jeunes adultes peuvent improviser de nouveaux types de chants en recombinaison de fragments de types de chants entendus pendant la période sensible d'acquisition du chant (Todt & Hultsch, 1996 ; Geberzahn et al., 2002 ; Geberzahn & Hultsch, 2003 ; Lachlan & Slater, 2003).

Chez le bruant chanteur, les jeunes apprennent au début de leur vie leur répertoire de types de chants à partir de tuteurs adultes ou d'autres jeunes en apprentissage. Une fois dispersés vers d'autres groupes dans une même zone dialectale, les jeunes adultes sont capables de réarranger leurs syllabes en de nouveaux types de chants qui ressemblent davantage aux types de chants de leurs futurs voisins, avant de cristalliser leur répertoire définitif. Un processus similaire d'apprentissage en deux étapes pourrait avoir lieu chez le

troglodyte, étant donné que le répertoire de syllabes se maintient sur de grandes distances et que des réarrangements des mêmes syllabes en types de chants très différents sont observés d'un groupe à l'autre. De plus, les types de chants non-partagés ou peu partagés entre les mâles du groupe sont présents au début de la saison de reproduction et ont tendance à disparaître plus tard dans la saison. Ceci suggère que les troglodytes peuvent abandonner certains types de chants de leur répertoire au profit des chants partagés du groupe (selon les types de chants chantés dans le groupe).

En conclusion, *que nous apprennent les troglodytes sur le fonctionnement des réseaux de communications acoustiques chez des Oscines à répertoire de chants discrets ?*

Les groupes de voisins forment des communautés d'individus pérennes, fixes dans l'espace, isolées acoustiquement d'autres groupes et conservant des traditions vocales, même avec un fort taux de renouvellement des mâles d'une année sur l'autre. La permanence des membres du groupe tout au long de l'année promeut des relations sociales durables avec des règles bien définies : des frontières territoriales fixes, des répertoires homogènes avec un partage quasi-total de syllabes, de motifs et de types de chant.

Les chants sont fixes et fortement stéréotypés avec plusieurs niveaux syntaxiques identifiés : un nombre limité de syllabes arrangées en un nombre très limité de motifs, eux-mêmes arrangés en un ordre strict pour former un nombre encore plus limité de types de chants discrets. Un certain degré de nouveauté acoustique est introduit par les mâles nouveaux venus, mais rapidement au cours d'une même saison, le répertoire de chant s'homogénéise par abandon des chants non-partagés et stabilisation des chants partagés. A cela s'ajoute la possibilité de chanter ces signaux partagés en version longue, dont la séquence finale est composée de motifs partagés et organisés suivant un même ordre. En dépit de cette homogénéité, les chants de différents mâles possèdent une individualité, même ténue, au niveau de la structure acoustique fine de certaines syllabes répétées.

Enfin, l'environnement physique et social exerce une pression très importante sur les signaux et leurs modalités d'échange. Ainsi, l'augmentation de la couverture végétale dégrade fortement les signaux avec la distance et isole les groupes de voisins entre eux. Face à ces contraintes imposées par le milieu, les mâles ont recours à une stratégie de redondance à l'intérieur des types de chants basée sur la répétition de syllabes et de motifs. Le fait d'être ou non en interaction acoustique avec les voisins modifie par ailleurs la structure et la nature des échanges vocaux. Lorsqu'ils chantent en « solo », les mâles possèdent un rythme de chant individuel stable et utilisent tous les types de chants de leur répertoire de façon équivalente.

Lorsqu'ils s'engagent dans des interactions acoustiques, les mâles calent temporellement leur cadence de chant sur celle de leur interlocuteur et tiennent compte de la nature du chant de ce dernier en évitant le « matching » de types de chants. Des stratégies de chant en interaction comme l' « overlap » et le « matching/non-matching », connues chez d'autres espèces pour abaisser ou escalader le conflit, sont par conséquent également présentes chez le troglodyte.

Cette étude sur plusieurs années consécutives des groupes de voisins en liberté dans la nature, chez une espèce d'oiseau chanteur à chants discrets, a permis de mieux comprendre le fonctionnement des échanges acoustiques au sein d'un réseau en situation réelle de compétition sexuelle et territoriale.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Akçay, C., Wood, W.E., Searcy, W.A., Templeton, C.N., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2009. Good neighbour, bad neighbour: song sparrows retaliate against aggressive rivals. *Anim. Behav.* 78: 97-102.
- Amrhein, V., Erne, N., 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Anim. Behav.* 71 (5), 1075-1080.
- Amrhein, V., Korner, P., Naguib, M., 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Anim. Behav.* 64: 939-944.
- Amrhein, V., Kunc, H.P., Naguib, M., 2004. Non-territorial nightingales prospect during the dawn chorus. *Proc R Lond B Biol Sci.* 271: S167-S169.
- Amrhein, V., Kunc, H.P., Schmidt, R., Naguib, M., 2007. Temporal patterns of territorial settlement and detectability in mated and unmated Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* doi: 10.1111/j.1474-919x.2006.0021.x.
- Amrhein, V., Lerch, S., 2010. Differential effects of moving versus stationary territorial intruders on territory defense in a songbird. *J Animal Ecology* 79: 82-87.
- Anderson, R.C., Searcy, W.A., Nowicki, S., 2005. *Anim. Behav.* 69: 189-196.
- Armstrong, E.A. 1955. *The wren*. Collins, St Jame's Place, London.
- Aubin, T., Mathevon, N., Da Silva M.L., Vielliard, J.M.E., Sebe, F., 2004. How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the white-browed warbler *basileuterus leucoblepharus*. *An Acad Bras Scienc.* 76: 335-344.
- Baker, M.C., Thompson, D.B., Sherman, G.L., Cunningham, M.A., 1981. The role of male interactions in maintaining population dialect structure. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 65–69.
- Baptista, L.F., 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca, NY: Cornell University Press, pp 39–60.
- Beecher, M.D., Brenowitz, E.A., 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *TREE* 20(3): 143-9.
- Beecher, M.D., Burt, J.M., 2004. The role of social interaction in bird song learning. *Current directions in psychological science* 13(6): 224-228.

- Beecher, M.D., Burt, J.M., O’Loghlen, A.L., Templeton, C.N., Campbell, S.E., 2007. Anim. Behav. 73: 929-935.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Burt, J.M., Hill, C.E., Nordby, J.C., 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows. Anim. Behav. 59: 21-27.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Nordby, J.C., 2000b. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. Anim. Behav. 59: 29-37.
- Beecher, M.D., Stoddard, P.K., Campbell, S.E., Horning, C.L., 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. Anim. Behav. 51: 917-923.
- Bell, D.A., Trail, P.W., Baptista, L.F., 1998. Song learning and vocal tradition in Nuttall’s white-crowned sparrows. Anim. Behav. 55:939-956.
- Blumenrath, S.H., Dabelsteen, T., Pedersen, S. B., 2007. Vocal neighbour-mate discrimination in female great tits despite high song similarity. Anim. Behav. 73: 789-796.
- Botero, C.A., Vehrencamp, S.L., 2007. Responses of tropical mocking birds (*Mimus gilvus*) to variations in within-song and between-song versatility. Auk 124:185-196.
- Brémond, J.C., 1968. Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de défense territoriale du troglodyte *Troglodytes troglodytes*. Behaviour. 30 (1): 66-75.
- Brewer, D., Makay, K.M., 2001. Wrens, dippers and thrashers. Helm identification guides, London, Chistopher Helm.
- Briefer, E., Aubin, T., Rybak, F., 2008b. When to be a dear-enemy: flexible acoustic relationships between neighbouring skylarks *Alauda arvensis*. Anim. Behav. 76: 1319-1325.
- Briefer, E., Aubin, T., Rybak, F., 2009. Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. Naturwissenschaften 96, 1067-1077.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K., Rybak, F., 2008a. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. J. Exp. Biol. 211: 317-326.
- Brown, E.D., Farabaugh, S.M., 1997. What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: vocal sharing in social groups, in: Snowdon, C.T., Hausberger, M. (Eds) Social influences on vocal development. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 98–127.
- Burt J.M., Bard, S.C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2002. Alternative forms of song matching in song sparrows. Anim. Behav. 63: 1143-1151.

- Burt J.M., Vehrencamp, S.L., 2005. Dawn chorus as an interactive communication network. In: McGregor, P.K. (ed). Animal communication networks. Cambridge University Press, pp. 320-343.
- Byers, B.E., Kroodsma, D.E., 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Anim. Behav.* 77(1): 13-22.
- Catchpole, C.K., Rowell, A., 1993. Song sharing and local dialects in a population of the European wren *Troglodytes troglodytes*. *Behaviour.* 125: 1-2.
- Catchpole, C.K., Slater, P., 2008. Bird Song: Biological themes and variations, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Collins, S., 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong, in: Nature's Music: The Science of Birdsong. Peter Marler & Hans Slabbekoorn. Elsevier Academic Press, UK. 2004, pp.39-79.
- Cramp S., 1998. The Birds of the Western Palearctic Volume. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Dabelsteen, T., 2005. Public, private or anonymous? Facilitating and countering eavesdropping. In: McGregor, P. (ed.). 2005. Animal Communication Networks. Cambridge University Press.
- Dabelsteen, T., Mathevon, N., 2000. Why do songbirds sing intensively at dawn? A test of the acoustic transmission hypothesis. *Acta ethol.* 4: 65-72.
- Dabelsteen, T., Mc Gregor, P.K., Holland, J., Tobias, J.A., Pedersen, S.B., 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Anim. Behav.* 53: 249-256.
- Dabelsteen, T., Mc Gregor, P.K., Sheperd, M., Whittaker X., Pedersen, S.B., 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits? *J. Avian Biol.* 27, 189-194.
- De Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A., Vehrencamp, S.L., 2009. Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proc. R. Soc. B.*, 276, 2315-2321.
- Erne, N., Amrhein, V., 2008. Long term influence of simulated territorial intrusions on dawn and dusk singing in the Winter Wren: spring vs. autumn. *J Ornithol.* 149, 479-486.
- Fitzsimmons, L.P., Foote, J.R., Ratcliffe, L.M., Mennill, D.J., 2008a. Frequency-matching, overlapping and movement behaviour in diurnal counter-singing interactions of black-capped chickadees. *Anim. Behav.* 75:1913-1920.

- Fitzsimmons, L.P., Foote, J.R., Ratcliffe, L.M., Mennill, D.J., 2008b. Eavesdropping and communication networks revealed through playback and an acoustic location system. *Behav. Ecol.* doi: 10.1093/beheco/arn036.
- Foote, J.R., Fitzsimmons, L.P., Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M., 2008a. Male chickadees match neighbors interactively at dawn: support for the social dynamics hypothesis. *Behav. Ecol.* 19: 1192-1199.
- Foote, J.R., Fitzsimmons, L.P., Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M., 2008b. Tied to the nest: male black-capped chickadees decrease dawn chorus movement behaviour when their mate is fertile. *Anim. Behav.* 76: 1227-1233.
- Franco, P., Slabbekoorn, H., 2009. Repertoire size and composition in great tits: a flexibility test using playbacks. *Anim. Behav.* 77: 261-269.
- Gahr, M., 2000. Neural song control system of hummingbirds: comparison to swifts, vocal learning (Songbirds) and nonlearning (Suboscines) passerines, and vocal learning (Budgerigars) and nonlearning (Dove, owl, gull, quail, chicken) nonpasserines. *J Comp Neurol.* 426(2):182-96.
- Geberzahn, N., Hultsch, H., 2003. Long-time storage of song types in birds: evidence from interactive playbacks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1085-1090.
- Geberzahn, N., Hultsch, H., Todt, D., 2002. Latent song type memories are accessible through auditory stimulation in a hand-reared songbird. *Anim. Behav.* 64: 783-790.
- Gil, D., Gahr, M., 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *TREE* 17(3): 133-141.
- Godard, R. 1993. Tit-for-Tat among neighbouring warblers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 45-50.
- Griessmann, B., Naguib, M., 2002. Song sharing in neighbouring and non-neighbouring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108: 377-387.
- Hennin, H.L., Barker, N.K.S., Bradley, D.W., Mennill, D.J., 2009. Bachelor and paired rufous-and-white wrens use different singing strategies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 151-159.
- Holland, J., Dabelsteen, T., Lopez Paris, A., 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Anim. Behav.* 60: 463-470.
- Holland, J., Dabelsteen, T., Pedersen, S.B., Larsen, O.N., 1998. Degradation of wren *Troglodytes troglodytes* song: Implication for information transfer and ranging. *J. Acoust. Soc. Am.*, 103, 2154-2166.

- Horning, C.L., Beecher, M.D., Stoddard, P.K., Campbell, S.E., 1993. Song perception in the song sparrow –importance of different parts of the song in song type classification. *Ethology* 94: 46-58.
- Hultsch, H., 1993. Psychobiological and ecological aspects of song learning and memorisation. *Etología* 3: 309-323.
- Hultsch, H., Todt, D. 1989. Context memorization in the song-learning of birds. *Naturwissenschaften* 76, 584-586.
- Hultsch, H., Todt, D., 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Behav.Ecol. Sociobiol.* 11, 253-260.
- Hyman, J., 2002. Conditional strategies in territorial defense :do Carolina wrens play tit-for-tat ? *Behav. Ecol.* 13(5) : 664-669.
- Jarvis, E.D. 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat Rev Neurosci.* 2005 Feb;6(2):151-9.
- Kreutzer, M. 1974a. Stereotopie et variations dans les chants de proclamation territoriale chez le Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Rev. Comp. Animal.* 8, 270-286.
- Kreutzer, M., 1974b. Réponses comportementales des mâles Troglodytes (Passeriformes) à des chants spécifiques de dialectes différents. *Rev. Comp. Animal.* 8, 287- 295.
- Kreutzer, M., Brémond, J.C., 1986. Les effets additifs de la syntaxe et de la forme des syllabes lors de la reconnaissance spécifique chez le troglodyte *Troglodytes troglodytes*. *Can. J. Zool.* 64: 1241-1244.
- Kroodsma, D.E. 1980. Winter Wren Singing Behavior: A Pinnacle of Song Complexity. *Condor* 82 (4), 357-365.
- Kroodsma, D.E. 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds), *Acoustic Communication in Birds (Vol.2: Song Learning and its consequences)*. Academic Press, pp 125–147.
- Kroodsma, D.E., 2004. The diversity and plasticity of bird song, in: *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Peter Marler & Hans Slabbekoorn. Elsevier Academic Press, UK, pp. 108-131.
- Kroodsma, D.E., Momose, H., 1991. Songs of the Japanese population of the winter wren (*Troglodytes troglodytes*). *Condor* 93: 424-432.
- Kunc, H.P., Amrhein, V., Naguib, M., Vocal interactions in common nightingales (*Luscinia megarhynchos*): males take it easy after pairing. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 577-563.
- Lachlan, R.F., Slater, J.B., 2003. Song learning in chaffinches: How accurate and from where? *Anim. Behav.* 65: 957-969.

- Lambrechts, M.M., 1996. Organization of birdsong and constraints on performance, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp 305-320.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S., Del Negro, C., 2008. Individual signature in canary songs: contribution of multiple levels of song structure. *Ethology* 114, 425-435.
- Liu, W-C., 2004. The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male chipping sparrows. *Anim. Behav.* 68:39-44.
- Liu, W-C., Kroodsma, D.E., 1999. Song development by chipping sparrows and field sparrows. *Anim. Behav.* 57: 1275-1286.
- Martens, J. 1996. Vocalizations and speciation of Palearctic birds, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp 221-240.
- Mathevon, N., 1996. Communication en milieux acoustiques extrêmes chez l'oiseau: dégradations des signaux sonores et stratégies adaptatives aux conditions défavorables de propagation. Thèse de doctorat, Aubin, T. (directeur). Univ Lyon 1.
- Mathevon, N., Aubin, T. 1997. Reaction to conspecific degraded song by the wren *Troglodytes troglodytes* : territorial response and choice of song post. *Behav. Process.* 39, 77-84.
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J.M.E., Da Silva M.L., Sebe, F., Boscolo, D., 2008. Singing in the rain forest: How a tropical bird song transfers information. *PLoS ONE* 3(2): e1580. doi:10.1371/journal.pone.0001580.
- McGregor P.K., Catchpole, C.K., Dabelsteen, T., Falls, J.B., Fusani, L., Gerhardt, H.C., Gilbert, F., Horn, A.G., Clump, G.M., Kroodsma, D.E., Lambrechts, M.M., McComb, K.E., Nelson, D.A., Pepperberg, I.M., Ratcliffe, L., Searcy, W.A., Weary, D.M. 1992. Design of playback experiments: the Thornbridge Hall NATO ARW Consensus. In: *Playback and studies of animal communication*. McGregor, P.K. (ed). New York: Plenum Press. pp. 1-9.
- McGregor PK, 1988. Song length and “male quality” in the cliffchaff. *Anim. Behav.* 36: 606-608.
- McGregor PK, Peake T, 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethol.*, 2: 71 -81.
- McGregor, P. (ed.). 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.

- McGregor, P.K., Dabelsteen, T., Clark, C.W., Bower, J.L., Tavares, J.P., Holland, J. 1997. Accuracy of a passive acoustic location system: empirical studies in terrestrial habitats. *Ethol. Ecol. Evol.* 9: 269–286.
- Mennill D.J., Ratcliffe L.M., 2004. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Anim. Behav.* 67, 441-450.
- Mennill D.J., Ratcliffe L.M., Boag, P.T., 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science.* 296: 873.
- Mennill, D.J., Burt, J.M., Fristrup, K.M. & Vehrencamp, S.L. 2006. Accuracy of an acoustic location system for monitoring the position of duetting tropical songbirds. *J. Acoust.Soc. Am.* 119: 2832–2839.
- Michelsen, A., Larsen, O. N., 1983. "Strategies for acoustic communication in complex environments in: *Neuroethology and behavioural Physiology: Orrts and growing points.* Huber, F., Markl, H. (Springer Berlin, Heidelberg New York, Tokyo), pp. 321-331.
- Molles, L.E., 2006. Singing complexity of the banded-wren (*Thryothorus pleurstictus*): do switching rate and song-type diversity send different messages? *Auk* 123: 991-1003.
- Molles, L.E., Vehrencamp, S.L., 2001. Songbird cheaters pay a retaliation cost : evidence for auditory conventional signals. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2013-2019.
- Mundinger, P.C., 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds), *Acoustic Communication in Birds (Vol.2: Song Learning and its consequences)*. Academic Press, pp. 147-208.
- Mundry, R., 1999. Testing related samples with missing values: a permutation approach. *Anim. Behav.* 58 : 1143–1153.
- Naguib, M., 1997. Use of Song Amplitude for Ranging in Carolina Wrens, *Thryothorus ludovicianus*. *Ethology* 103(9): 723–731.
- Naguib, M., 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Anim. Behav.* 58: 1061-1067.
- Naguib, M., 2005. Singing interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement, in: McGregor, P. (Eds.), *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.
- Naguib, M., Amrhein, V., Kunc, H.P., 2004. Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbours: communication networks in nightingales. *Behav. Ecol.* 15(6): 1011-1015.
- Naguib, M., Kazek, A., Schaper, S.V., van Oers, K., Visser, M.E., 2010. Singing activity reveals personality traits in great tits. *Ethology* 116: 763-769.

- Naguib, M., Kipper, S., 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). Behav. Ecol. Sociobiol. 59(3), 419-426.
- Naguib, M., Mennill D.J. 2010. The signal value of bird song: empirical evidence suggests song overlapping is a signal. Anim. Behav. 80: e11-e15.
- Naguib, M., Todt, D., 1997. Effects of dyadic vocal interactions on other conspecific receivers in nightingales. Anim. Behav. 54, 1535-1543.
- Nelson, D.A., 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the Weld sparrow (*Spizella puzilla*). Behav. Ecol. Sociobiol. 30: 415–424.
- Nelson, D.A., Poesel, A., 2011. Song length variation serves multiple functions in the white-crowned sparrow. Behav. Ecol. Sociobiol. 65: 1103-1111.
- Nordby, J.C., Campbell S.E., Beecher, M.D., 1999. Ecological correlates of song learning in song sparrows. Behav. Ecol. 10(3): 287-297.
- Nordby, J.C., Campbell S.E., Beecher, M.D., 2007. Selective attrition and individual song repertoire development in song sparrows. Anim. Behav. 74(5): 1413-1418.
- Nordby, J.C., Campbell S.E., Burt, J.M., Beecher, M.D., 2000. Social influences during song development in the song sparrow: a laboratory experiment simulating field conditions. Anim. Behav. 59: 1187-1197.
- Nottebohm F, 1969. The song of the chingolo (*Zonotrichia capensis*) in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. Condor 71, 299-315.
- Nottebohm F, 1972. The origin of vocal learning, Am Nat. 106, 116-140.
- O’Loughlen, A.L., Beecher, M.D., 1999. Mate, neighbour and stranger songs: a female song sparrow perspective. Anim. Behav. 58: 13-20.
- Olendorf, R., Getty, T., Scribner, K., Robinson, S.K., 2004. Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbors. Proc. R. Soc. Lond. B 271: 1033-1038.
- Otter, K.L., Ratcliffe, L., 1993. Changes in singing behaviour of male Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*) following mate removal. Behav. Ecol. Sociobiol. 33: 409-414.
- Payne RB, 1981. Song learning and social interaction in indigo buntings. Anim. Behav. 29, 688-697.
- Payne RB, 1982. Ecological consequences of song matching : breeding success and intraspecific song mimicry in indigo bunting. Ecology 63, 401-411.

- Payne, R.B., 1996. Song traditions in indigo buntings: origin, improvisation, dispersal and extinction in cultural evolution. in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp 198-220.
- Payne, R.B., Payne, L.L., 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning in bird songs. in: Snowdon, C.T., Hausberger M. (Eds), *Social influences on vocal development*. Cambridge, Cambridge University Press, pp 57–84.
- Peake, T.M., 2005. Eavesdropping in communication networks. in: McGregor, P.K., 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge Press, Cambridge, pp 13-37
- Podos, J., Nowicki, S., 2004. Performance limits on birdsong, in: *Nature's Music: The Science of Birdsong*, Marler, P. Slabbekoorn, H. (eds.). Elsevier Academic Press, San Diego, CA , pp. 318-342.
- Poesel, A., Dabelsteen, T. 2005. Territorial responses of male blue tits to simulated dynamic intrusions: effects of song overlap and intruder location. *Anim. Behav.* 70 (6): 1419-1427.
- Poesel, A., Kunc, H.P., Foerster, K., Johnsen, A., Kempenaers, B., 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extra-pair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Anim. Behav.*72: 531-538.
- Robisson, P., Aubin T., Brémond, J.C. 1993. Individuality in the voice of emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology* 94: 279-290.
- Roth, T., Sprau, P., Schmidt, R., Naguib, M., Amrhein, V., 2009. Sex-specific timing of mate searching and territory prospecting in the nightingale: nocturnal life of females. *Proc. R. Soc. B* 276:2045-2050.
- Saunders & Henry, 1989.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Boucherville.
- Searcy, W.A., Beecher, M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Anim. Behav.* 78: 1281-1292.
- Searcy, W.A., Nowicki, S., Peters, S. 1999. Song types as fundamental units in vocal repertoires. *Anim. Behav.* 58 (1): 37-44.
- Shannon, C.E., Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press.
- Sibley CG and Alhquist JE 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. Yale University Press.

- Simmons, 2003. Perspectives and progress in animal acoustic communication. In: Acoustic communication. Simmons, A.M., Popper, A.N., Fay, R.R. (eds). Springer-Verlag, New York, Inc.
- Sober, S.J., Wohlgemuth, M.J., Brainard, M.S., 2008. Central contributions to acoustic variation in birdsong. *J. Neurosci.* 28(41):10370-10379.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*. Freeman & Company, New York.
- Specht, R., 2004. Avisoft-SASLab Pro v. 5.0.10. Berlin, Avisoft.
- Sprau, P., Mundry, R., 2010. Song type sharing in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*, and its implications for cultural evolution. *Anim. Behav.* 80: 427-434.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Campbell, S.E., Horning, C.L., 1992. Song type matching in the song sparrow. *Can. J. Zool.* 70:1440-1444.
- Sueur et Aubin 2002, Acoustic communication in the Palaearctic red cicada, *Tibicina haematodes*: chorus organisation, calling-song structure, and signal recognition. *Can. J. Zool.* **80**: 126–136
- Suter, S.M., Ermacore, D., Rieille, N., Meyer, D.R., 2009. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extra-pair paternity. *Anim. Behav.* 77: 473-480.
- Suthers, R.A., 2005. How birds sing and why it matters. In: *Nature's music* (eds. Marler P and Slabbekoorn H). San Diego, London: Elsevier Academic Press.
- Temeles, E.J., 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Anim. Behav.* 47: 339-350.
- Templeton, C.N., Akçay, C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2010. Juvenile sparrows preferentially eavesdrop on adult song interactions. *Proc. R. Soc. B* 277: 447-453.
- Todt, D., Geberzahn, N., 2003. Age-dependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. *Anim. Behav.* 65: 971-979.
- Todt, D., Hultsch, H., 1996. Acquisition and performance of song repertoires : Ways of coping with diversity and versatility, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp 79-96.
- Todt, D., Hultsch, H., 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. *Biological cybernetics* 79: 487-500.
- Todt, D., Naguib, M. 2000. Vocal Interactions in Birds: The Use of Song as a Model in Communication. *Advances in the Study of Behavior* 29, 247-296.

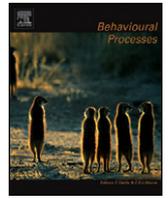
- Vallet, E., Beme, I., Kreutzer, M., 1998. Two-note syllables in canary song elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* 55 (2) 291-297.
- Van Horne, B. 1995. Assessing vocal variety in the Winter Wren, a bird with a complex repertoire. *Condor* 97(1), 39-49.
- Vehrencamp, S.L., 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intention? *Proc. R. Soc. London B.* 268, 1637-1642.
- Weary, D.M., Krebs, J.R., 1992. Great tits classify songs by individual voice characteristics. *Anim. Behav.* 43 (2), 283-287.
- Weary, D.M., Krebs, J.R., Eddyshaw, R., McGregor, P.K., Horn, A., 1988. Decline in song output by great tits: Exhaustion or motivation? *Anim. Behav.* 36 (4), 1242-1244.
- Wiley, R.H., 2005. Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Anim. Behav.* 70: 237-247.
- Wiley, R.H., Richards, D.G. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection, in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds), *Acoustic Communication in Birds (Vol.2)*.
- Wilson PL, Towner MC, Vehrencamp SL, 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of song sparrow. *Condor* 102, 355-363.
- Wilson, D.R., Mennill, D.J., 2010. Black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, can use individually distinctive songs to discriminate among conspecifics. *Anim. Behav.* 79: 1267-1275.

ANNEXES

**ANNEXE A : Article : Song sharing and singing strategies in the
winter wren *Troglodytes troglodytes*.**

Camacho-Schlenker, S.; Courvoisier, H., & Aubin, T.

Behavioural Processes 87: 260-267, 2010



Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*

Sol Camacho-Schlenker, H el ene Courvoisier*, Thierry Aubin

Centre de Neurosciences de Paris Sud – CNRS UMR 8195, Universit e Paris Sud, Bat. 446, 91405 Orsay Cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 February 2011
Received in revised form 29 April 2011
Accepted 21 May 2011

Keywords:

Acoustic
Birdsong
Communication network
Repertoire
Song sharing

ABSTRACT

The winter wren is a common forest bird living in groups of few adjacent neighbours during the breeding season. Inside each group, males vocally interact in the context of both territorial holding and sexual competition, forming a complex communication network. To study this network, we first analysed song type and syllable repertoires within and between distinct groups. We found a limited number of song types highly stereotyped in length, syntax and syllable composition, frequently shared among neighbours. Between groups, song type and syllable repertoires sharing decreased with increasing distance at a higher rate for song types than for syllables. Then, with continuous recordings, we focused on the dynamics of acoustic interactions between neighbours. We showed that male winter wrens can differentially use their song type repertoire (non-matching strategy), overlap their neighbours and modulate their singing rhythm producing longer inter-song intervals with no change in song length during acoustic interactions.

  2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In most Oscine species, male birds sing territorial songs to attract females and defend a territory against other males. In regard to these functions, birdsong is thought to have evolved mainly through sexual selection (Byers and Kroodsma, 2009; Collins, 2004; Martens, 1996). Depending on the species, a great variety in repertoire size and singing behaviours can be found: from short and discrete song types to long and continuous ones, from one syllable produced repeatedly to hundreds of syllables produced with huge variety (Catchpole and Slater, 2008; Kroodsma, 1982, 2004; Todt and Hultsch, 1996).

Territorial songs are learned by imitation from template songs of at least one adult tutor bird and are thus culturally transmitted (Beecher and Brenowitz, 2005). As a consequence, bird songs of a species are susceptible to regionally and locally derive between distinct populations, leading to dialects and microdialects respectively (reviewed in Baptista, 1996). Thus, closer birds (such as neighbouring males) share more song elements, and even entire songs, than more distant ones (Briefer et al., 2010; Kroodsma, 1982; Mundinger, 1982). Moreover, there is evidence that shared sequences of syllables can convey a group signature allowing birds to discriminate between neighbours and non-neighbours (Briefer et al., 2008a; Gentner and Hulse, 2000).

While singing, male birds can convey their species, group and individual identities as well as other individual information such

as age, breeding status, territory settlement, motivation, physical or emotional state (Collins, 2004; Podos and Nowicki, 2004). The encoding of these different levels of information can be assigned to fine variations in the song structure itself (frequency modulation, energy repartition, rhythm and tempo of syllable emission.) and/or to the differential use of song type or syllable type repertoires.

In this context, shared songs, as a common part of the repertoire between neighbours, can be selectively used during counter-singing sessions (Brown and Farabaugh, 1997; Nelson, 1992; Payne and Payne, 1997). For example, a bird can selectively reply either with a shared song of the exact same type as the preceding song sung by a neighbour (song matching) or, on the contrary, reply with a non-matching song. Depending on the species, matching/non-matching strategies have been shown to be aggressively directed signals towards an opponent neighbour (Mennill and Ratcliffe, 2004; Searcy and Beecher, 2009; Stoddard et al., 1992; Vehrencamp, 2001) but also a way of strengthening spatial and social relationships between males of a neighbourhood against non-resident males seeking territories (Baker et al., 1981; Naguib, 2005).

Temporal organization of song production is also known to be a highly important feature in territorial encounters (Hultsch and Todt, 1982; Otter and Ratcliffe, 1993; Weary et al., 1988). While counter-singing, neighbours can carefully alternate their songs or start to sing before the end of its neighbour's song, a strategy known as overlapping, which mask part of an opponent's signal and impair mutual listening. Overlap, alternate, changes in cadences or song rate, drifts within songs were shown to have different aggressive/submissive values in escalating or deescalating territorial contests therefore influencing mate choice by

* Corresponding author. Tel.: +33 169154969; fax: +33 169157726.
E-mail address: helene.courvoisier@u-psud.fr (H. Courvoisier).

females and territorial behaviour of males (Dabelsteen et al., 1996, 1997; Lambrechts, 1996; McGregor and Peake, 2000; Mennill and Ratcliffe, 2004; Naguib, 1999; Todt and Naguib, 2000). However, there exist different views on how to interpret song overlapping and further studies are needed to better understand the dynamics of vocal exchanges between territory holders (Naguib and Mennill, 2010; Searcy and Beecher, 2009).

Most studies on singing strategies focus on acoustic interactions between two individuals (either between two natural neighbours or in playback experiments), leaving the dynamics of behavioural interactions within a group of several birds largely unexplored. Indeed, during the breeding season, most Oscine species live in groups of adjacent neighbours forming spatially fixed communication networks composed by several signallers and receivers (Beecher and Brenowitz, 2005; McGregor, 2005). Interestingly, in such acoustic networks, each member is able to extract information not only from interactions in which it is actively involved but also from interactions between other members of the group (eavesdropping) (Peake, 2005). Such networks involve adult males and females, as well as juveniles whose song learning may be influenced by acoustic interactions between adult males (Templeton et al., 2010).

In order to better understand how the structure of songs, the timing and the selective use of song types can be modulated at both inter- and intra-group levels, we have studied groups of winter wrens, *Troglodytes troglodytes*. This small, sedentary and common forest bird has the advantage of living in stable groups with a relatively small number (2–7) of adjacent neighbours (Armstrong, 1955). Although one can hear sporadically wrens singing all year long, male winter wrens sing mostly during the breeding season (from February to July). It is a songbird with a discrete repertoire, each individual having a moderately complex repertoire of 4–7 distinct song types. Song sharing and microgeographic variations in singing behaviour have been documented for both European and North American populations of winter wrens (Catchpole and Rowell, 1993; Kreutzer, 1974a,b; Kroodsmma, 1980) but the role of song types repertoires remains unclear. Moreover, their singing behaviour, especially the timing of vocal interactions between males inside groups, is unknown.

In the present study, we analysed the composition of individual song type and syllable repertoires in 3 small groups of adjacent neighbours. We examined repertoire sharing between and within groups of neighbours. Finally, using continuous recordings, we investigated singing strategies between neighbours of one representative group, focusing on temporal organisation of acoustic interactions and selective use of song types in natural counter-singing situations.

2. Materials and methods

2.1. Study area, subjects and recordings

This study was conducted from February to June, during the 2008 and 2009 breeding seasons. Three groups (3–4 territory holder males) of neighbours were followed in 3 distinct forest areas surrounding the University of Paris 11, Orsay, France. Two groups (A and C) were 1 km far from each other while the third group (Group B) was more than 2 km away. Individual territories of about 50–100 m of diameter were assessed by careful observations of movements and vocal activity (song posts) of the resident males. GPS coordinates were taken to map and locate the individual territory boundaries in each group.

Song recordings were made in the morning (from 30 min before sunrise to 10 am). Recordings of focal male songs were made with a Marantz PMD 690 digital recorder (sampling rate 44.1 kHz) connected to a Sennheiser ME67 directional shotgun microphone.

Continuous 3 h recordings (beginning 30 min before sunrise) of all individuals in the group simultaneously, were conducted for one of the 3 groups (Group B), on May 15, 16 and 19 and June 25, 26 and 29 2009. We used Roland Edirol R09 digital recorders (sampling rate 44.1 kHz) connected to CS-15 Roland Edirol uni-directional microphones. The identity of each singing male was dictated by the experimenter immediately after the end of each song and was, thus directly included in the recordings.

2.2. Song analysis

The Avisoft SASLab Pro (Specht, 2004) software was used for acoustic analyses. Song measurements were realised on spectrograms (FFT-Length: 1024, Hamming window, overlap: 87%) and the different song types and syllables were visually identified then labelled. To ensure the reliability of labelling, two experimenters established independently the syllable and song type repertoires and confronted the two versions. The labelling of all recorded songs was then done according to the consensus repertoires.

A syllable was defined as a continuous trace or a group of 2–3 continuous traces never found either separately or in another configuration (Fig. 1). A song type was defined as a fixed specific syntactic organisation of distinct syllables (Fig. 1). This definition did not take into account syllable repetition, which means that two signals belonging to the same song type could have a different number of repeated syllables. Song types were identified and labelled according to an alphanumeric code indicating group (capital letters A, B, C), individual (number) and song type (lower-case letters a–j).

In continuous recordings, all songs from all males were identified in spectrograms and tagged. The songs were categorised in two distinct singing situations: (a) one individual in the group was singing and all the others remained silent (solo situation); (b) two or more males were singing together, either alternating or overlapping their songs (interaction situation). The absolute time of beginning and end of each song was noted to calculate song duration and inter-song interval (ISI), i.e. the period of time between the end of one song and the beginning of the next one. Group ISI was calculated using all consecutive songs exchanged by the 3 individuals during the periods of continuous recording. Individual ISI values were calculated using only songs produced by the same individual: (1) when singing in solo situation (soloISI), and (2) when engaged in singing interaction with another male (interactionISI).

A repertoire similarity coefficient (RS) was calculated to compare song type repertoires as well as syllable type repertoires between pairs of individuals. This coefficient was defined as the proportion of elements (song types or syllables) of the entire repertoire of a pair of individuals that was shared by the pair (Hultsch and Todt, 1989):

$$RS = \frac{2(R_1 \cap R_2)}{R_1 \cup R_2}$$

where R_1 , R_2 = repertoire of individuals 1, 2 respectively. RS values range from 0 for entirely different repertoires, to 1 for identical repertoires.

For acoustic analyses we used a sample set of 368 songs. Ten songs of each shared song type for each individual were chosen when possible. We used only songs of good signal to noise ratio. Songs were filtered to eliminate background noise and songs of other species (FFT Band-pass filter 2.70–9.00 kHz) and acoustical measures were extracted from the mean spectrum of the entire signal: peak frequency, and 25%, 50% and 75% energy quartiles (quart 25, quart 50, quart 75). Two measures of internal temporal organisation of songs, tempo (number of syllables per unit of time) and rhythm (sound to silence ratio) were calculated from duration of syllables and inter-syllable silences inside songs. Only song types shared by all group members were analysed here for each group.

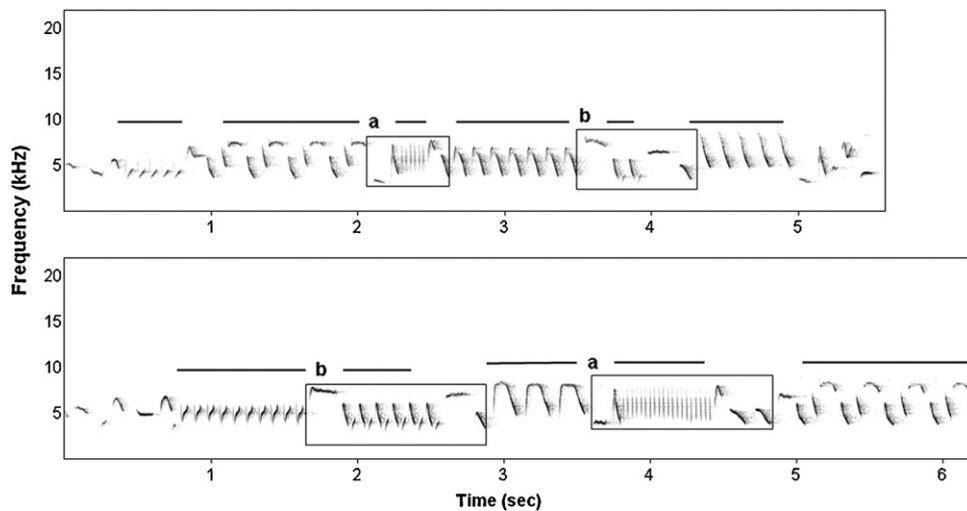


Fig. 1. Example of two different winter wren song types sung by the bird B29. Bold lines show sequences of repeated syllables. Two sequences shared between song types are marked by rectangles.

The Coefficient of Variation of each spectral and temporal parameter was calculated for songs produced by a same individual (CV_w) and songs from different individuals (CV_b) using the equation (Scherrer, 1984; Sokal and Rohlf, 1995):

$$CV = 100 \left(1 + \frac{1}{4n} \right) * \left(\frac{SD}{X_{\text{mean}}} \right)$$

where n = sample size, SD = standard deviation of the sample and X_{mean} = mean of the sample.

Potential for Individual Coding (PIC) of each parameter was calculated as the ratio (Scherrer, 1984; Sokal and Rohlf, 1995):

$$PIC = \frac{CV_b}{\text{Mean}CV_w}$$

where $\text{Mean}CV_w$ = mean of CV_w values of all the individuals considered.

For a given parameter, a PIC value superior to 2 means that this parameter may potentially be used for individual discrimination since its intra-individual variation is twice less important than inter-individual variability (Robisson et al., 1993).

In order to evaluate matching/non-matching strategies during interactions ($iISI < 2$ s) in group B, we quantified which song type was sung in response to each particular song type. It was either the exact same one (match) or any of the 4 possible remaining ones (non-match).

2.3. Statistical analysis

As data were not normally distributed we used non parametric statistics. All statistical analyses except permutation tests were carried out using Statistica v.6 (StatSoft, 2001).

Permutation test was carried out using StatXact v.3.1 (Cytel Software Corp, 1997) and was used to compare RS values for song types and syllable types between neighbours (intra-group similarity) and non-neighbours (inter-group similarity).

Kruskal–Wallis ANOVA was used to compare song output between males and between different days on continuous recordings. Kolmogorov–Smirnov test was used to compare distributions of song and ISI duration in solo- vs. counter-singing situations. χ^2 test was used to compare the occurrence of different song types between singing situations or between individuals.

3. Results

3.1. What do wrens sing? Repertoires at the individual level

3.1.1. Song type and syllable repertoires

5397 songs were recorded from 10 individuals in 3 distinct groups (Table 1). 17 different song types were identified on the basis of syllable composition (types of syllables used and their order in the sequence, Fig. 1) and a total of 62 different syllable types were found. Song types were composed of series of 17–27 different syllables (Mean \pm SD: 23.08 ± 5.34 , $N = 368$) with alternated sequences of repeated and non-repeated syllables (Fig. 1).

Cumulative curves showed that the individual's song type and syllable repertoire size was reached with 300 songs analysed (data not shown). For only one individual, 2 rare song types were found after 600 and 800 recorded songs and only once. Individual song type repertoires ranged from 5 to 9 song types with a mean song type repertoire size of 6 ± 1.5 (Mean \pm SD, $N = 10$) song types per individual. Individual syllable repertoire size ranged from 33 to 41 syllable types with a mean of 36.4 ± 2.5 syllables (Mean \pm SD, $N = 10$). Each song type contained $45.46 \pm 4.94\%$ (Mean \pm SD, $N = 10$) of the entire syllable repertoire of each male.

3.1.2. Individual temporal and frequency characteristics of song

To examine individuality in the structure of songs inside groups, the potential for individual coding (PIC) of the spectral and temporal measurements from a set of 368 songs was estimated (Table 2).

Table 1

Number of recorded songs, song types and syllable types per individual and per group (Groups A, B, C).

Male code	N songs	N song types	N syllable types
A1	344	6	38
A2	248	5	33
A3	152	5	34
Group A	744	8	39
B21	188	5	35
B25	897	5	36
B27	955	5	34
B29	787	5	36
Group B	2827	5	36
C11	392	7	37
C12	978	9	41
C13	456	8	40
Group C	1826	9	41

Table 2

Potential for individual coding (PIC) values for frequency (peak frequency and quartiles 25, 50, 75) and temporal (song duration, tempo and rhythm) parameters. Only song types shared by all males of one group are taken into account. PIC values >2 are in bold and indicate that the corresponding parameter could potentially represent an individual acoustic marker.

Song type	PIC				Song duration	Tempo	Rhythm	Analysed songs (n)	Males (n)
	Peak freq.	Quart 25	Quart 50	Quart 75					
Aa	1.037	1.567	1.504	2.357	0.746	1.561	0.463	30	3
Ac	0.079	0.757	1.013	1.808	0.782	0.783	1.644	30	3
Ad	1.467	1.522	0.961	1.506	0.579	1.814	0.817	30	3
Ba	0.372	0.907	1.009	0.572	0.895	0.418	0.723	40	4
Bb	0.361	1.259	1.44	0.676	0.82	1.111	0.544	40	4
Bc	0.653	1.333	1.558	1.153	0.997	1.477	0.955	40	4
Bd	1.456	0.985	2.256	1.51	1.923	0.871	0.305	40	4
Ca	0.179	0.596	0.334	0.505	0.556	1.105	0.187	30	3
Cb	2.623	1.474	1.505	0.819	0.475	0.547	1.147	29	3
Cc	0.558	2.088	2.164	0.765	1.204	0.297	0.586	30	3
Cd	0.715	1.492	0.425	0.926	0.34	0.542	0.734	29	3
Mean	0.864	1.271	1.288	1.145	0.847	0.847	0.847		
SD	0.747	0.43	0.617	0.585	0.433	0.433	0.433		

All 11 distinct song types analysed for each group were shared by all the males in the group.

A PIC value of 2 means that the intra-individual variation is twice less important than inter-individuality variability (Robisson et al., 1993). In this study, overall mean PIC values ranged from 0.847 to 1.288, showing no strong potential for individual coding in the measured frequency and temporal parameters in any group. However, in each group, there were 1–2 song types with PIC values greater than 2 for some spectral parameters (in bold in Table 2), suggesting a possible PIC only for these specific song types.

3.2. What do wrens share? Repertoires at the group level

Neighbours shared 90% of their song type repertoires ($RS = 0.901 \pm 0.117, N = 12$). We examined song type repertoire similarity in relation to distance between individuals (neighbours: <500 m; close non-neighbours: 1 km; far non-neighbours >2 km) and found significant differences between the 3 categories of distances (Fig. 2a) (Permutation tests, $p < 0.01$). Song type repertoire similarity decreased with the inverse of distance between individuals, with close non-neighbours 1 km apart sharing only 50% of their song type repertoires ($RS = 0.504 \pm 0.093, N = 9$) and far non-neighbours separated by more than 2 km sharing no song types at all ($RS = 0.000 \pm 0.000, N = 24$).

When looking at the level of syllables (Fig. 2b), similar results were obtained, although higher coefficients of similarity were found at this level. Neighbours shared 93% of their syllable repertoires ($RS = 0.934 \pm 0.039, N = 12$) and there was again a significant decrease in repertoire similarity (Permutation tests, $p < 0.05$) when the distance between individuals increases: close non-

neighbours 1 km apart shared 70% of syllables in their repertoires ($RS = 0.796 \pm 0.042, N = 9$) and far non-neighbours at 2 km from each other shared 50% of their syllable repertoires ($RS = 0.595 \pm 0.021, N = 24$).

3.3. How do wrens sing? Dynamics of acoustic interactions

3.3.1. Song output

During the 6 continuous recording periods, a total of 9036 songs from the 3 males of Group B were analysed (Fig. 3). More than 90% of songs were found in counter-singing situation while only 10% of total songs took place in solo situation. No significant differences were found in total song production between males (Kruskal–Wallis test, $df = 2, N = 18, p > 0.2$) or between days (Kruskal–Wallis test, $df = 5, N = 18, p > 0.05$). Analysis per singing situation (songs in solo or in interaction situation) showed again no significant differences either between individuals (Kruskal–Wallis test, $df = 2, N = 18, p > 0.2$) nor between days (Kruskal–Wallis test, $df = 5, N = 18, p > 0.05$). Thus, there was no male producing more songs than its neighbours or singing more in solo or interaction situation in the group.

3.3.2. Temporal organisation of songs

The distribution of all inter-song intervals ISI values obtained for the group followed a bimodal curve (group ISI in Fig. 4) with a main peak between 0 s and 1 s (corresponding to ISI between songs of different males in interaction) and a secondary peak between 4 and 6 s (corresponding to ISI between consecutive songs of a given male in solo situation). The negative part of the curve (dashed area in

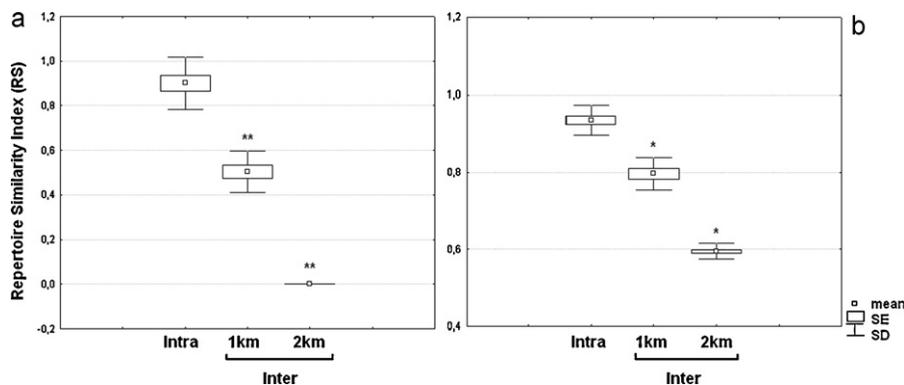


Fig. 2. Repertoire similarity index (RS) between pairs of individuals related to inter-individual distance for (a) song type repertoires and (b) syllable repertoires.

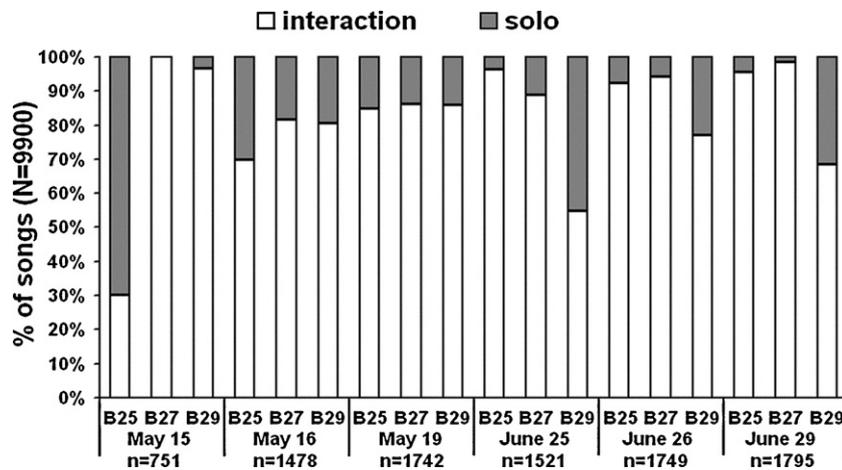


Fig. 3. Percentage of songs per situation (solo situation in black bars and interaction situation in white bars) for each continuous 3 h recording period, per male (B25, B27, B29); n = total number of songs for each day.

Fig. 4) corresponded to overlapping events in interaction situation, which occurred in 38.58% of song exchanges.

ISI between songs of an individual were significantly longer in interaction situation (interactionISI in Fig. 4, Mean \pm SD = 9.21 ± 5.65 , $N = 5466$) than in solo situation (soloISI in Fig. 4, Mean \pm SD = 6.77 ± 3.84 , $N = 1924$) (Kolmogorov–Smirnov test, $p < 0.001$). On the contrary, song duration values were not significantly different between the two singing situations: interaction with another male (Mean \pm SD = 4.55 ± 1.59 , $N = 5466$) and solo singing (Mean \pm SD = 4.34 ± 1.50 , $N = 1924$) (Kolmogorov–Smirnov test, $p > 0.05$).

3.3.3. Use of song type repertoires

In Group B, neighbours shared their entire song type repertoire composed of 5 song types. We found (Table 3) that all song types were used in similar proportions by all neighbours in the group (Chi-square $df = 14$, $p < 1$) and that the proportion of each song type emitted by each individual was similar in solo and counter singing situations (Chi-Square $df = 9$, $p < 0.99$). However, when we looked in more details to matching/non-matching strategies, we found that male wrens replied less often with the same song type as previ-

ously sung by the neighbour than expected by chance (14% vs. 20%, $N = 4694$; Chi-square ($df = 1$) = 11.25, $p = 0.0008$).

4. Discussion

4.1. What do wrens sing?

At the individual level, each male possessed a moderately complex syllable repertoire with a mean of 36 distinct syllables organised in an average of 6 different song types. These results are in agreement with other studies on winter wrens in Europe (Kreutzer, 1974a), Japan (Kroodsma and Momose, 1991) and Eastern North America (Kroodsma, 1980). From more than 5000 songs analysed for the 10 male wrens we found a limited set of 62 distinct syllables. Although these syllables could potentially be used as construction bricks to generate a high number of sequences with different combinations varying in length, we found them combined in a very limited set of 17 distinct song types, i.e. discrete sequences highly stereotyped in syntax and length. Thus, song types are the product of a construction following fixed structural and syntactic rules probably dictated by neural and/or motor constraints of the vocal apparatus of the species and by specific learning and perceptual processes. On the other hand, the repetition of particular syllables inside song types and the existence of some syllables included in all the wren song types found in this study could be related to a strategy for enhancing transmission of the signal in the forest habitat of the species, since habitat constraints are thought to be determinant in the shaping of acoustic signals in birds (Handford and Loughheed, 1991; Mathevon and Aubin, 1997; Wiley and Richards, 1982).

In conclusion, the syllable content in addition with the syntactic organisation of songs showed to be crucial for repertoire definition and song variability assessment in winter wren as it is also the case in other species with discrete song type repertoires (Lehongre et al., 2008; Searcy et al., 1999).

4.2. What do wrens share?

Inside each group, adjacent neighbours shared more than 90% of their song type and syllable repertoires. Our results also showed that repertoire sharing decreased when distance between groups increased, confirming the existence of micro-dialectal variations in Eurasian winter wren songs as previously suggested by Catchpole and Rowell (1993).

High levels of repertoire sharing between neighbours inside a group can be useful to discriminate between familiar group mem-

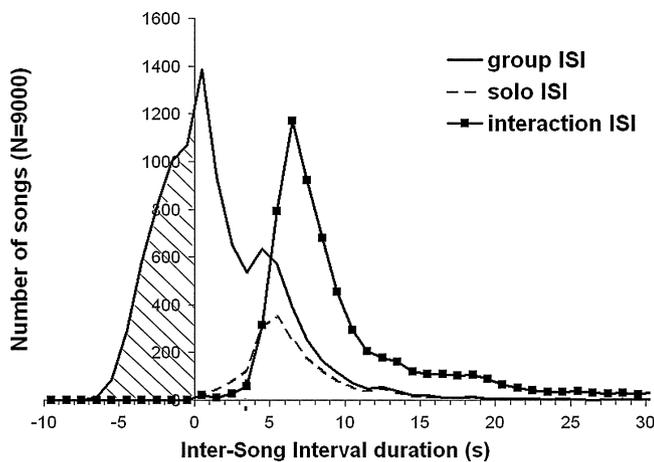


Fig. 4. Distribution of inter-song intervals (ISIs) for group B from continuous recordings (6 periods of 3 h beginning 30 ± 10 min before sunrise); group ISI refers to intervals between contiguous songs from all individuals in the group. Two distribution curves for “individual ISI” describe intervals between pairs of consecutive songs from one individual when singing in solo situation (soloISI) and in interaction with another male (interaction ISI). Negative values of ISI (dashed area) refer to overlapping events in counter-singing situations.

Table 3

Number of song types (and % of occurrence) sung by each individual belonging to group B and by the whole group in solo and counter-singing situations. Observations are based on 6 continuous recording periods of 3 h. There is no significant difference in the percentage of occurrence between individuals, days and singing situations (Chi-squared tests, $p > 0.05$ in all cases).

Male	Song type	Solo N	% Occurrence	Interaction N	% Occurrence	Any situation N	% Occurrence
B25	a	91	0.1348	282	0.1334	373	0.1337
	b	158	0.2341	406	0.1921	564	0.2022
	c	183	0.2711	513	0.2427	696	0.2496
	d	108	0.1600	468	0.2214	576	0.2065
	e	135	0.2000	445	0.2105	580	0.2080
Total B25		675	1	2114	1	2789	1
B27	a	47	0.1911	455	0.2136	502	0.2113
	b	68	0.2764	489	0.2296	557	0.2344
	c	47	0.1911	455	0.2136	502	0.2113
	d	45	0.1829	537	0.2521	582	0.2449
	e	39	0.1585	194	0.0911	233	0.0981
Total B27		246	1	2130	1	2376	1
B29	a	246	0.2013	495	0.2014	741	0.2014
	b	308	0.2520	452	0.1839	760	0.2065
	c	208	0.1702	555	0.2258	763	0.2073
	d	198	0.1620	437	0.1778	635	0.1726
	e	262	0.2144	519	0.2111	781	0.2122
Total B29		1222	1	2458	1	3680	1
Group	a	384	0.1792	1232	0.1838	1616	0.1827
	b	534	0.2492	1347	0.2010	1881	0.2127
	c	438	0.2044	1523	0.2272	1961	0.2217
	d	351	0.1638	1442	0.2152	1793	0.2027
	e	436	0.2035	1158	0.1728	1594	0.1802
Total Group		2143	1	6702	1	8845	1

bers and unfamiliar individuals potentially searching for a new territory or a mate. Such discrimination would allow the receiving wren to assess the relative threat and respond adequately to it. In skylarks, group signature used by birds for neighbour–stranger discrimination is encoded by the shared sequences found in the songs of neighbouring birds (Briefer et al., 2008a,b).

Interestingly, repertoire similarity values (RS) decreased with distance at a higher rate for song type repertoires than for syllable type repertoires, meaning that syllables tend to be conserved over distances but are re-arranged differently between groups, leading to different song types. In winter wren, as in most songbird species, songs have both territorial and sexual functions. It can be proposed that the syntax of song types would serve for group cohesion between territory owners, whereas sexual selection was made mostly on the basis of the structure of some syllables or trills as honest signals of male quality (De Kort et al., 2009; Griessmann and Naguib, 2002; Vallet et al., 1998).

In neighbourhoods as communication networks, the evaluation of acoustic interactions between all neighbours – by direct interaction or eavesdropping – is thought to be an essential cue for the establishment of stable relationships inside the group (McGregor and Peake, 2000; McGregor, 2005). In order to achieve this process efficiently, some cognitive abilities (to discriminate between distinct group members and memorize previous events), as well as detectable individual variations in acoustic signals are required. In this study, adjacent neighbours shared almost all their song types regarding syllable shape and syntax, which excludes the possibility of individual differentiation by means of a unique non-shared song type typical of each male. Continuous recordings revealed that song types are equally sung by all birds, thus excluding the possibility of individual recognition by means of a distinct “preferred” song type sung more frequently by each male in the group. Nevertheless, phenotypic inter-individual differences in the sensory-motor system of song production can lead to individual differentiation in voice characteristics even when singing the same songs (Lambrechts, 1996). Although this had been demonstrated in great tits (Blumenrath et al., 2007; Weary and Krebs, 1992) and song sparrow (Nordby et al., 2007), the low values of potential for individual coding (PIC) of shared song types in this study suggest that there is no such individ-

ual identity encoded in songs of the winter wren. However, it does not rule out the possibility of individual discrimination between adjacent neighbours. First, we cannot exclude a role of fine differences at the level of some individual syllables not detected in our analysis. Second, since territories are well-defined and stable, the resulting communication network is fixed in space and the relative position of interacting individuals could constitute a major indication for group members to identify the emitter (Briefer et al., 2009).

4.3. How do wrens sing in a group?

Adjacent male winter wren neighbours shared several song types which they sing without detectable individual characteristics and in equal proportion in the two different situations (solo vs. interaction situation), suggesting equivalence in the intrinsic function of all song types in the repertoire. However, the different song types are not randomly sung since we showed that neighbours tend to avoid singing the same song type as the one previously sung by its neighbours (non-matching), as previously shown in the song sparrow (Beecher et al., 2000).

Concerning the temporal organisation of the songs exchanged inside a group, we showed that inter-song intervals of a male's consecutive songs were significantly longer in counter-singing situation than in solo situation, without changing its song length. When engaged in acoustic interactions, neighbours showed a high tendency to alternate songs with each other, each individual starting a song almost immediately (0–1 s) after its neighbour has finished its own song. It seems thus possible that singing shortly or immediately after a neighbour can be used to address one particular neighbour and/or to maintain the singing interaction. Signal overlapping can be used by individuals to limit the information transmitted by a rival. Overlap is found to have an aggressive value denoting readiness to escalate the contest in some species (reviewed in Naguib and Mennill, 2010). In our study, weak overlapping events (in which only 1–2 s of the song type sequence is masked) occurred in a high proportion (around 40%) and has been observed especially in close distance encounters (personal observation).

Thus, male winter wrens can use both temporal and repertoire-based strategies to interact and further studies involving interactive playbacks are required to determine the potential aggressive value of the non-matching and overlapping strategies as well as their potentially combined use in this species.

Hierarchical interactions between neighbours have been shown to be important in networks (Foote et al., 2010). From our analysis of the continuous recordings, there was no male singing systematically more. Moreover, there was no preferential interactions between one particular pair of neighbours at least in the amount of songs exchanged. These symmetric relationships between neighbours may be in part explained by the symmetrical triangular disposition of territories of the 3 adjacent neighbours studied, with each territory sharing a frontier with the other 2 territories. In the winter wren, more detailed behavioural analyses are needed, including geographical positions, individual singing strategies (overlapping, matching, initiating/terminating song bouts. . .) and different time scales as interactions between neighbours could vary along season, being potentially affected by the timing of arrival of the different group members at the beginning of the reproductive season, by the reproductive stage of the birds and by the degree of familiarity between neighbours (Briefer et al., 2008b), as well as by longterm memory of past interaction events (Amrhein and Erne, 2006).

Recent technological development like effective acoustic localisation systems enabling continuous and simultaneous automatic recordings of several interacting individuals (including information about the respective position of group members) may allow exploring more precisely the roles of song types, timing and space in the complex regulation of acoustic interactions between neighbouring birds (Foote et al., 2010).

Acknowledgments

This study was supported by the CNRS and the University Paris-Sud 11. S.C-S was funded by a grant from the Regional Council of Ile-de-France. We thank Adèle de Palaminy and Virginie Bouyx for their valuable help in the field during 2009 data collection.

References

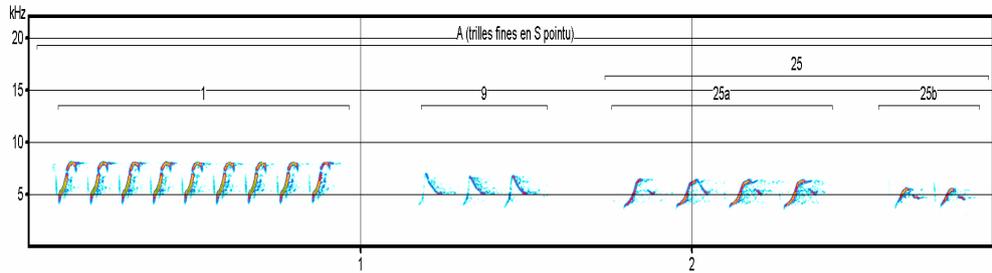
- Amrhein, V., Erne, N., 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Anim. Behav.* 71 (5), 1075–1080.
- Armstrong, E.A., 1955. *The Wren*. Collins, London.
- Baker, M.C., Thompson, D.B., Sherman, G.L., Cunningham, M.A., 1981. The role of male interactions in maintaining population dialect structure. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 65–69.
- Baptista, L.F., 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 39–60.
- Beecher, M.D., Brenowitz, E.A., 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Tree* 20 (3), 143–149.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Burt, J.M., Hill, C.E., Nordby, J.C., 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Anim. Behav.* 59, 21–27.
- Blumenrath, S.H., Dabelsteen, T., Pedersen, S.B., 2007. Vocal neighbour-mate discrimination in female great tits despite high song similarity. *Anim. Behav.* 73, 789–796.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K., Rybak, F., 2008a. 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., 2008b. When to be a dear-enemy: flexible acoustic relationships between neighbouring skylarks *Alauda arvensis*. *Anim. Behav.* 76, 1319–1325.
- Briefer, E., Aubin, T., Rybak, F., 2009. Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* 96, 1067–1077.
- Briefer, E., Osiejuk, T.S., Rybak, F., Aubin, T., 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *J. Theor. Biol.* 262, 151–164.
- Brown, E.D., Farabaugh, S.M., 1997. What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: vocal sharing in social groups. In: Snowdon, C.T., Hausberger, M. (Eds.), *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 98–127.
- Byers, B.E., Kroodsma, D.E., 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Anim. Behav.* 77 (1), 13–22.
- Catchpole, C.K., Rowell, A., 1993. Song sharing and local dialects in a population of the European wren *Troglodytes troglodytes*. *Behaviour* 125, 1–2.
- Catchpole, C.K., Slater, P., 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Collins, S., 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: Peter Marler, Hans Slabbekoorn (Eds.), *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press, UK, pp. 39–79.
- Dabelsteen, T., Mc Gregor, P.K., Sheperd, M., Whittaker, X., Pedersen, S.B., 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits? *J. Avian Biol.* 27, 189–194.
- Dabelsteen, T., Mc Gregor, P.K., Holland, J., Tobias, J.A., Pedersen, S.B., 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Anim. Behav.* 53, 249–256.
- De Kort, S.R., Eldermire, E.R.B., Valderrama, S., Botero, C.A., Vehrencamp, S.L., 2009. Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proc. R. Soc. B* 276, 2315–2321.
- Foote, J.R., Fitzsimmons, L.P., Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M., 2010. Black-capped chickadee dawn chorus are interactive networks. *Behaviour* 147, 1219–1248.
- Gentner, T.Q., Hulse, S.H., 2000. Perceptual classification based on the component of song in European starlings. *J. Acoust. Soc. Am.* 107, 3369–3381.
- Griessmann, B., Naguib, M., 2002. Song sharing in neighboring and non neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108, 377–387.
- Handford, P., Lougheed, S.C., 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the Rufous-collared sparrow *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *Condor* 93, 644–658.
- Hultsch, H., Todt, D., 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11, 253–260.
- Hultsch, H., Todt, D., 1989. Context memorization in the song-learning of birds. *Naturwissenschaften* 76, 584–586.
- Kreutzer, M., 1974a. Stereotypie et variations dans les chants de proclamation territoriale chez le Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Rev. Comp. Anim.* 8, 270–286.
- Kreutzer, M., 1974b. Réponses comportementales des mâles Troglodytes (*Passeriformes*) à des chants spécifiques de dialectes différents. *Rev. Comp. Anim.* 8, 287–295.
- Kroodsma, D.E., 1980. Winter wren singing behavior: a pinnacle of song complexity. *Condor* 82 (4), 357–365.
- Kroodsma, D.E., 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds (vol. 2: Song Learning and its Consequences)*. Academic Press, pp. 125–147.
- Kroodsma, D.E., Momose, H., 1991. Songs of the Japanese population of the winter wren (*Troglodytes troglodytes*). *Condor* 93, 424–432.
- Kroodsma, D.E., 2004. The diversity and plasticity of bird song. In: Peter Marler, Hans Slabbekoorn (Eds.), *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press, UK, pp. 108–131.
- Lambrechts, M.M., 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 305–320.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S., Del Negro, C., 2008. Individual signature in canary songs: contribution of multiple levels of song structure. *Ethology* 114, 425–435.
- Martens, J., 1996. Vocalizations and speciation of Palearctic birds. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 221–240.
- Mathevon, N., Aubin, T., 1997. Reaction to conspecific degraded song by the wren *Troglodytes troglodytes*: territorial response and choice of song post. *Behav. Process.* 39, 77–84.
- McGregor, P.K., Peake, T., 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethol.* 2, 71–81.
- McGregor, P. (Ed.), 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.
- Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M., 2004. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Anim. Behav.* 67, 441–450.
- Mundinger, P.C., 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds (vol. 2: Song Learning and its Consequences)*. Academic Press, pp. 147–208.
- Naguib, M., 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Anim. Behav.* 58, 1061–1067.
- Naguib, M., 2005. Singing interactions in songbirds: implications for social relations and territorial settlement. In: McGregor, P. (Ed.), *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.
- Naguib, M., Mennill, D.J., 2010. The signal value of bird song: empirical evidence suggests song overlapping is a signal. *Anim. Behav.* 80, e11–e15.
- Nelson, D.A., 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the Weld sparrow (*Spizella puzilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 415–424.
- Nordby, J.C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2007. Selective attrition and individual song repertoire development in song sparrows. *Anim. Behav.* 74 (5), 1413–1418.
- Otter, K.L., Ratcliffe, L., 1993. Changes in singing behaviour of male Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*) following mate removal. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33, 409–414.
- Payne, R.B., Payne, L.L., 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning in bird songs. In: Snowdon, C.T., Hausberger, M. (Eds.), *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 57–84.

- Peake, T.M., 2005. Eavesdropping in communication networks. In: McGregor, P.K. (Ed.), *Animal Communication Networks*. Cambridge Press, Cambridge, pp. 13–37.
- Podós, J., Nowicki, S., 2004. Performance limits on birdsong. In: Marler, P., Slabbekoorn, H. (Eds.), *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, pp. 318–342.
- Robisson, P., Aubin, T., Brémond, J.C., 1993. Individuality in the voice of emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology* 94, 279–290.
- Scherrer, B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin, Boucherville.
- Searcy, W.A., Nowicki, S., Peters, S., 1999. Song types as fundamental units in vocal repertoires. *Anim. Behav.* 58 (1), 37–44.
- Searcy, W.A., Beecher, M.D., 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Anim. Behav.* 78, 1281–1292.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*. Freeman & Company, New York.
- Specht, R., 2004. *Avisoft-SASLab Pro v. 5.0.10*. Avisoft, Berlin.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Campbell, S.E., Horning, C.L., 1992. Song type matching in the song sparrow. *Can. J. Zool.* 70, 1440–1444.
- Templeton, C.N., Akçay, C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2010. Juvenile sparrows preferentially eavesdrop on adult song interactions. *Proc. R. Soc. B* 277 (1680), 447–453.
- Todt, D., Hultsch, H., 1996. Acquisition and performance of song repertoires: ways of coping with diversity and versatility. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 79–96.
- Todt, D., Naguib, M., 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Adv. Study Behav.* 29, 247–296.
- Vallet, E., Beme, I., Kreutzer, M., 1998. Two-syllables in canary song elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.* 55 (2), 291–297.
- Vehrencamp, S.L., 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proc. R. Soc. London B* 268, 1637–1642.
- Weary, D.M., Krebs, J.R., Eddyshaw, R., McGregor, P.K., Horn, A., 1988. Decline in song output by great tits: exhaustion or motivation? *Anim. Behav.* 36 (4), 1242–1244.
- Weary, D.M., Krebs, J.R., 1992. Great tits classify songs by individual voice characteristics. *Anim. Behav.* 43 (2), 283–287.
- Wiley, R.H., Richards, D.G., 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds (vol. 2: Song Learning and its Consequences)*. Academic Press, pp. 131–181.

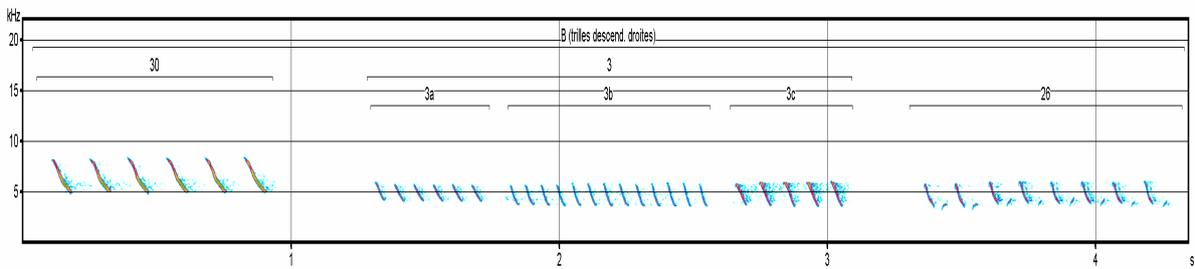
ANNEXE B : Alphabet de syllabes

I. Syllabes répétées

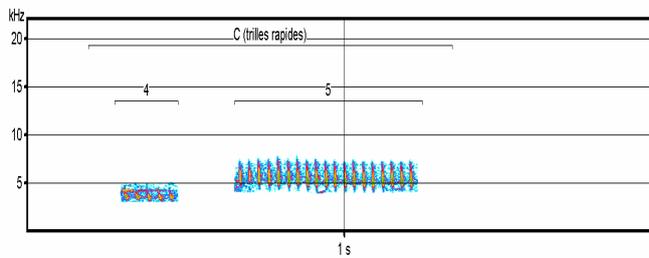
A. Syllabes fines en S pointu



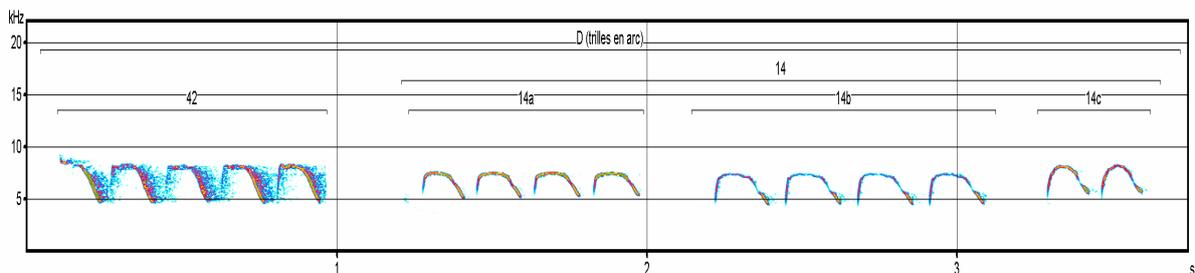
B. Syllabes descendantes droites



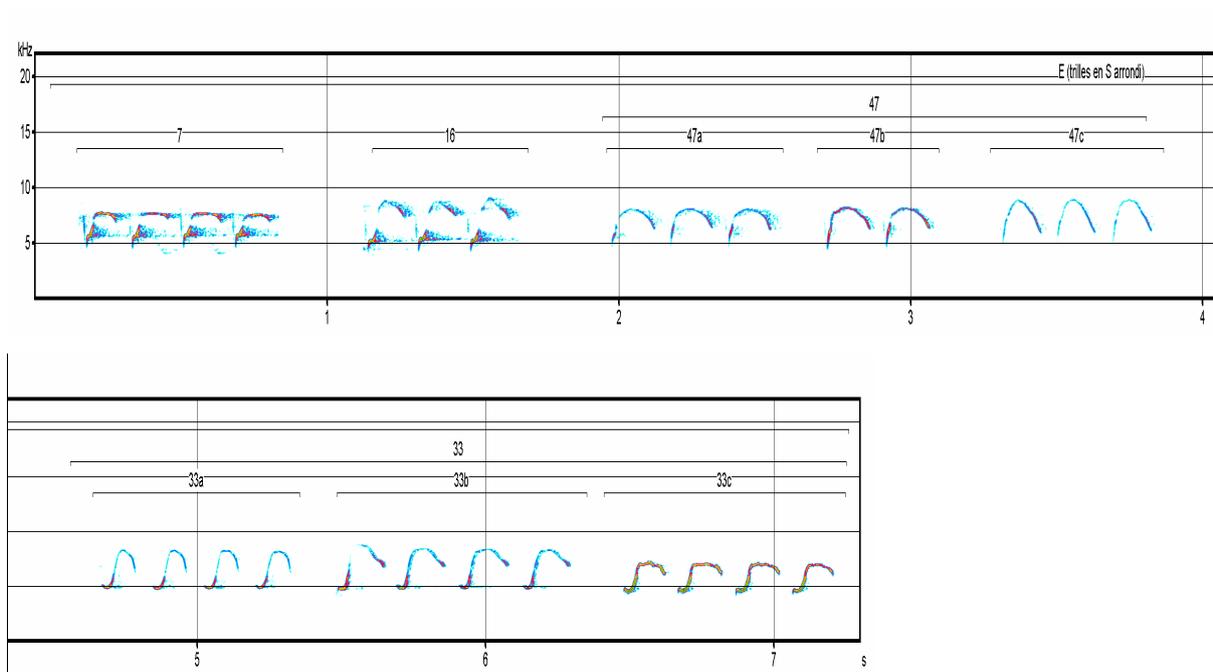
C. Syllabes rapides



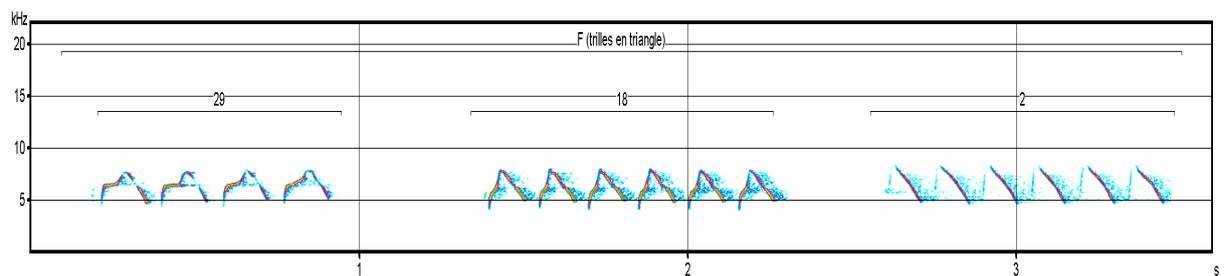
D. Syllabes en arc



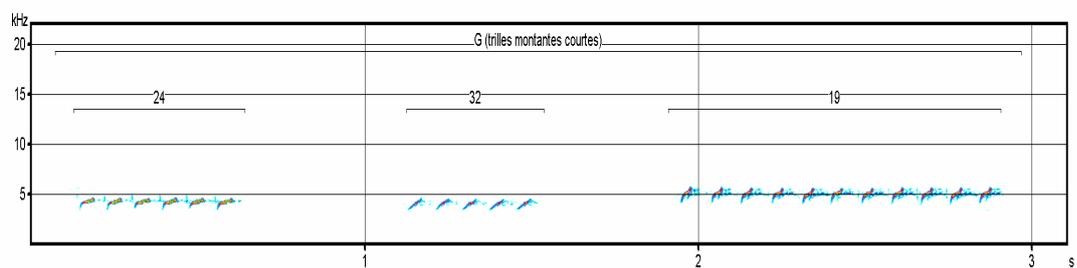
E. Syllabes en S arrondi



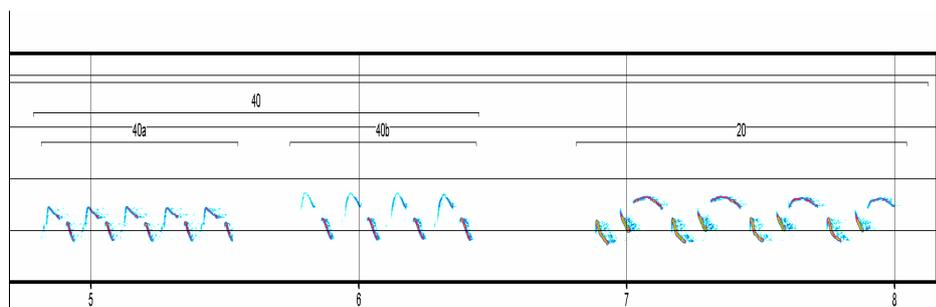
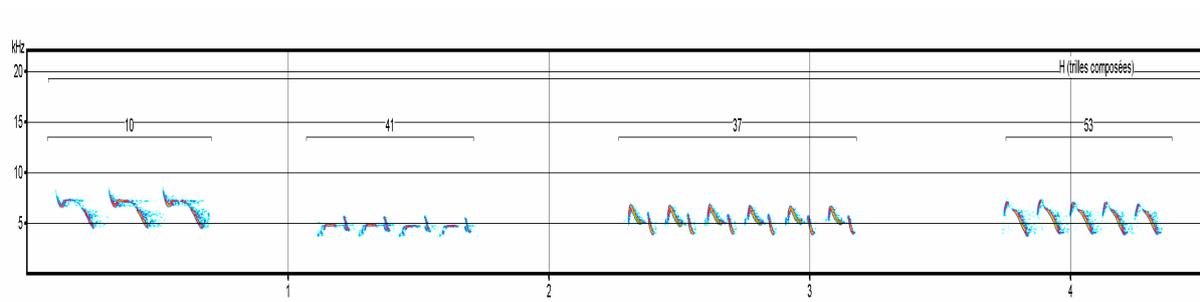
F. Syllabes en triangle



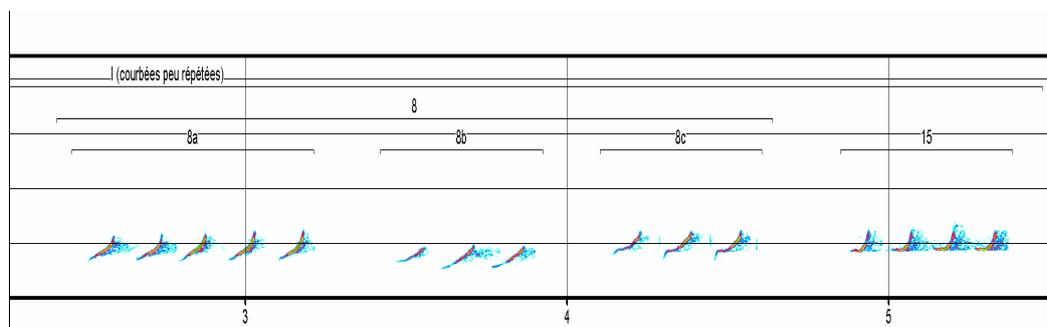
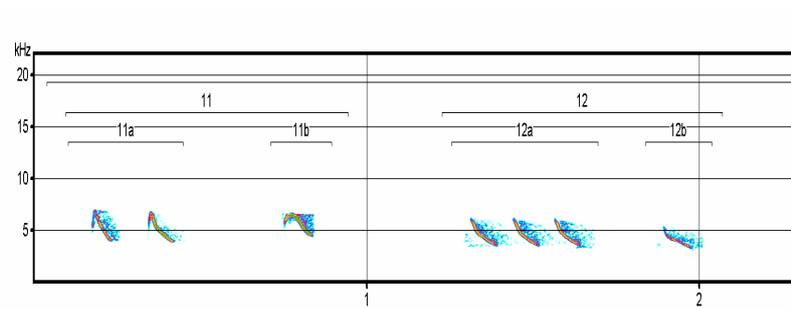
G. Syllabes montantes courtes



H. Syllabes composées

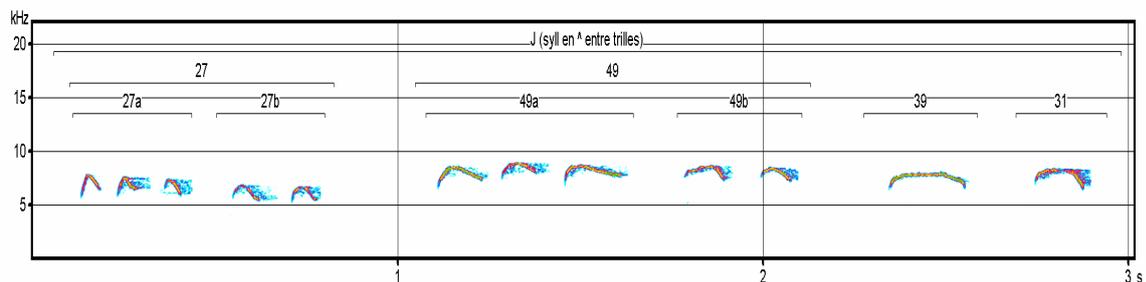


I. Syllabes courbées, peu répétées (forment des motifs entre elles)

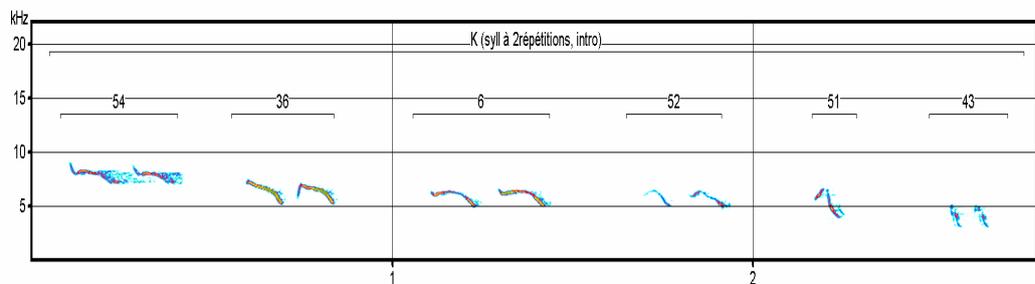


II. Syllabes non répétées

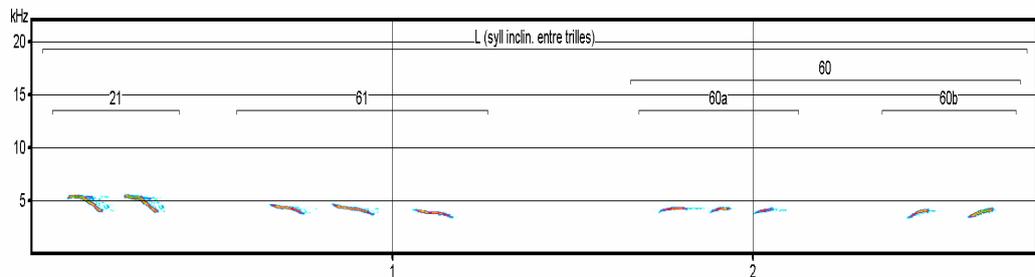
J. Syllabes en ^



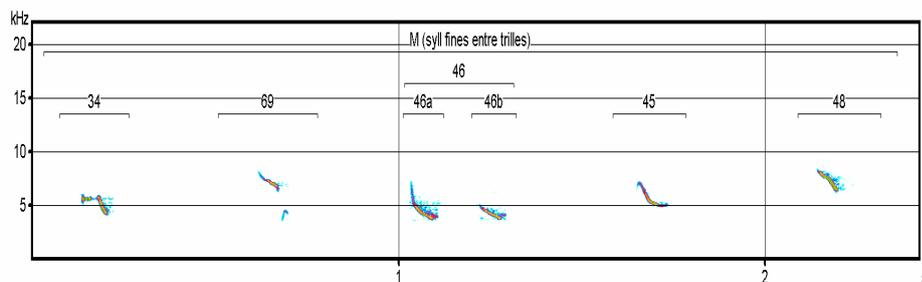
K. Syllabes doubles (à l'introduction des chants)



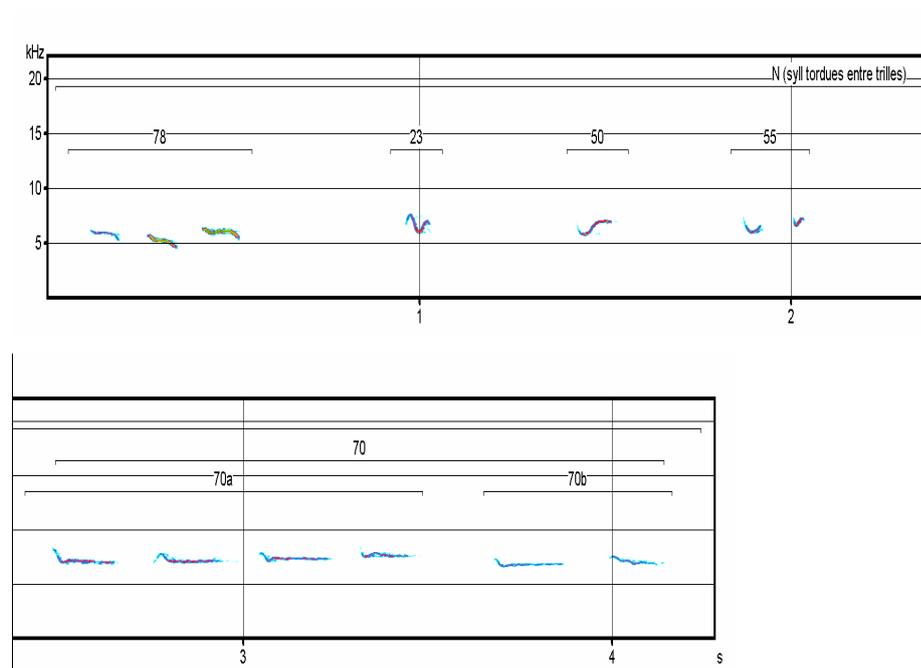
L. Syllabes inclinées



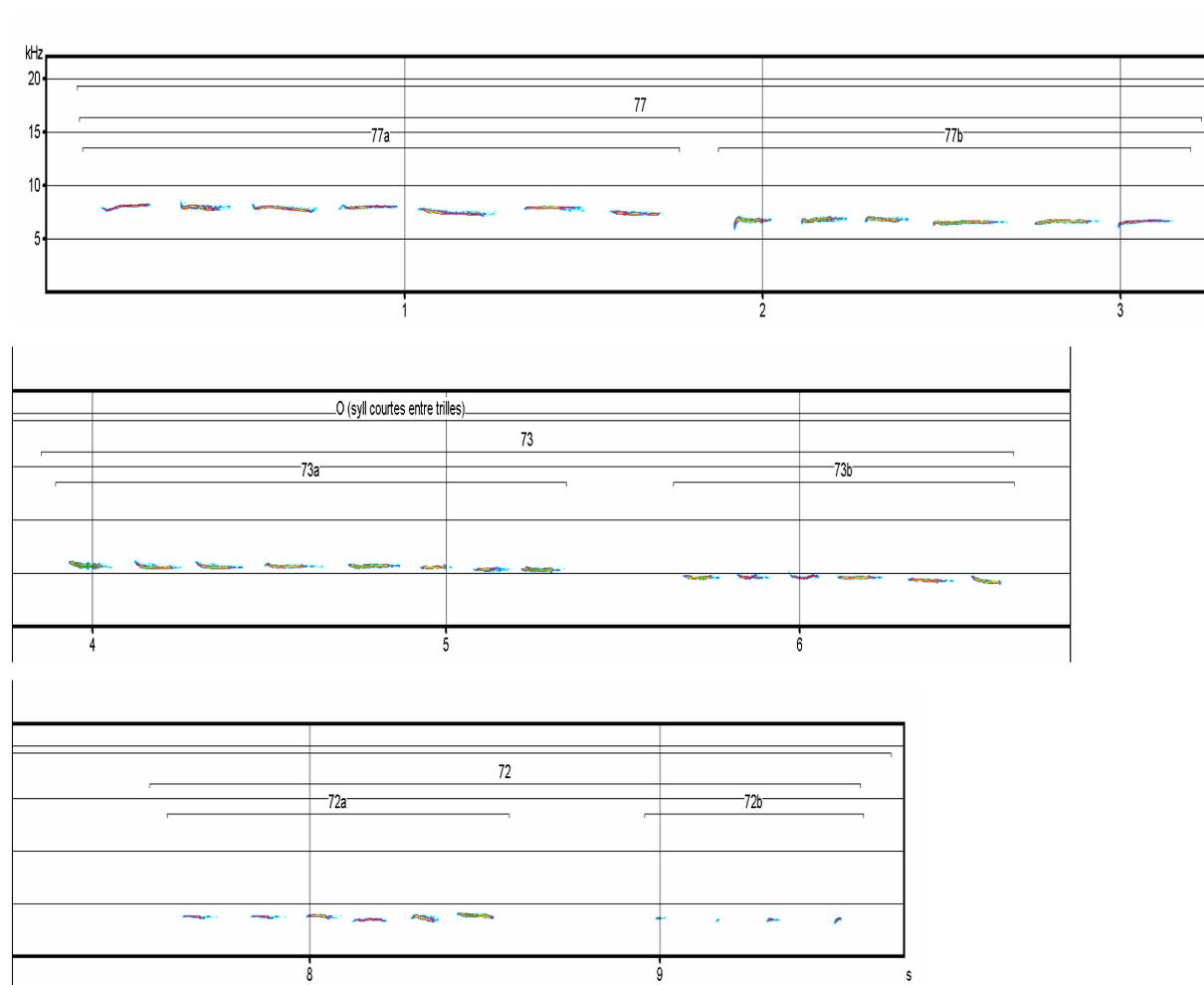
M. Syllabes fines



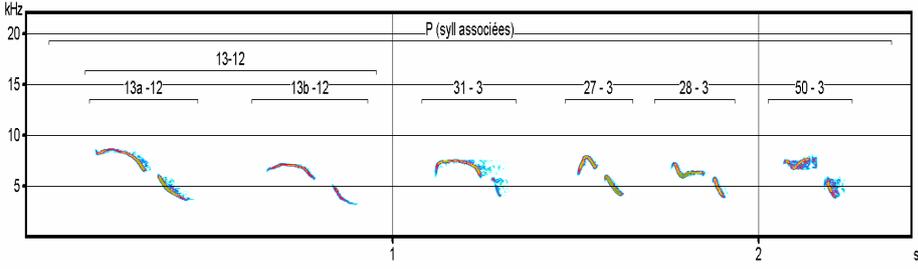
N. Syllabes irrégulières



O. Syllabes courtes



P. Syllabes associées



ANNEXE C1 : Tableau de répertoires individuels
par groupe et par année

Groupe B		2008				2009				2010			
	TYPE	B15	B16	B17	B18	B29	B27	B25	B22	B29	B31	B24	M1
	Ba	X	X		X	X	X	X	X	X	X		X
	Be	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Bb	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Bc	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Bd	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Bg											X	

Groupe C		2008			2009				2010				
	TYPE	C1	C2	C3	C11	C12	C13	C14	C21	C22	C23	C25	C14
	Ca	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Cb	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X
	Cc	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Cd	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Ce	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
fin2009	Ch	X											
	Cf		X	X		X							
	Cg			X		X	X						

Groupe D		2008			2009		2010	
	TYPE	D1	D2	D3	D1	D4	D2	D5
	Da		X				X	X
	Db	X	X	X	X	X	X	X
	Dc	X	X	X	X	X	X	X
	Dd	X			X			X
	De	X	X	X	X	X	X	X
	Dg	X			X	X	X	X
	Dh	X	X	X		X	X	
	Dj			X				

Groupe YO1		2010					2011				
	TYPE	Y1	Y2B	Y2H	Y3	Y3W	Y1	Y2B	Y2H	Y3	Y3W
	Ya	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Yb	X	X	X	X	X	X	X	X		X
	Yk	X	X	X		X	X	X	X		X
	Yj	X	X	X	X	X	X	X	X		X
	Yc	X	X	X			X	X	X	X	X
	Yd		X	X	X		X	X	X	X	X
	Yi	X			X	X	X	X	X	X	
	Yp						X				X

Groupe YO2		2010				2011		
	TYPE	Y5	Y6	Y7	Y7W	Y6	Y7	Y7W
	Ya	X	X	X	X	X	X	X
	Yj	X	X	X	X		X	X
	Yc	X	X	X	X	X	X	X
	Yd	X	X	X	X	X	X	X
	Yk	X	X	X	X	X	X	X
	Yo			X			X	
	Ye				X			X
début2010	Yf	X					X	
	Yg			X				
	Yn				X			X
fin 2011	Ym					X		
	Yp							X
	Yq							X

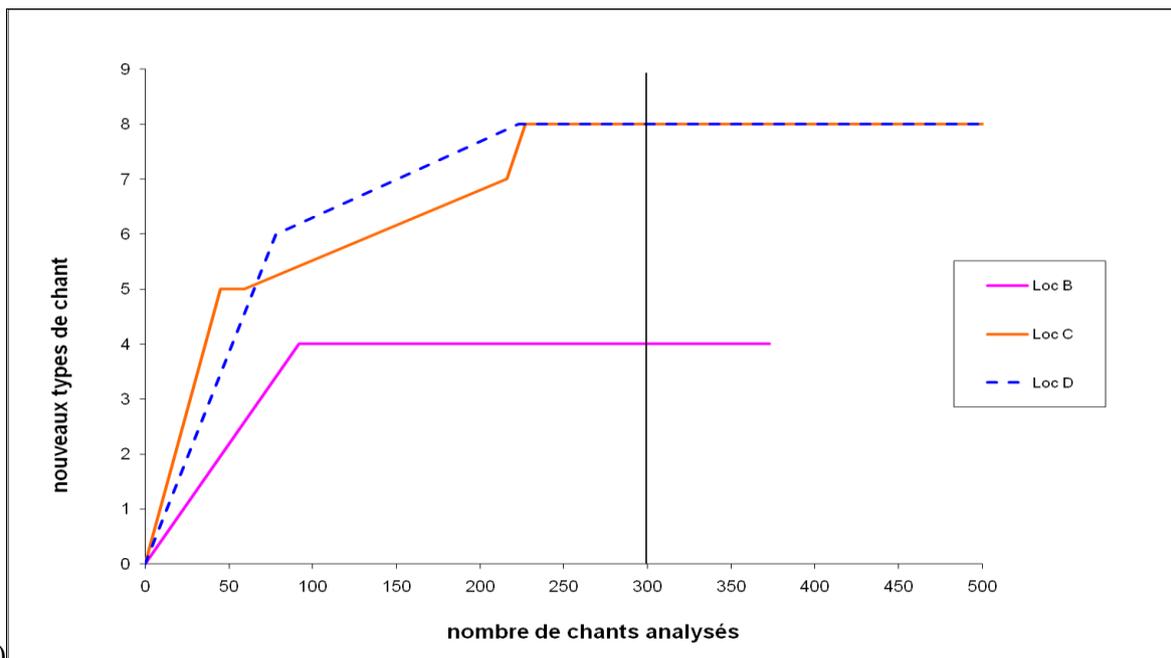
Groupe L		2010			
	TYPE	L1	L2	L2W	L3
	La	X	X	X	X
	Lb	X	X	X	X
	Lc	X	X	X	X
	Ld	X	X	X	X
	Lf	X			

Groupe P		2010		
	TYPE	P1	P2	P3
	Pa	X	X	X
	Pb	X	X	X
	Pc	X	X	X
	Pd	X	X	X
	Pe	X	X	X

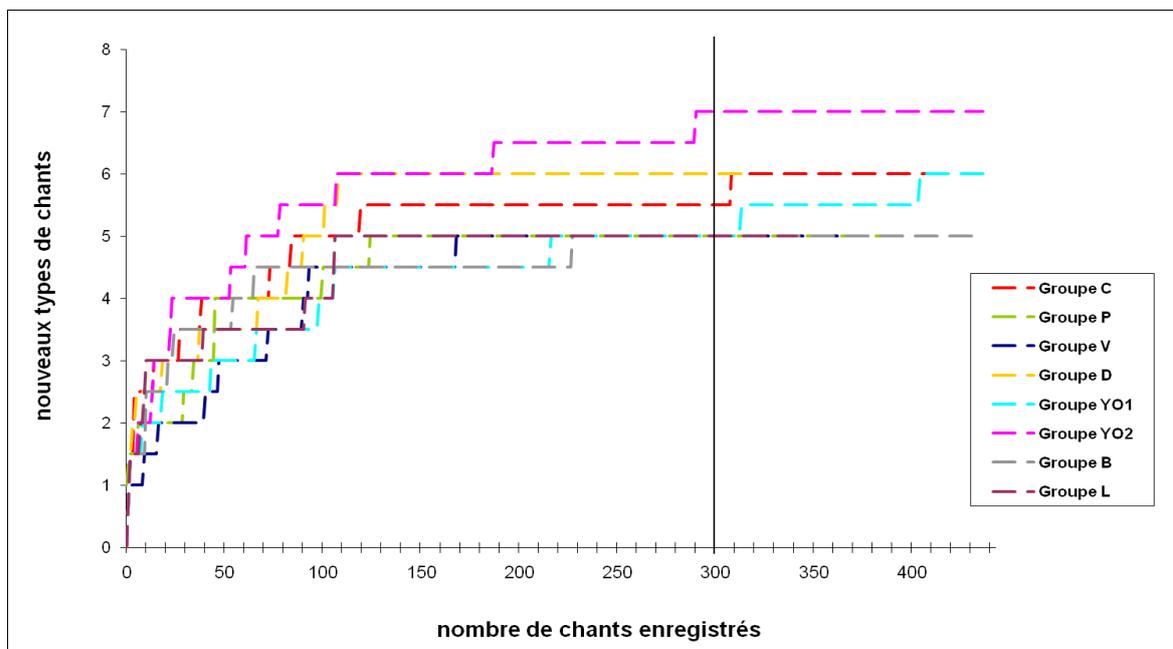
Groupe V		2010		
	TYPE	V1	V2	V3
	Va	X	X	X
	Vb	X	X	X
	Vc	X	X	X
	Vd	X	X	X
	Ve	X	X	X

ANNEXE C2 : Courbes d'estimation du répertoire

(moyenne par groupe 2008 et 2010)



a)



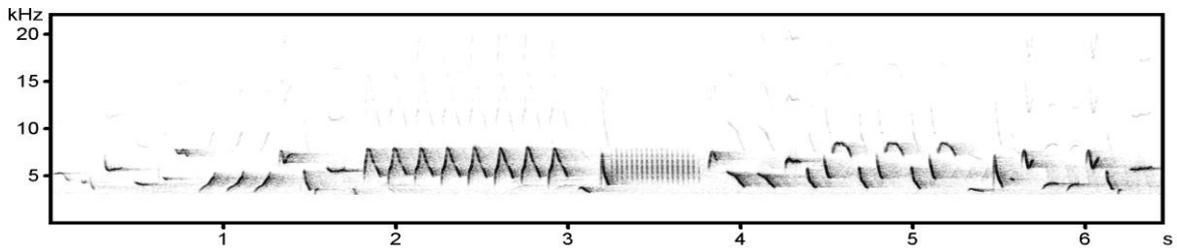
b)

Courbes moyennes d'estimation du répertoire de types de chants pour chacun des groupes étudiés en a) 2008 et b) 2010. La ligne verticale marque le nombre de chants analysés nécessaires pour obtenir une estimation correcte du répertoire.

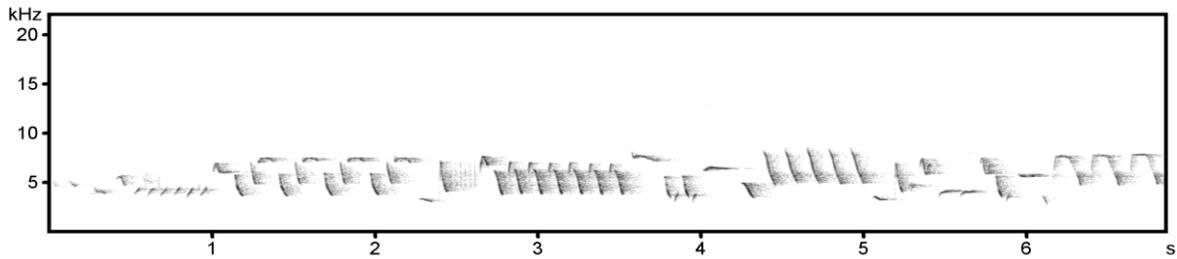
ANNEXE C3 : Répertoires BCD 2008

Groupe B 2008

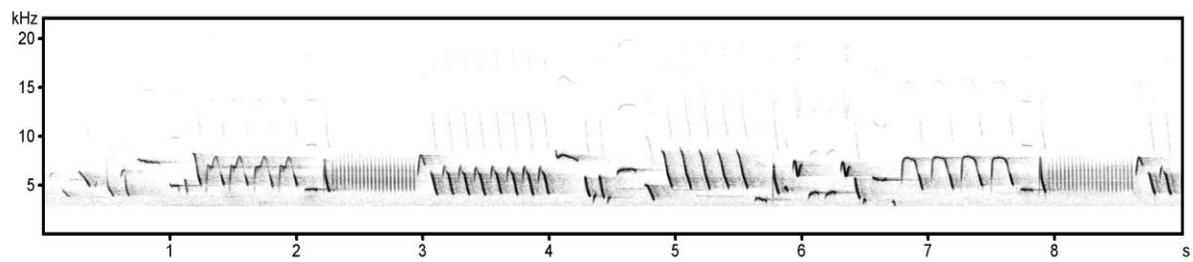
Type Ba



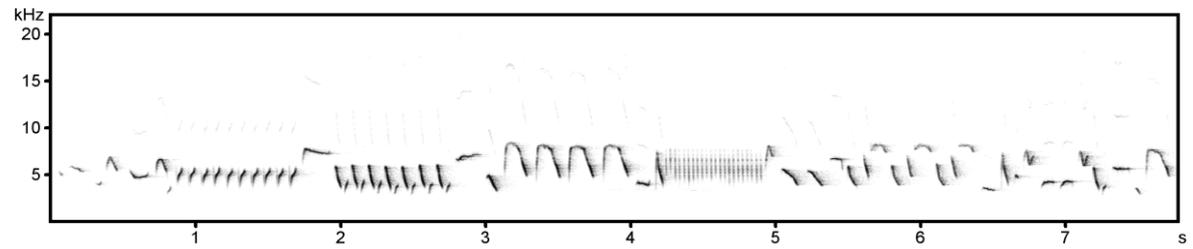
Type Bb



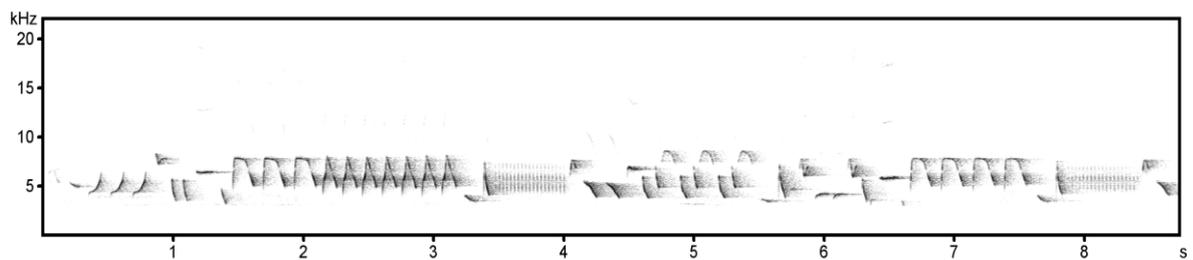
Type Bc



Type Bd

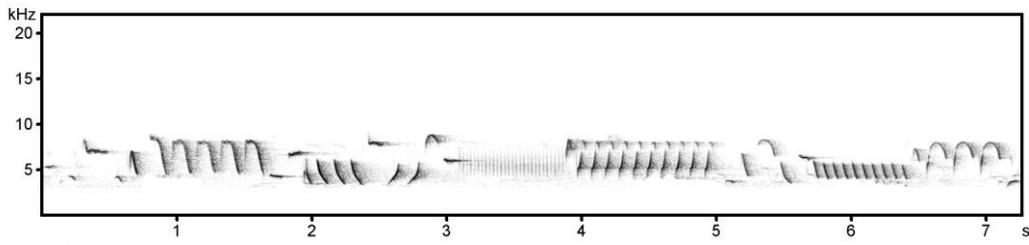


Type Be

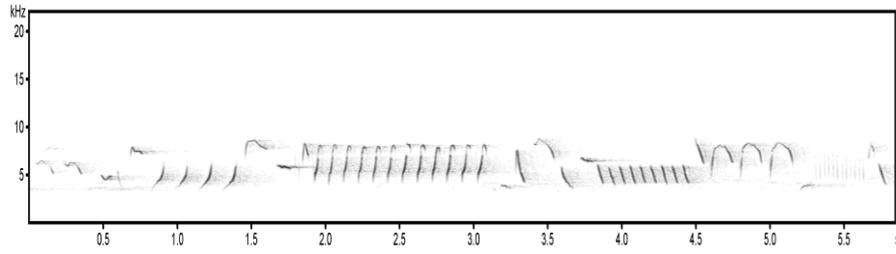


Groupe C 2008

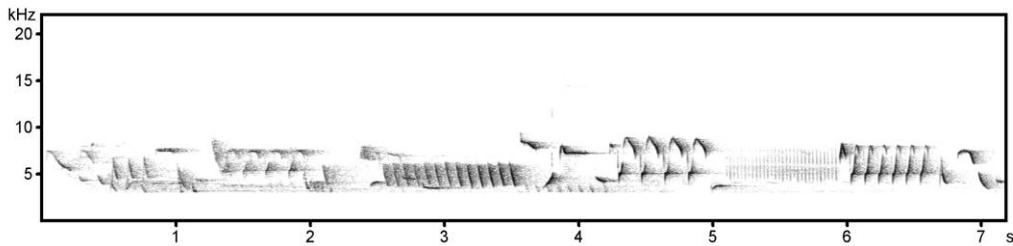
Type Ca :



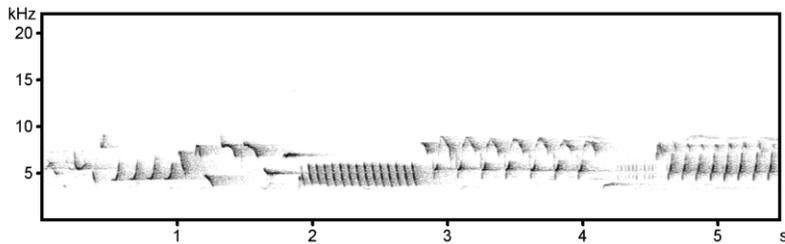
Type Cb :



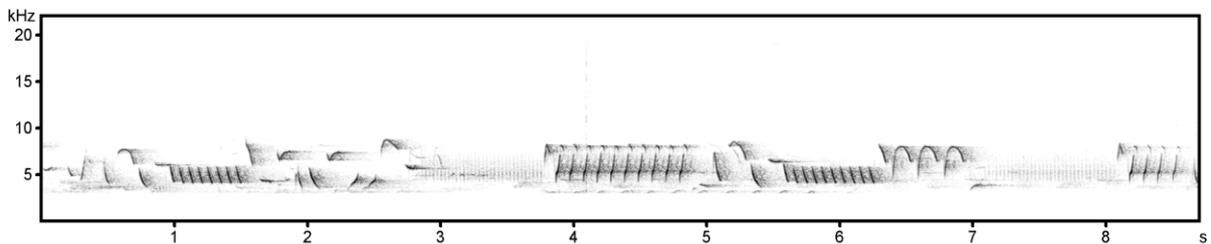
Type Cc :



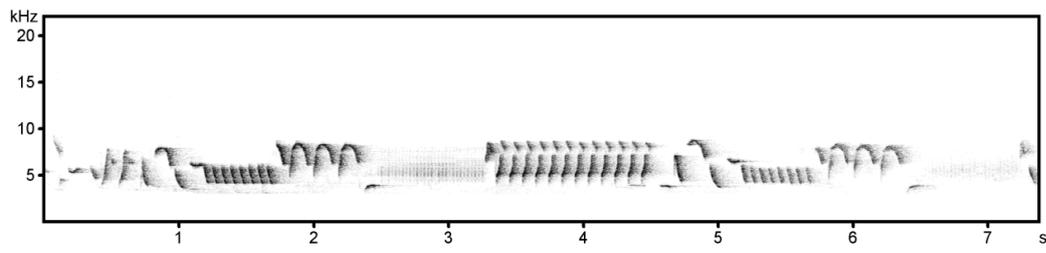
Type Cd :



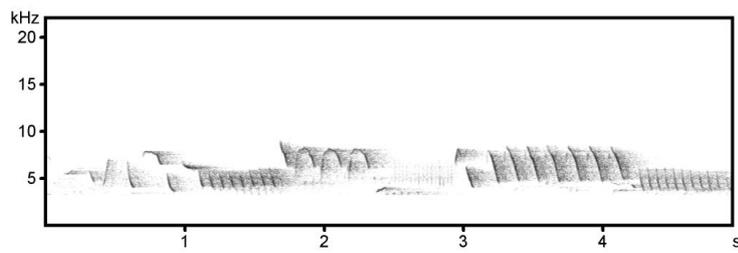
Type Ce :



Type Cf :

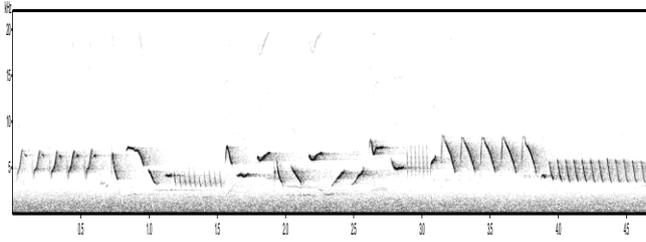


Type Cg :

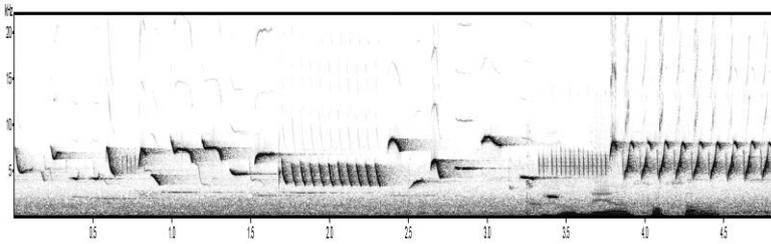


Groupe D 2008

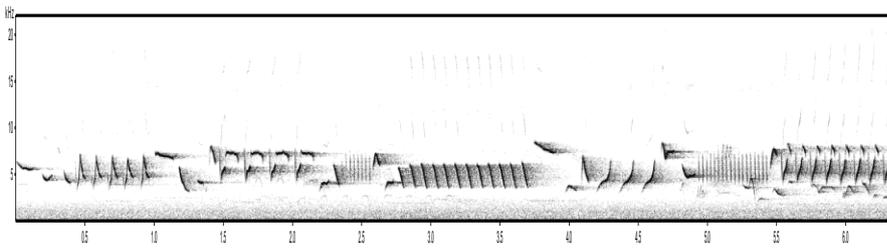
Type Da :



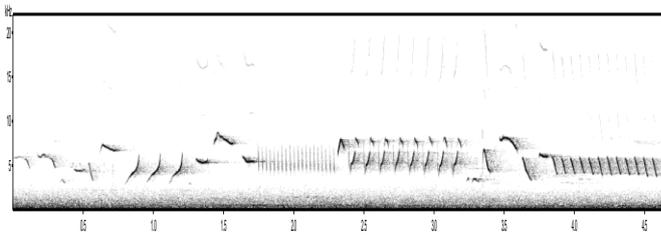
Type Db :



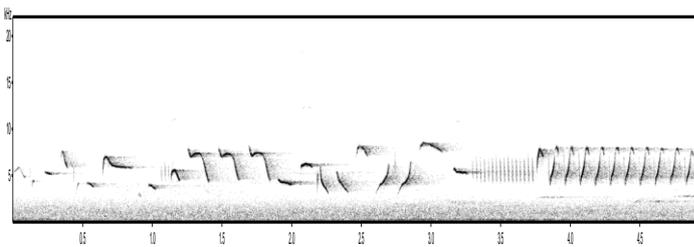
Type Dc :



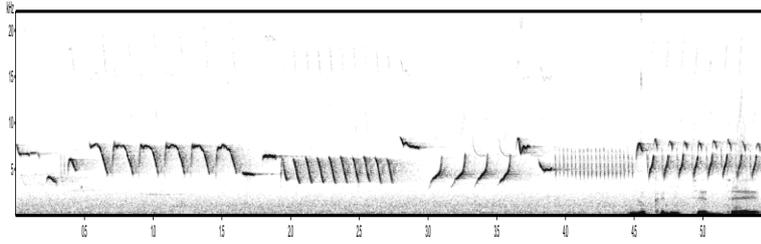
Type Dd :



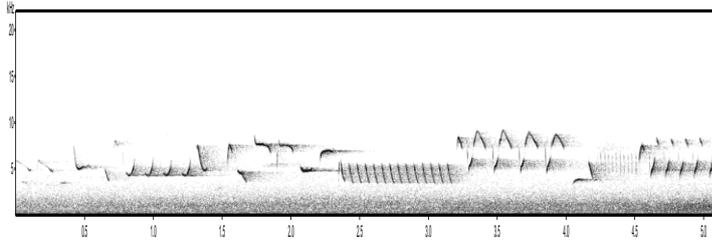
Type De :



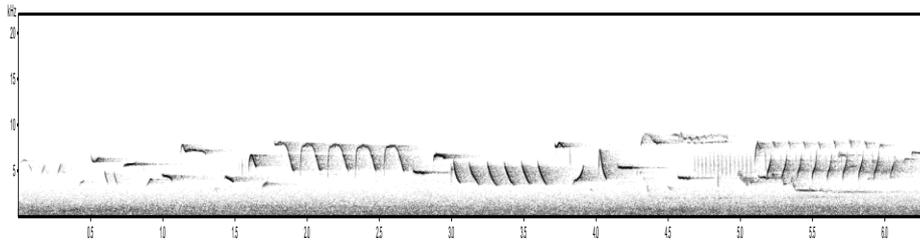
Type Df :



Type Dh :



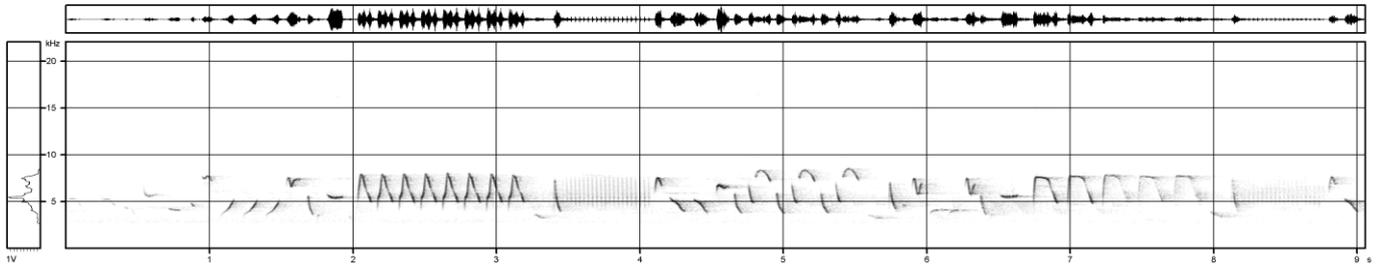
Type Dj :



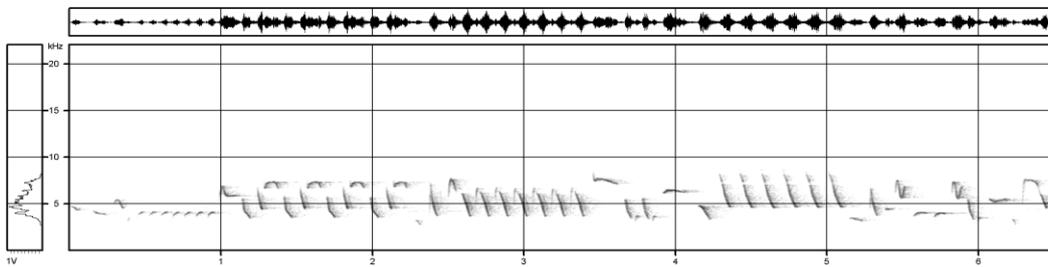
ANNEXE C4 : Répertoires BCD 2009

Groupe B 2009

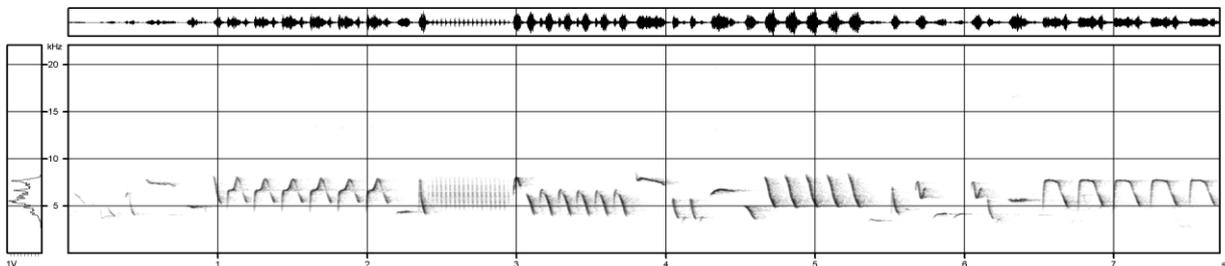
Type Ba :



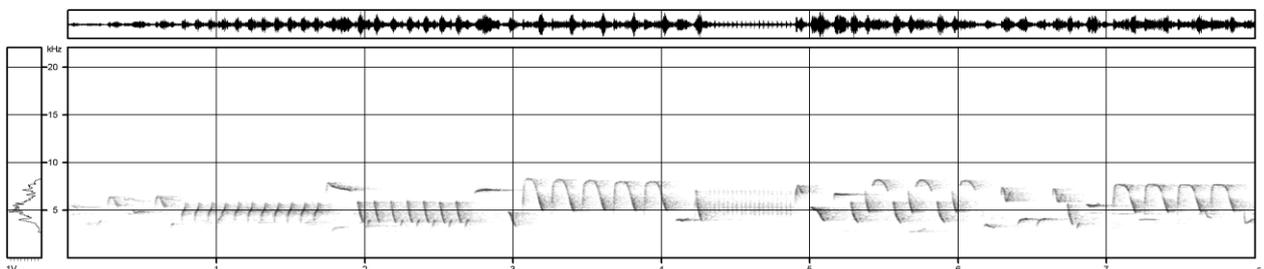
Type Bb :



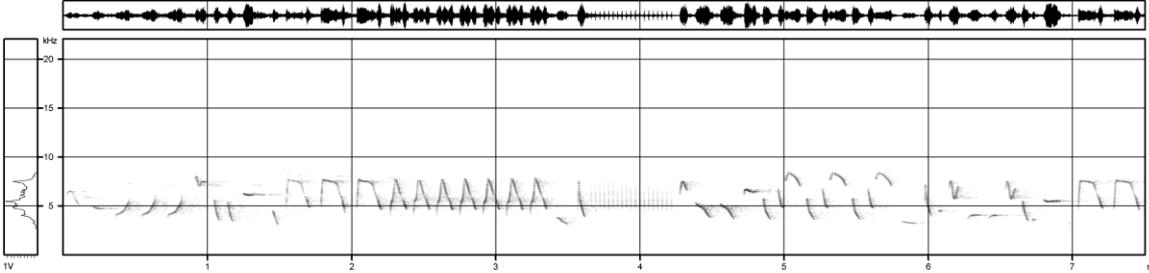
Type Bc :



Type Bd :

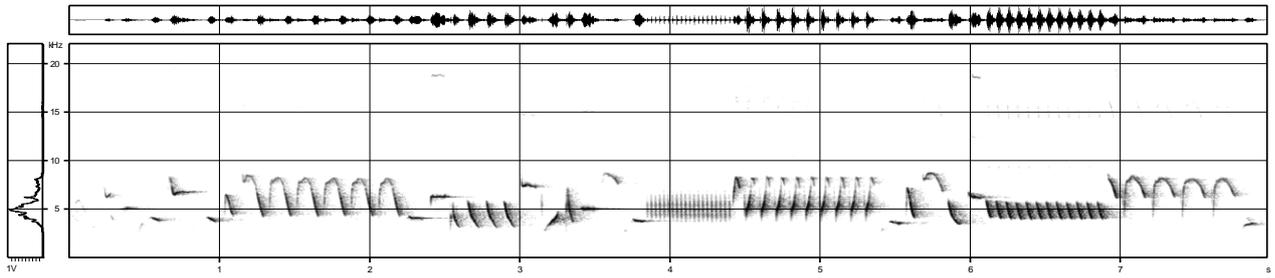


Type Be :

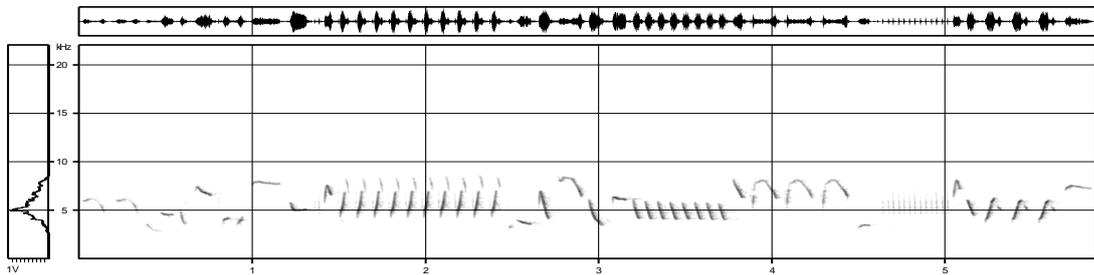


Groupe C 2009

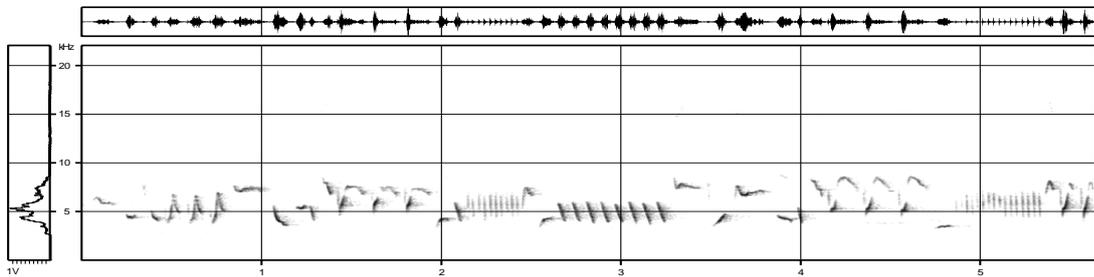
Type Ca :



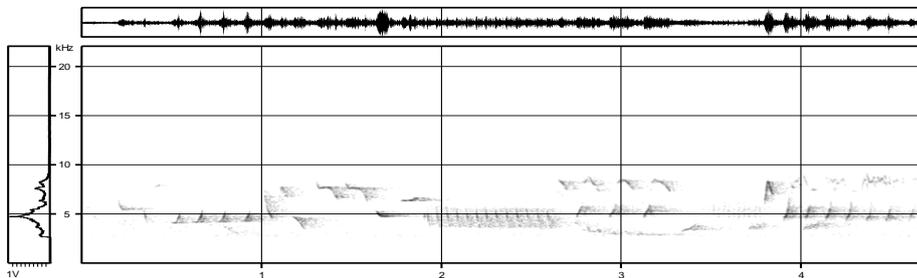
Type Cb :



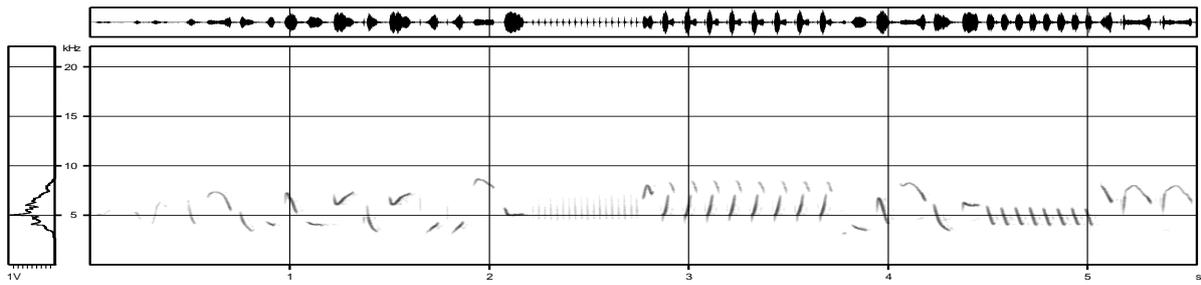
Type Cc :



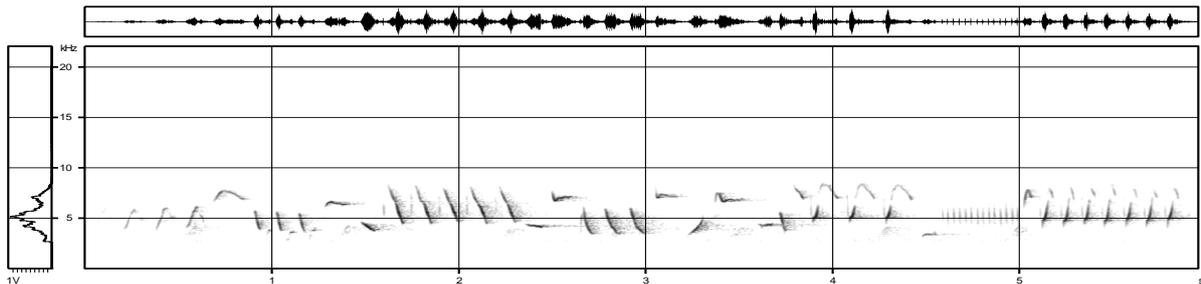
Type Cd :



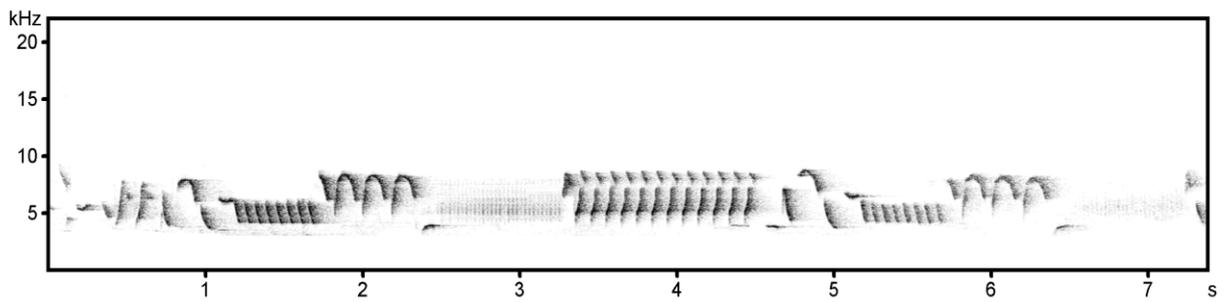
Type Ce :



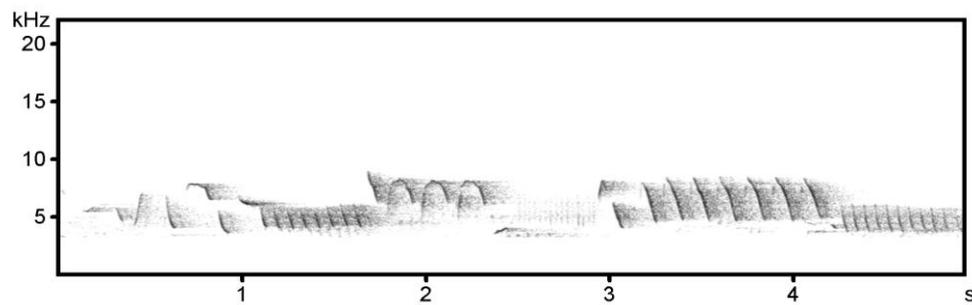
Type Ch :



Type Cf :

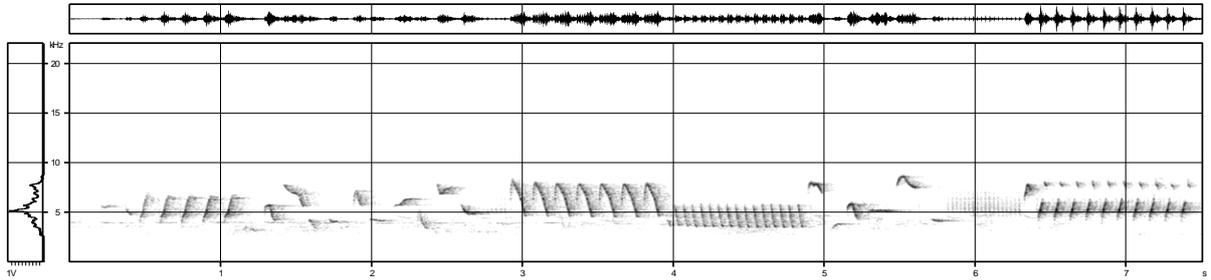


Type Cg :

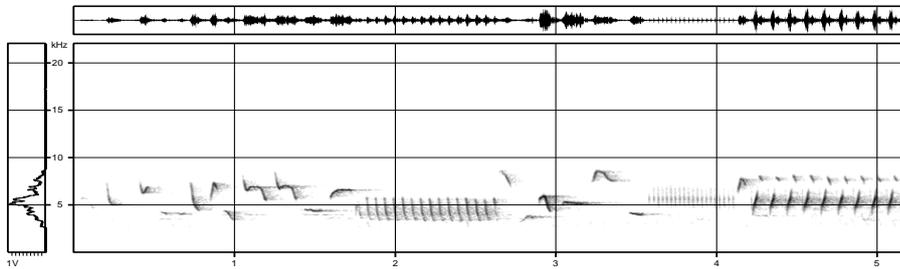


Groupe D 2009

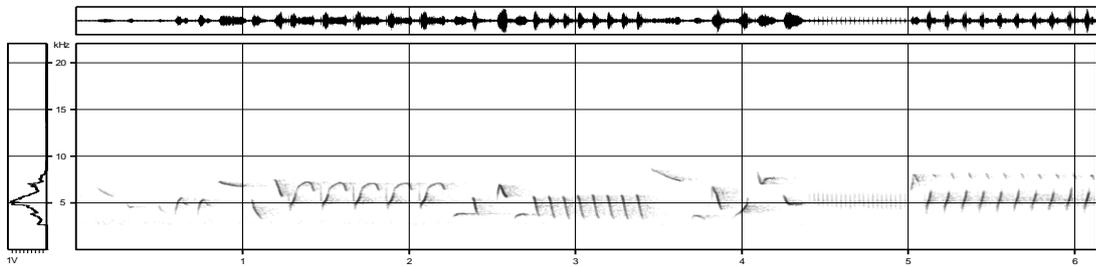
Type Da :



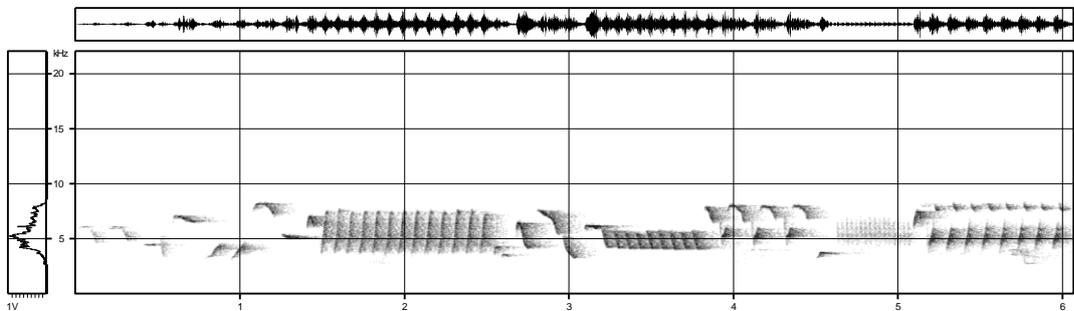
Type Db :



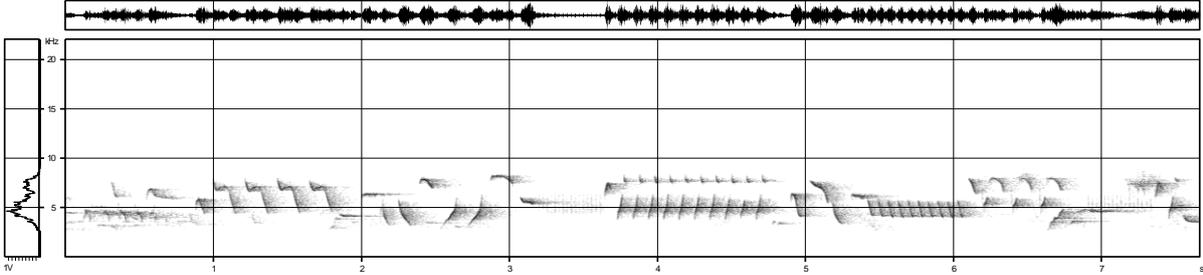
Type Dc :



Type Dd :



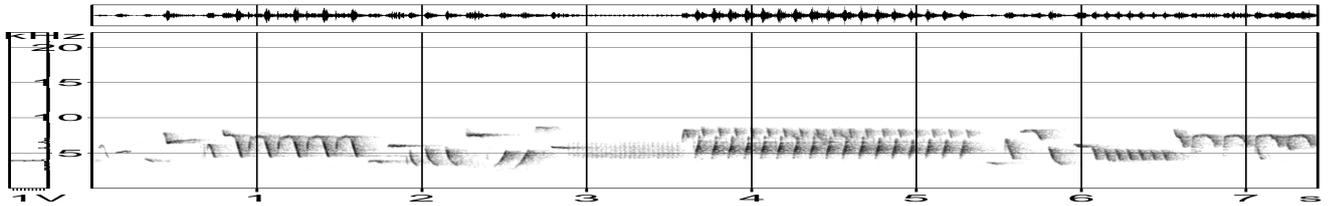
Type De :



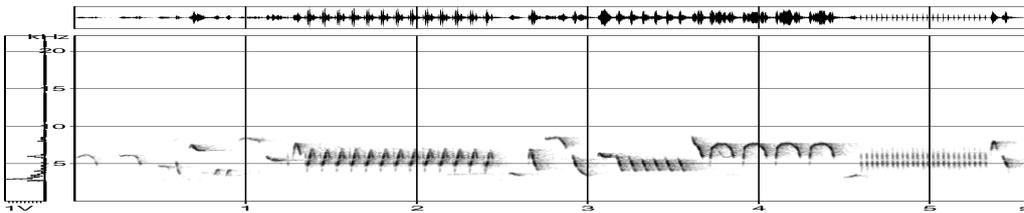
ANNEXE C5 : Répertoires CDVPYO1YO2BL 2010

Groupe C 2010

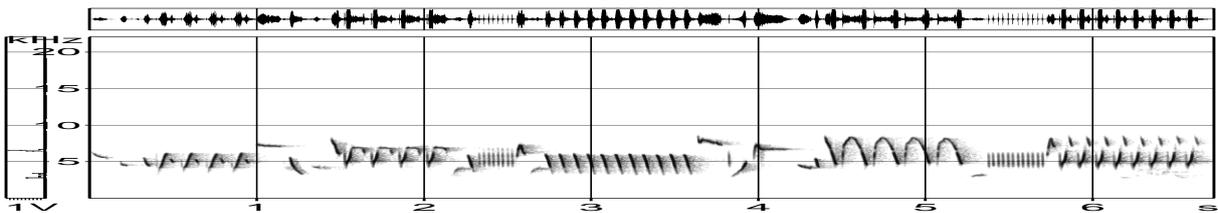
Type Ca :



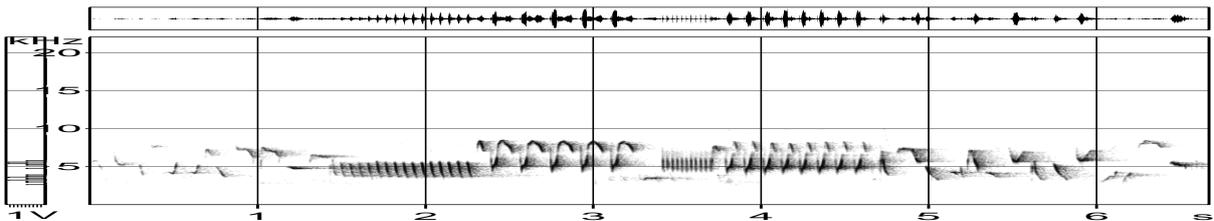
Type Cb :



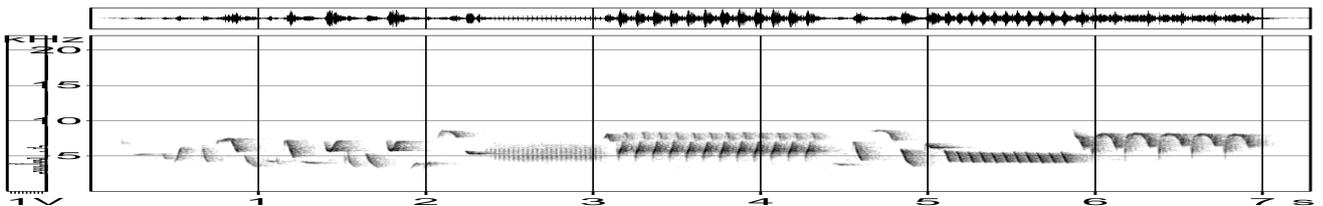
Type Cc :



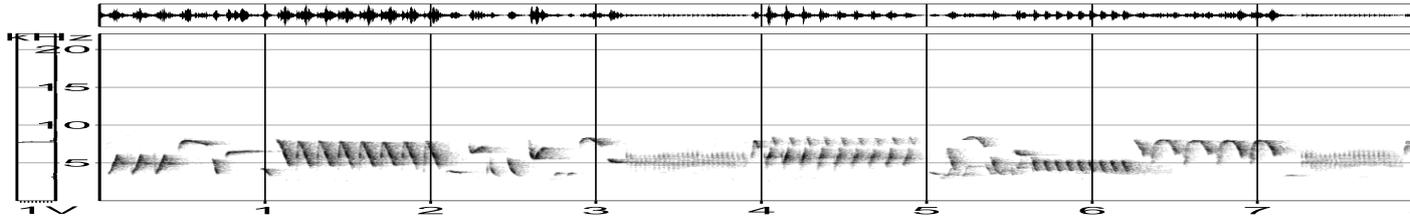
Type Cd :



Type Ce :

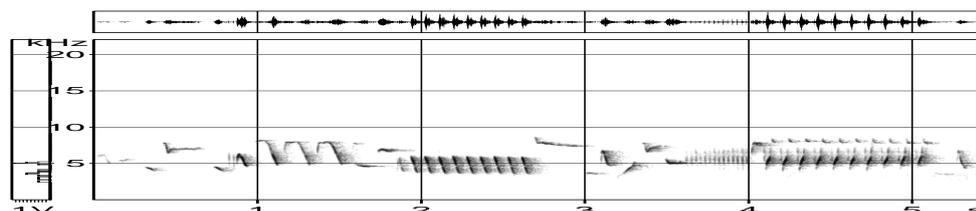


Type Ch :

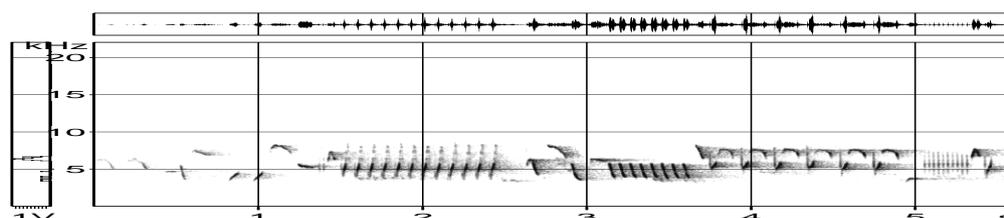


Localité D 2010

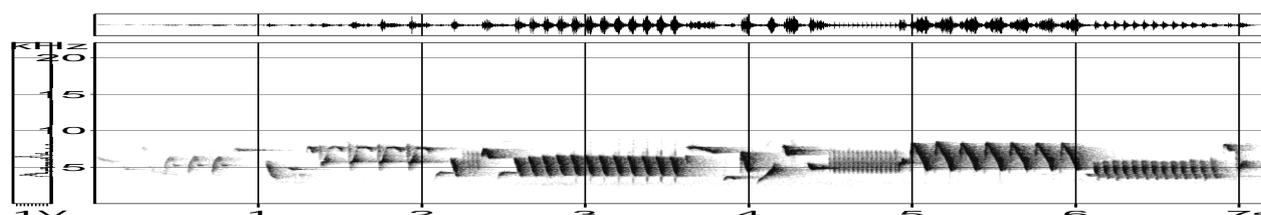
Type Da :



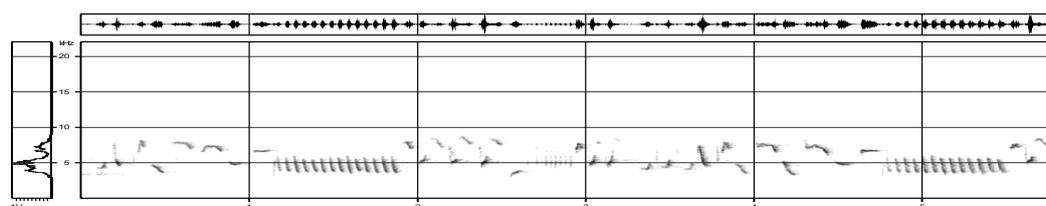
Type Db :



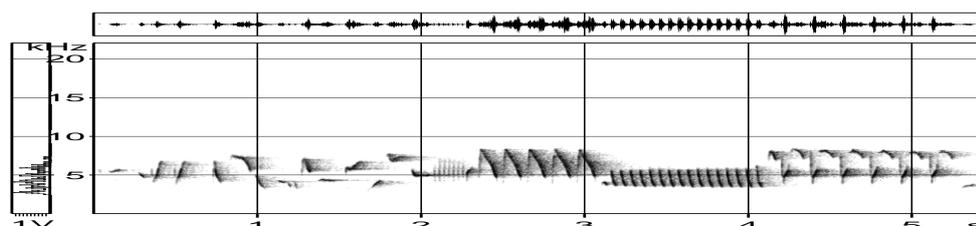
Type Dc :



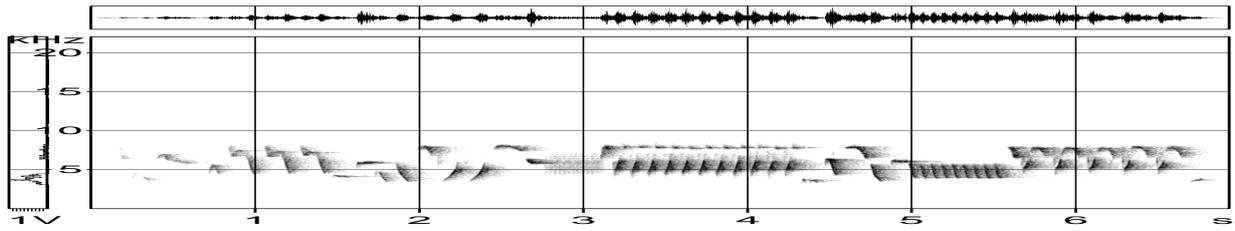
Type Dd :



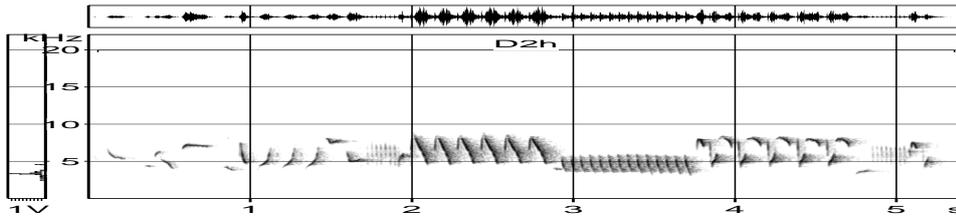
Type De :



Type Dg :

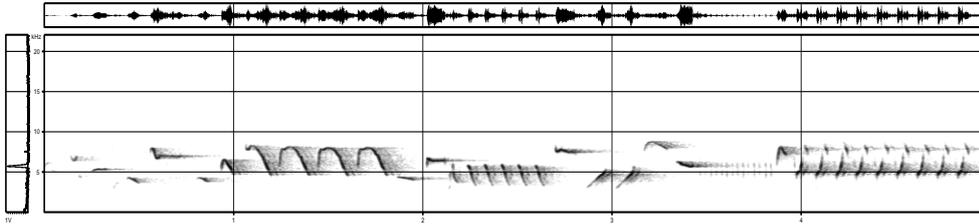


Type Dh :

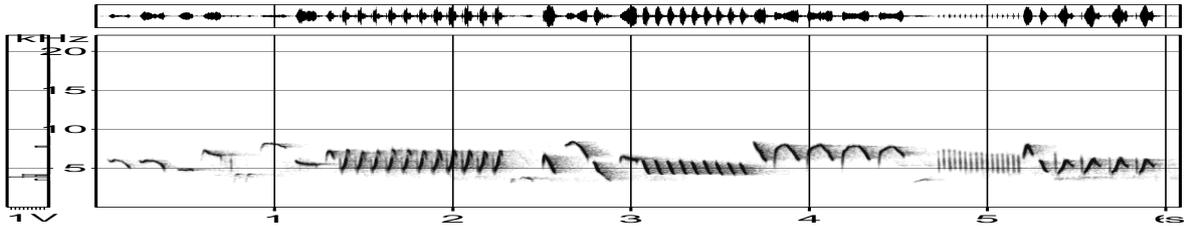


Groupe V 2010

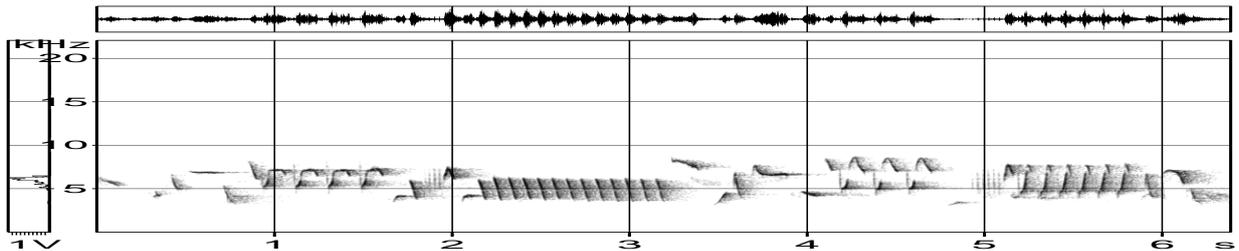
Type Va :



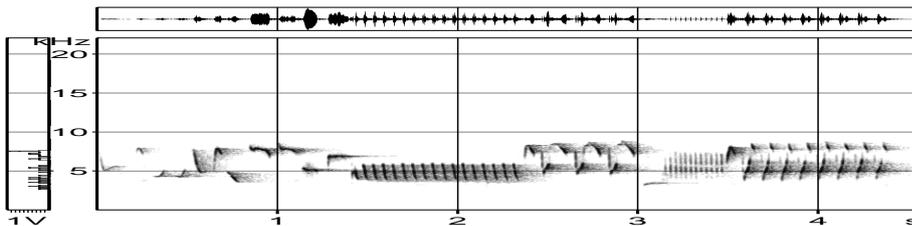
Type Vb :



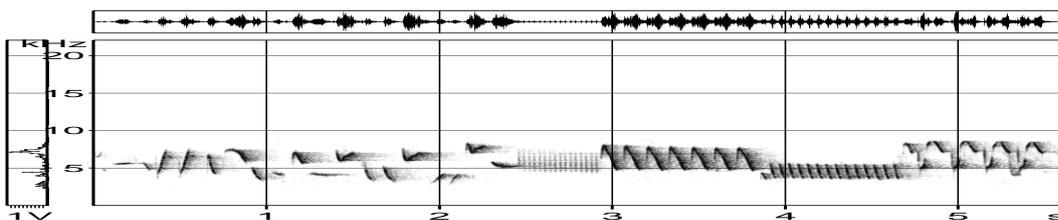
Type Vc :



Type Vd :

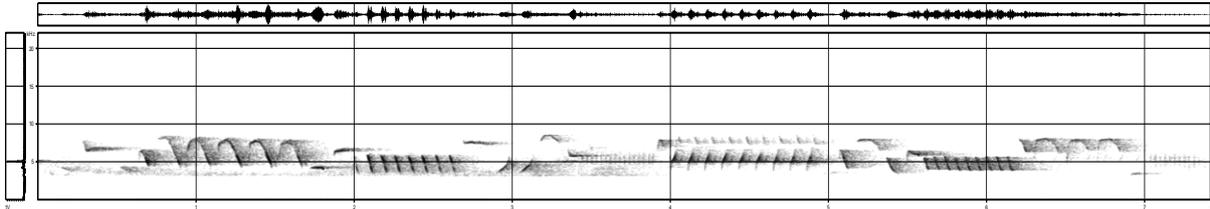


Type Ve :

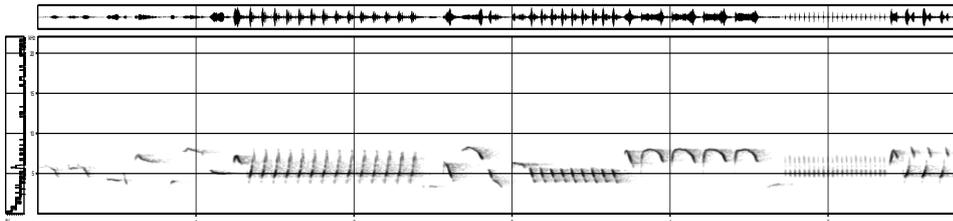


Groupe P 2010

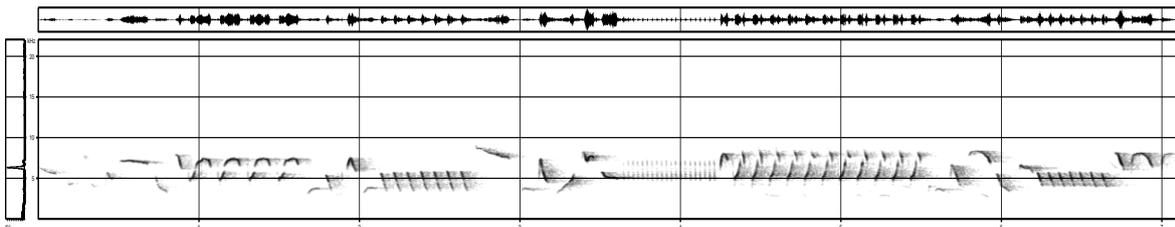
Type Pa :



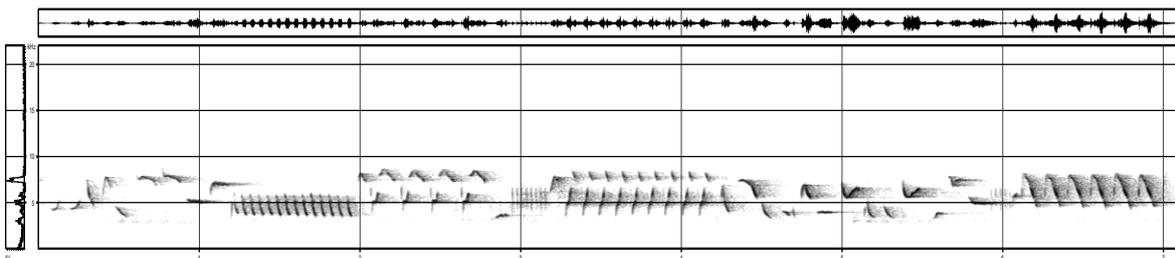
Type Pb :



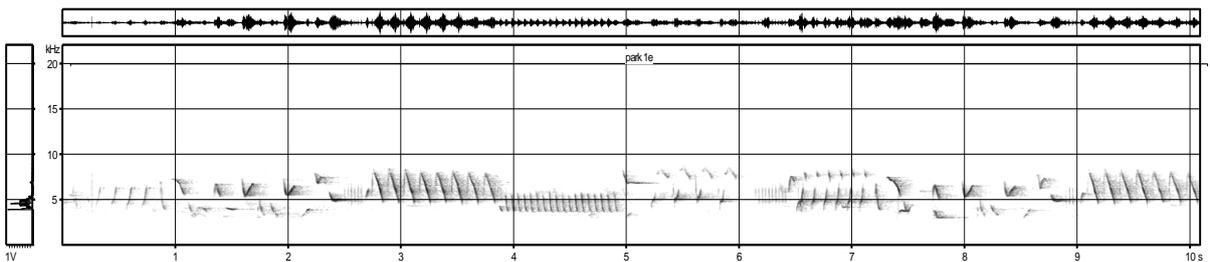
Type Pc :



Type Pd :

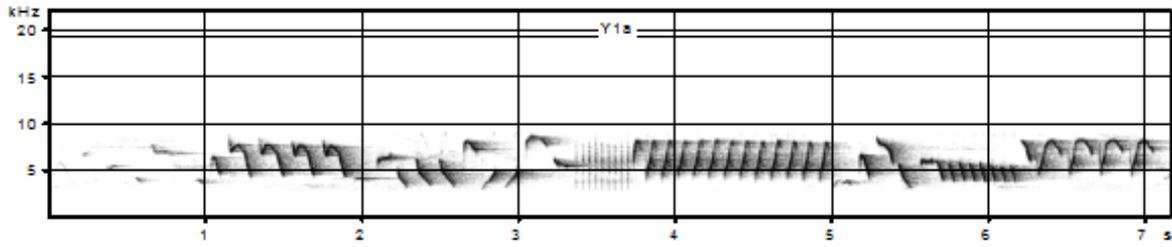


Type Pe :

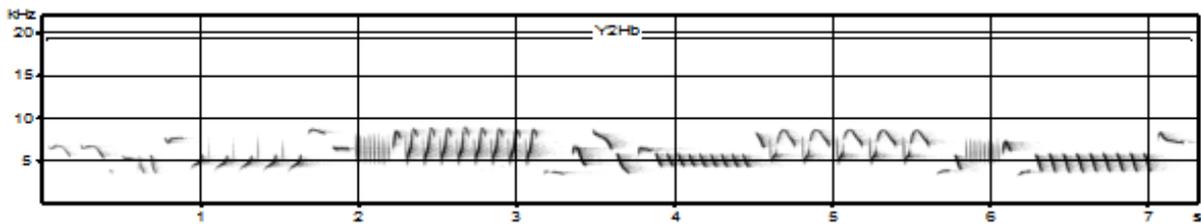


Groupe YO1 2010

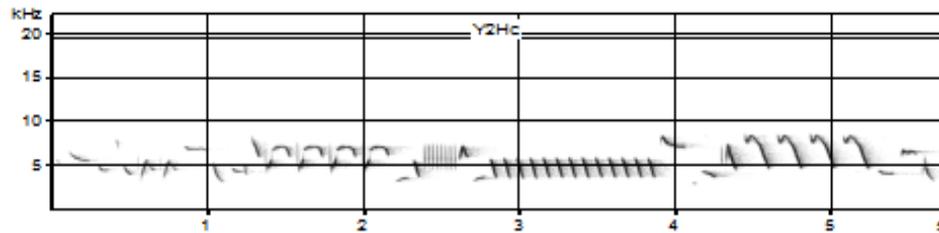
Type Ya :



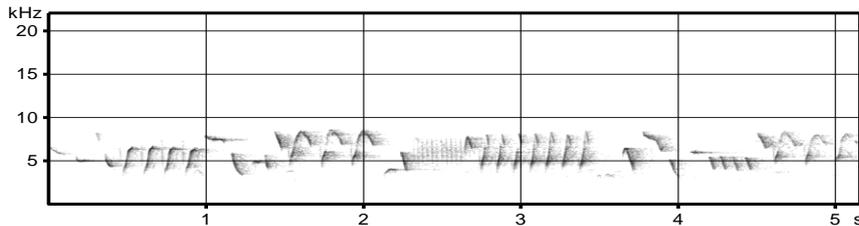
Type Yb :



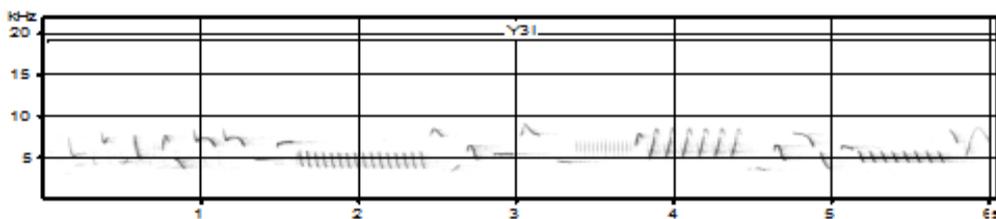
Type Yc :



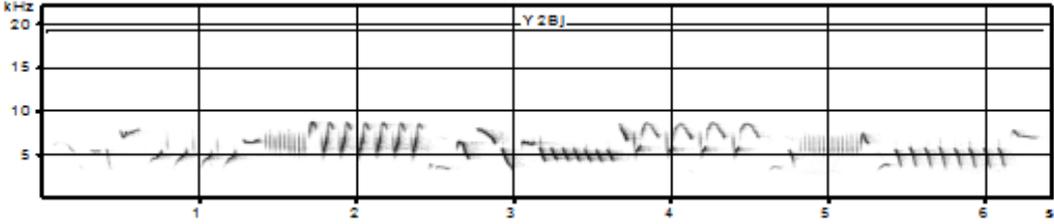
Type Yd :



Type Yi :

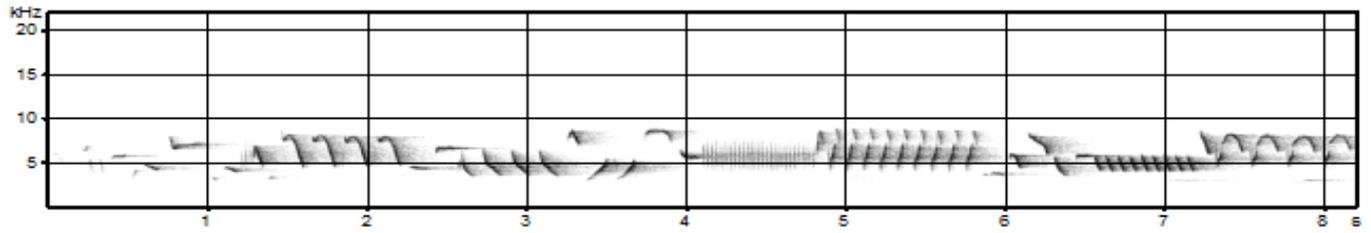


Type Yj :

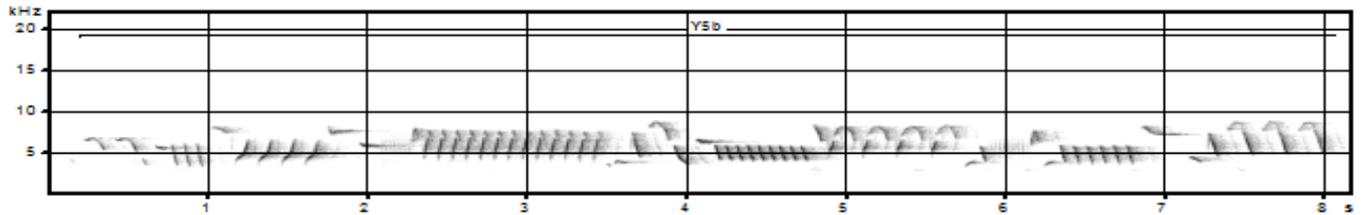


Localité YO2 2010

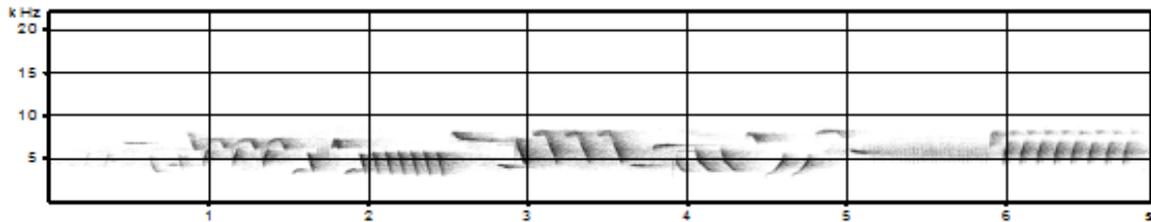
Type Ya :



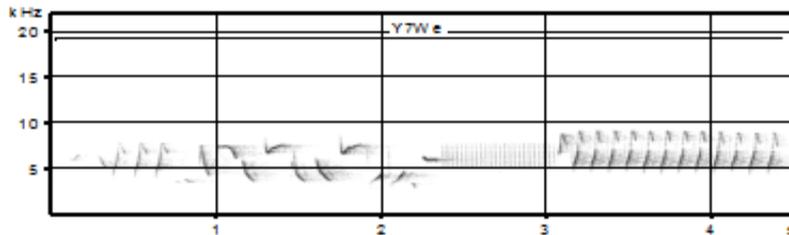
Type Yb :



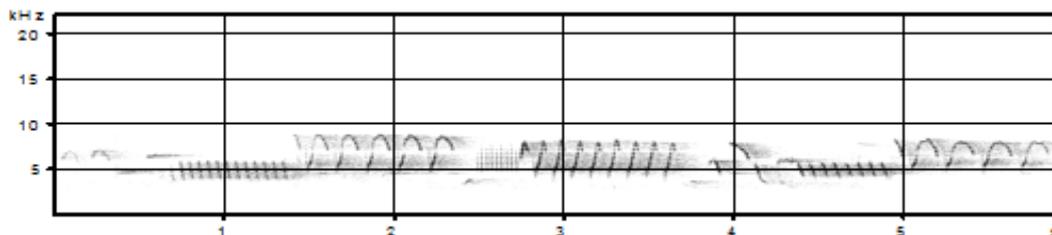
Type Yc :



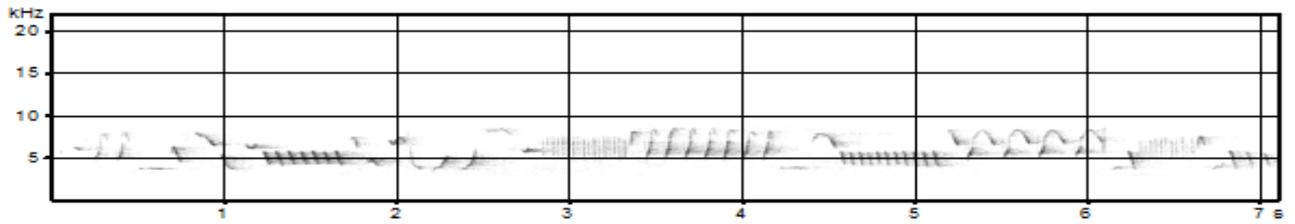
Type Ye :



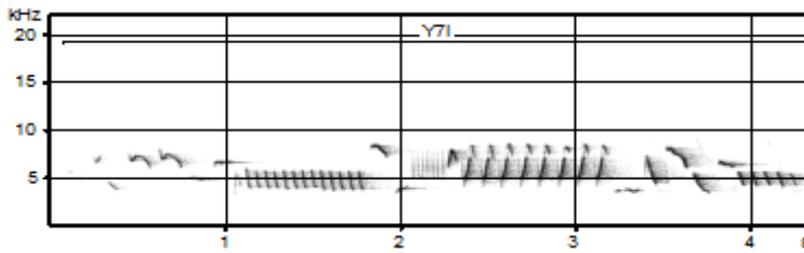
Type Yf :



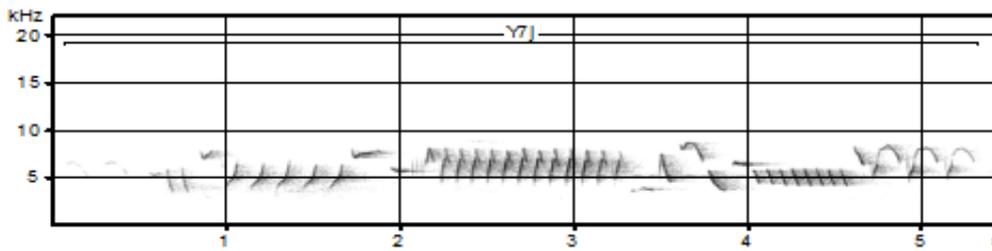
Type Yg :



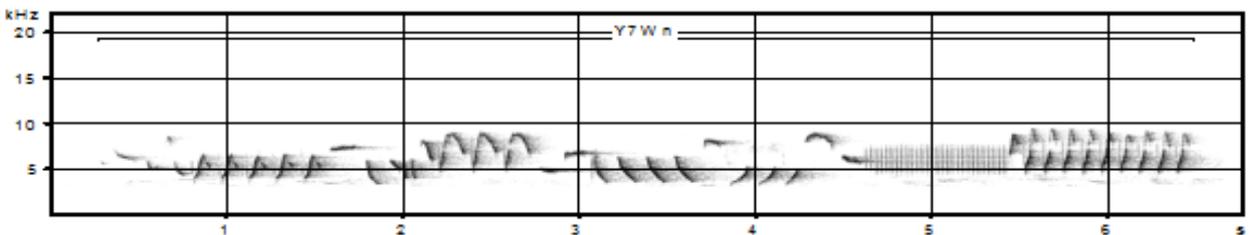
Type Yi :



Type Yj :

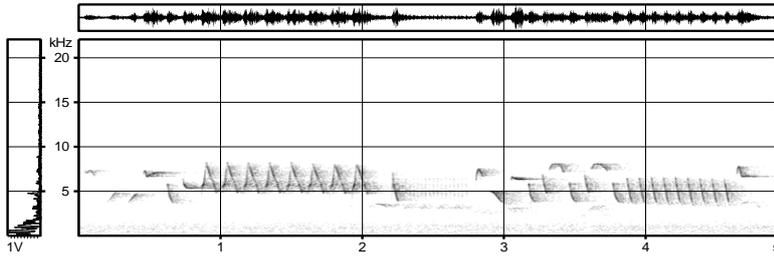


Type Yn :

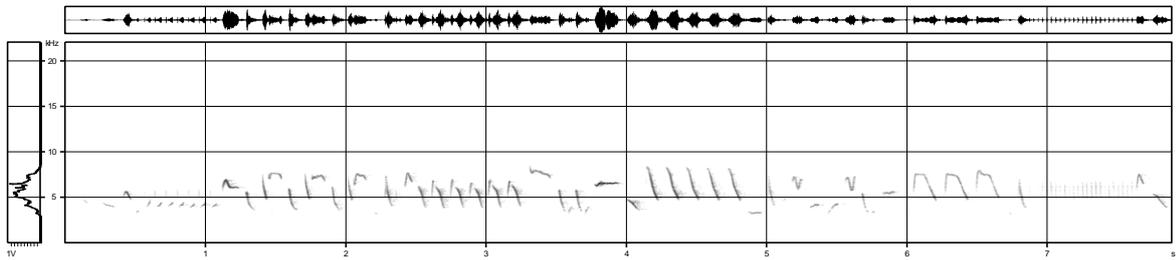


Groupe B 2010

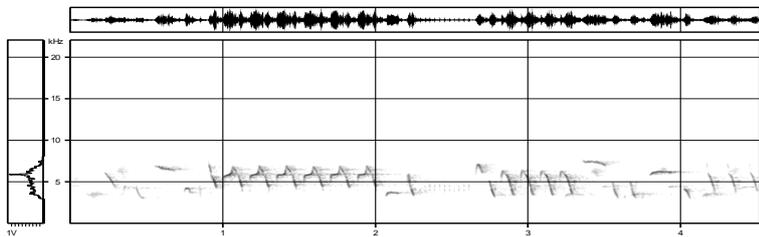
Type Ma :



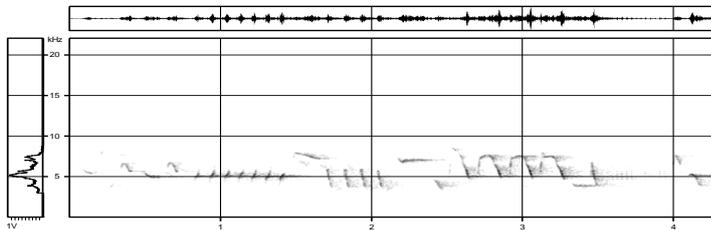
Type Mb :



Type Mc :

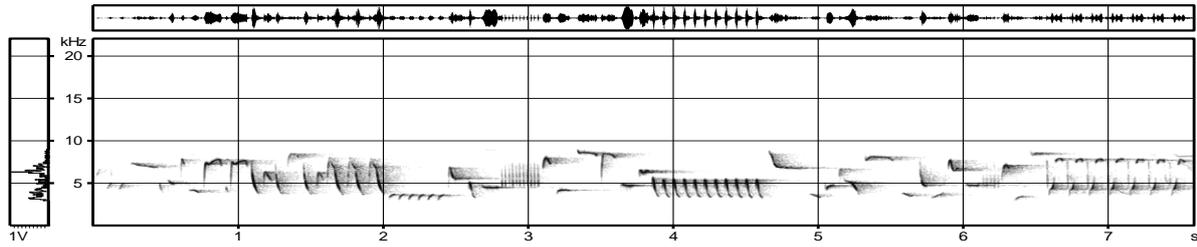


Type Md :

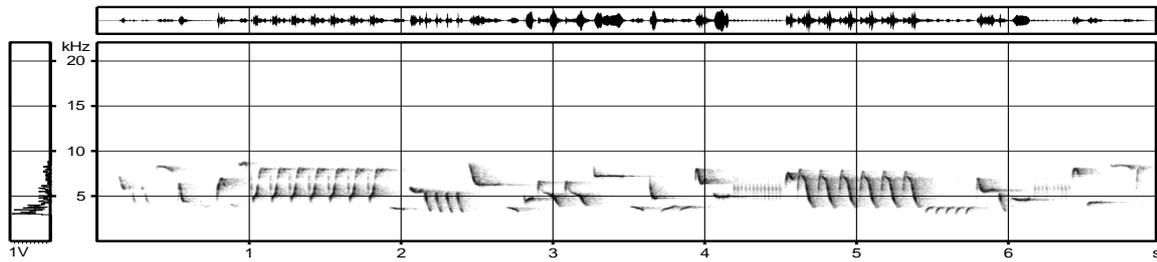


Groupe L 2010

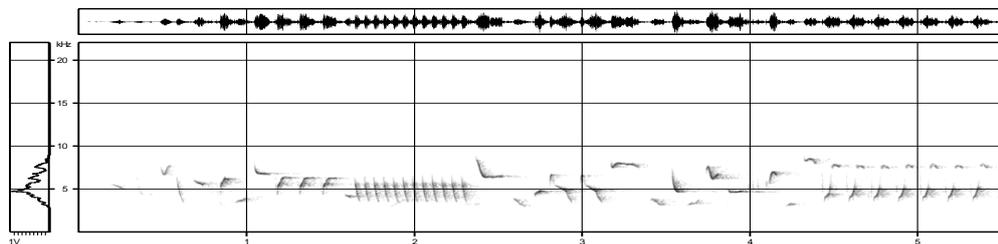
Type La :



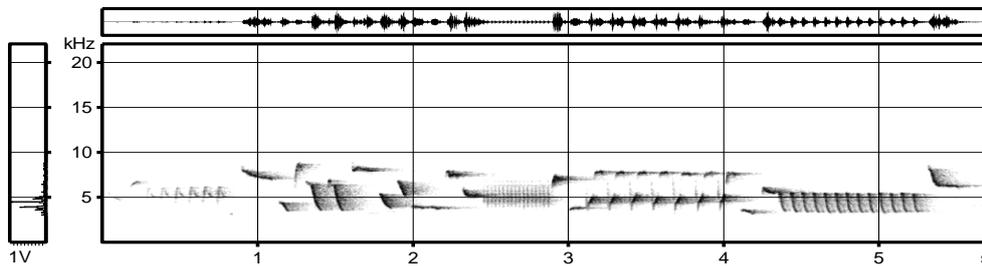
Type Lb :



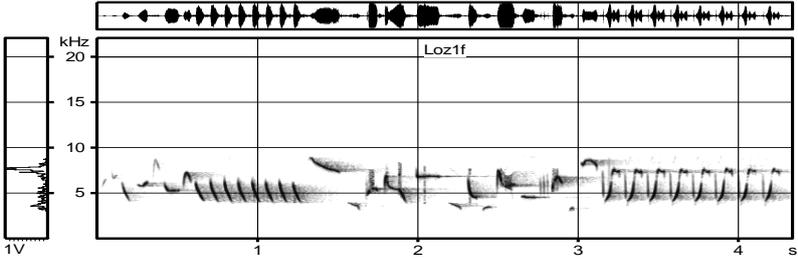
Type Lc :



Type Ld :



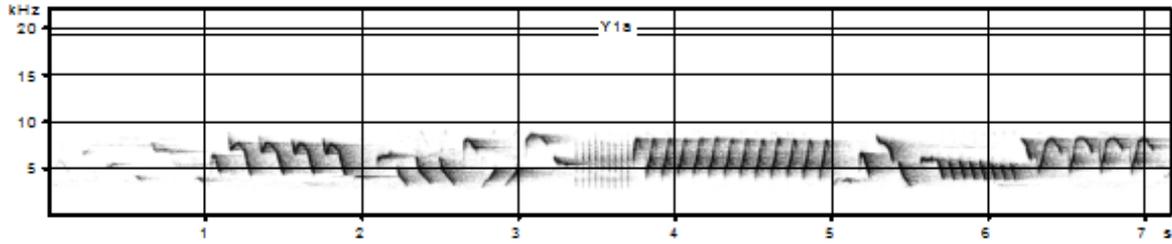
Type Lf :



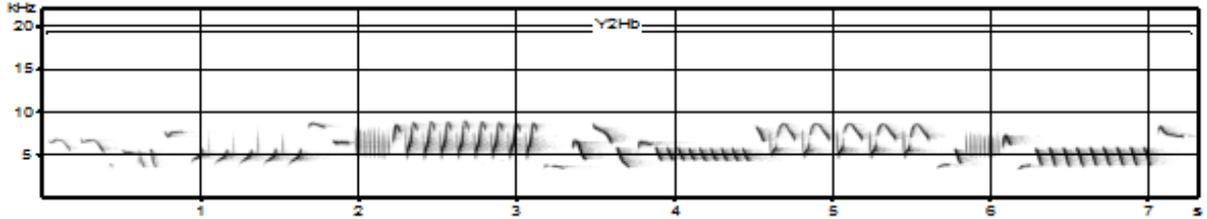
ANNEXE C6 : Répertoires YO1YO2 2011

Groupe YO1 2011

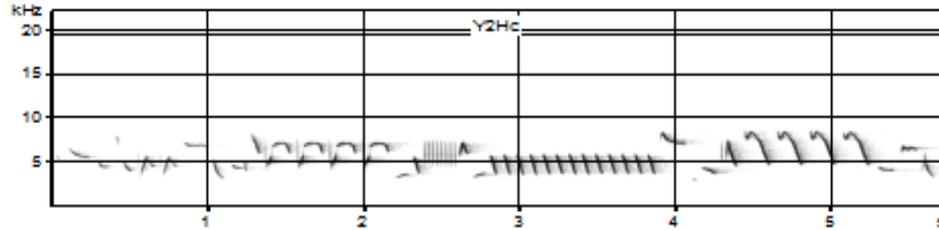
Type Ya :



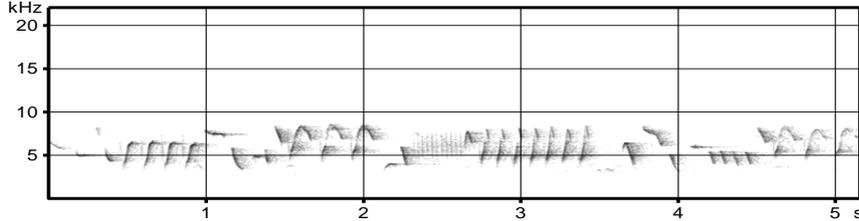
Type Yb :



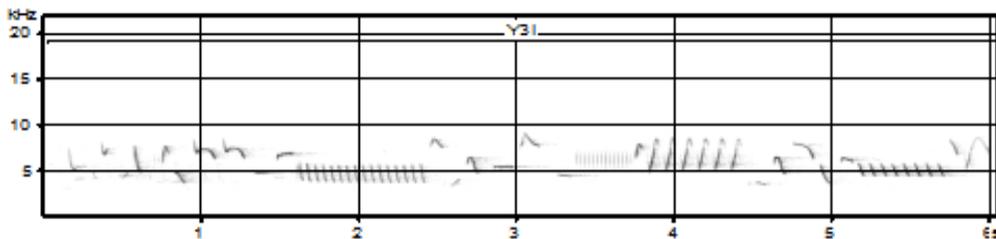
Type Yc :



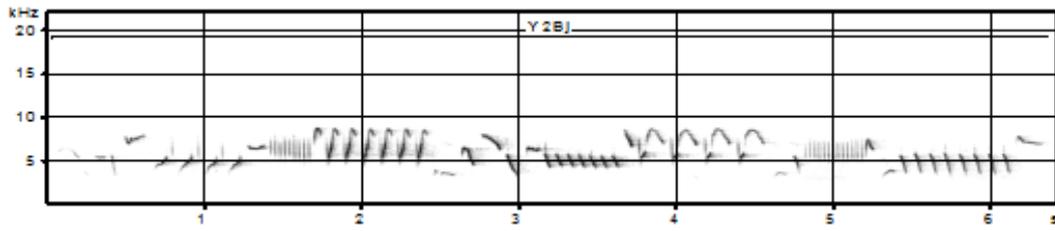
Type Yd :



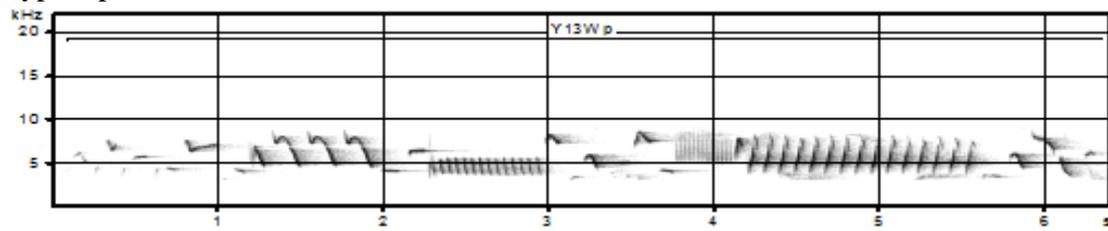
Type Yi :



Type Yj :

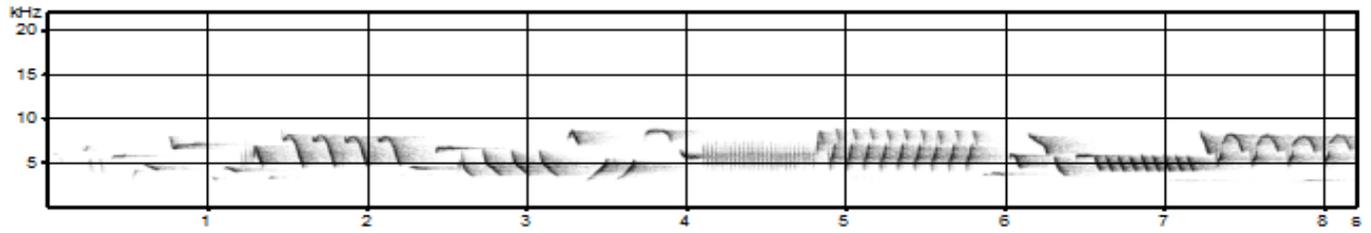


Type Yp :

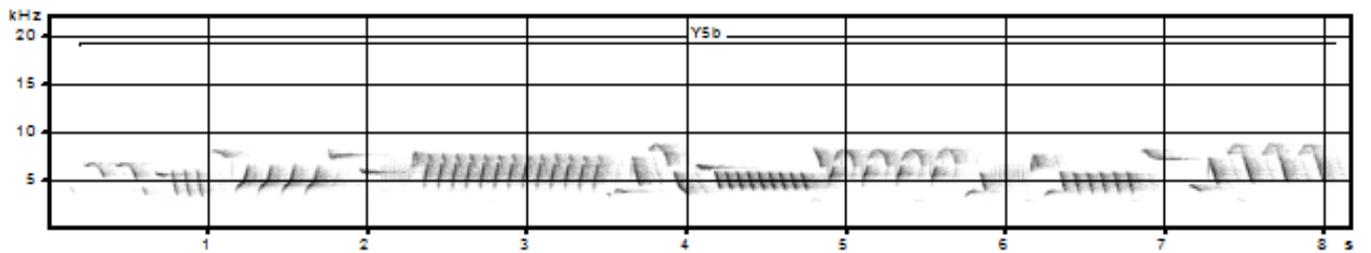


Groupe YO2 2011

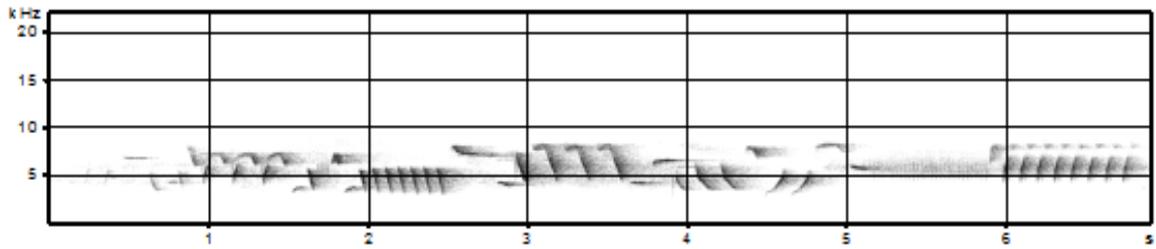
Type Ya :



Type Yb :



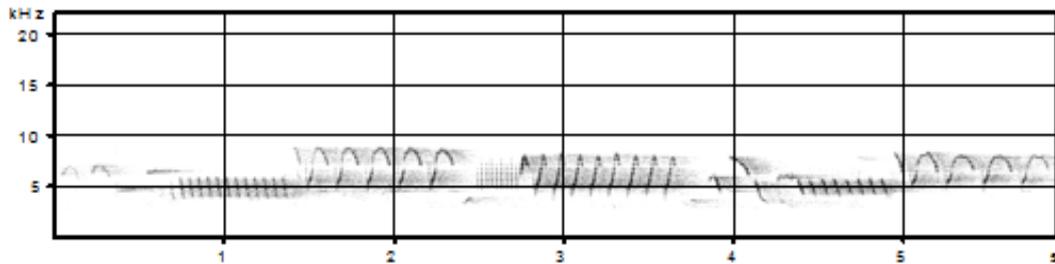
Type Yc :



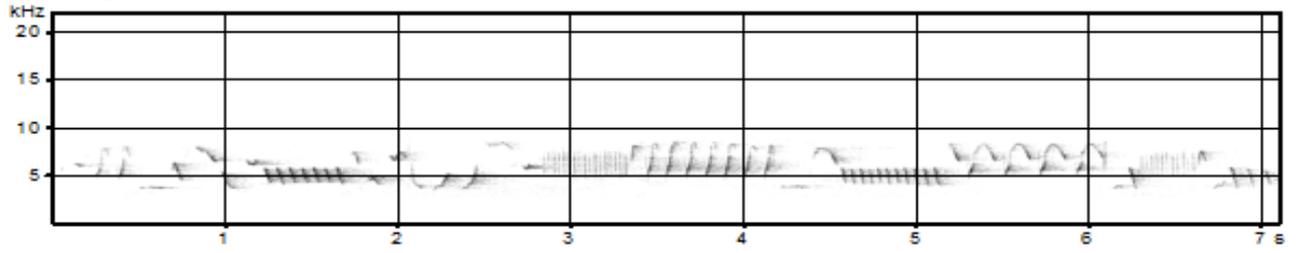
Type Ye :



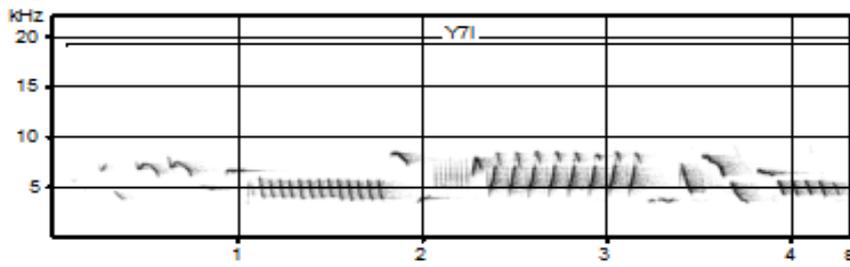
Type Yf :



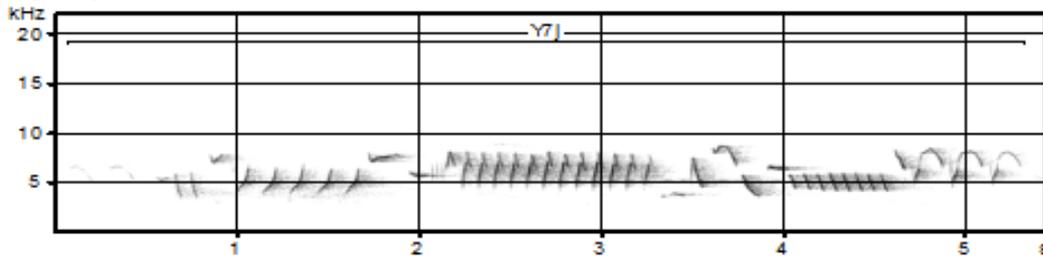
Type Yg :



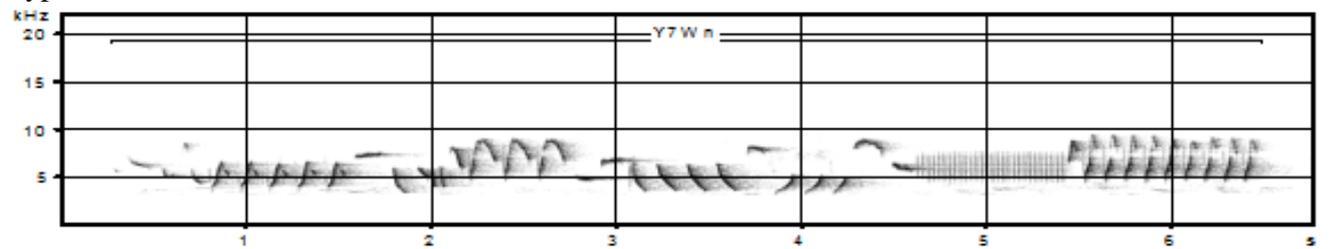
Type Yi :



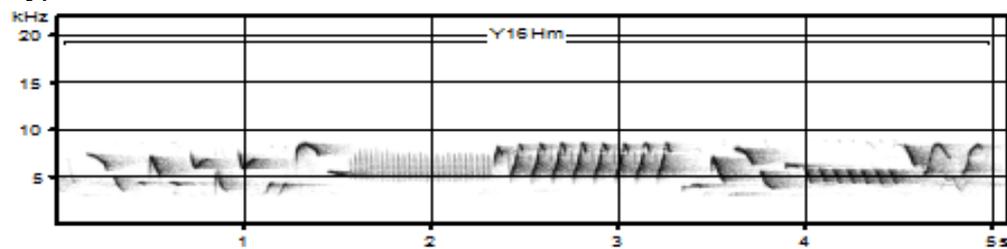
Type Yj :



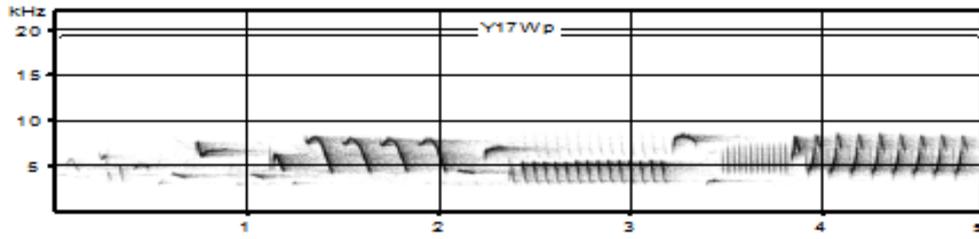
Type Yn :



Type Ym :



Type Yp :



Type Yq :

