



La plasticité et la structure du chant de la fauvette à tête noire étudiées chez des populations migratrices et sédentaires

Juliette Linossier

► To cite this version:

Juliette Linossier. La plasticité et la structure du chant de la fauvette à tête noire étudiées chez des populations migratrices et sédentaires. Biologie animale. Université Paris Saclay (COMUE), 2015. Français. NNT : 2015SACLS197 . tel-01654414

HAL Id: tel-01654414

<https://theses.hal.science/tel-01654414v1>

Submitted on 3 Dec 2017

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.

NNT : 2015SACLS197

THESE DE DOCTORAT
DE
L'UNIVERSITE PARIS-SACLAY
PREPAREE A
L'UNIVERSITE PARIS-SUD

ECOLE DOCTORALE N° 568 BIOSIGNE
Signalisations et réseaux intégratifs en biologie

Spécialité de doctorat : Sciences de la vie et de la santé

Par

Mme Juliette Linossier

La plasticité et la structure du chant de la fauvette à tête noire
étudiées chez des populations migratrices et sédentaires

Thèse présentée et soutenue à Orsay, le 18/12/15 :

Composition du Jury :

M. Pierre Le Maréchal	PR (UMR 9197, Univ. Paris-Sud)	Président
Mme Claire Doutrelant	CR (CNRS, UMR 5175, Univ. Montpellier)	Rapporteur
M. Diego Gil	Senior Researcher (MNCN, CSIC, Madrid, Espagne)	Rapporteur
M. Tudor Draganoiu	MC (EA 3456, Univ. Nanterre)	Examineur
M. Thierry Aubin	DR (CNRS, UMR 9197, Univ. Paris-Sud)	Directeur de thèse
Mme Hélène Courvoisier	MC (UMR 9197, Univ. Paris-Sud)	Co-directeur de thèse

Disponibles uniquement en version papier.

La Fauvette à tête noire

ELÉGANTE et svelte, la fauvette à tête noire est de celles à qui l'on pourrait reprocher d'avoir presque trop de finesse dans le profil de leur long corsage. La calotte noire ou brune, selon le sexe, qui lui couvre la tête, lui donne un faux air de mésange, ainsi que les teintes bleues ou vertes qui, sur la nuque et sur le dos, colorent sa robe grise. Mais si elle n'est pas vêtue avec la stricte simplicité de sa sœur des jardins, elle n'est guère moins modeste. Elle ne cherche pas les regards, et l'on peut l'entendre longtemps avant de réussir à la voir. Son séjour préféré est dans les bois clairs, dont le sol est couvert d'un fouillis d'aubépines, de ronces, de clématites et d'églantines. C'est dans ce fouillis qu'elle vit et se cache, passant avec une merveilleuse adresse, et sans y laisser de plumes, entre les tiges hérissées d'aiguillons.

Grâce à son corps mince et allongé, et à ses ailes bien dégagées, sinon très amples, la fauvette noire, comme toutes les autres fauvettes, glisse dans l'air avec une grande facilité. Au temps des migrations, elle se distingue parmi les fins voiliers de l'espace. Elle a le vol sinueux, mais rapide. En temps ordinaire, elle est toujours en mouvement. Chaque fauvette a son quartier, son coin de bois, qu'elle ne cesse de parcourir, ne faisant que de très courtes haltes, moins pour se reposer que pour picorer un fruit ou reconnaître un insecte. Sa manière de voltiger n'est pas de faire de la voltige, comme les mésanges; elle voltige au sens propre du mot, se jetant par bonds d'un buisson à l'autre, en battant l'air des coups saccadés de son aile. Qu'est-ce qui la tient ainsi en haleine? Est-ce la faim ou l'humeur folâtre? L'une et l'autre, sans doute. Elle n'a jamais plus de verve qu'après les courtes pluies qui tombent dans les jours chauds

de l'été; alors, dit Buffon, « on la voit courir sur les feuilles mouillées et se baigner dans les gouttes qu'elle secoue du feuillage ».

Il faut qu'il y ait une provision de vie peu commune dans ce petit corps élastique, car la fauvette — n'importe l'espèce — est un des oiseaux qui en font la plus grande dépense. Elle ne la dépense pas seulement par ce vol incessant, mais encore par un chant ou un gazouillement perpétuel. Aucun oiseau ne se fait plus entendre. Il est des fauvettes qui chantent toute l'année, sauf pendant la mue. Elles donnent en général deux grands concerts par jour : un dans la matinée, de huit à onze; l'autre après midi. Elles sont capables de soutenir leur chant pendant un quart d'heure plein, sans arrêt, sans respiration apparente. La fauvette a même ceci de particulier qu'elle chante en volant. La plupart des oiseaux artistes se posent pour chanter. Ainsi fait le rossignol, qui reste immobile. On peut le voir, dans les volières, se coucher parmi le sable, à plat ventre, avant de laisser couler une note de son bec grand ouvert. C'est un maître, tout à l'œuvre sacrée, qui ne veut pas en être distrait par le moindre mouvement, par le moindre effort d'autres muscles que ceux qui agissent sur la voix. La fauvette n'y regarde pas de si près; elle chante comme elle vole, de verve et pour le plaisir de chanter. Sa voix n'a pas la puissance de sonorité de celle du rossignol; mais elle est flexible, douce, limpide, et forte au besoin. Elle n'a pas non plus le riche vocabulaire du rossignol. Ce sont des *didildi*, *didilda*, des *daïdi*, *daïda* et autres refrains de joie; mais elle rachète cette moindre variété par les nuances infinies de la modulation. Parfois, la fauvette ne laisse échapper qu'un tout petit filet de voix, comme si elle avait un secret à murmurer à une oreille amie; il faut s'approcher pour l'entendre : les ruisselets de la prairie ont peine à gazouiller plus doucement sur leur lit de sable et de mousse; puis elle s'anime, la note vibre et s'égaye, avec des sons argentins et un timbre de flûte, pur et velouté. Pour les notes les plus hautes, elle a une sorte de voix de tête comme les bergers appenzellois et les chasseurs tyroliens, qu'elle rappelle aussi par la gaité de ses mélodies. La gaité est l'âme de son chant, consacré tout entier à la jeunesse, aux fleurs,

à l'innocence, à ce printemps éternel que le bon Dieu fait fleurir dans le cœur des enfants et dans celui des petits oiseaux. Cependant, au mois de mai, saison des nids, il s'y mêle un accent particulier, surtout chez celle à tête noire. Les *piano* sont encore plus doux, les *forte* ont plus d'éclat. Il n'est point rare alors que la fauvette se pose pour chanter; puis elle s'oublie dans un transport dont elle n'est plus la maîtresse; les plumes de sa tête se hérissent, sa queue se dilate et s'étale, et, comme enlevée par son chant, elle continue dans les airs la roulade commencée, pour retomber, ivre d'amour et de joie, auprès de sa timide compagne.

Grâce à la flexibilité de sa voix, la fauvette est très habile à imiter le chant des autres oiseaux, et c'est une disposition dont on peut tirer parti. Une fauvette élevée avec un rossignol finit par chanter à peu près comme lui. L'apprentissage se fait tout seul, sans querelle ni jalousie : elle écoute et s'instruit. Michelet parle d'un rouge-gorge qui voletait en liberté dans son appartement, et qui fut pris d'un terrible accès de fureur en apercevant un rossignol en cage, qu'on venait d'y installer. Il se ruait contre les barreaux, ne demandant qu'à dévorer le monstre. Nous savons une fauvette qui se prit d'une amitié passionnée pour un rossignol, son compagnon de captivité. Heureuse d'étudier à son école, elle témoignait sa tendresse et sa reconnaissance en se couchant auprès de lui, aile contre aile, et en caressant de son bec mignon le front chevelu du voluptueux maestro.



Table des matières

Introduction Générale	3
1 La communication.....	5
1.1 Généralités.....	5
1.2 Communication acoustique chez les oiseaux	8
1.3 Fonctions des chants.....	10
1.3.1 Contexte inter-sexuel.....	10
1.3.2 Contexte intra-sexuel.....	10
2 Codage des informations.....	11
2.1 Identité spécifique	12
2.2 Identité de groupes	12
2.3 Identité individuelle.....	14
2.4 Information sur la motivation et la condition physique.....	14
2.5 Conflits de codage.....	15
3 Apprentissage	15
3.1 Historique.....	15
3.2 Bases neuronales	18
3.3 Apprentissage ouvert et apprentissage fermé.....	20
3.4 Impact du comportement migratoire sur l'apprentissage	22
Objectifs de la thèse	25
Matériels et méthodes.....	29
1 Modèle d'étude : la fauvette à tête noire	31
1.1 Morphologie	31
1.2 Habitat	31
1.3 Migration.....	32
1.4 Reproduction	33
1.5 Chant	33
2 Site d'études	34
3 Captures, baguages et prélèvement d'échantillons sanguins.....	36
4 Analyse génétique	36
5 Enregistrements des chants	37



6	Analyse des chants	37
6.1	Analyse des paramètres acoustiques.....	37
6.2	Analyse du contenu syllabique	38
7	Généralités sur les expériences de diffusion de leurres acoustiques	40
	Résultats	43
	Chapitre1.....	45
	Chapitre 2.....	69
	Chapitre 3.....	101
	Chapitre 4.....	123
1	Introduction	127
2	Materiels et methodes.....	129
2.1	Localités et sujets d'études	129
2.2	Choix des syllabes et des syntaxes testées lors des expériences d'apprentissage.....	130
2.3	Pré-apprentissage.....	Erreur ! Signet non défini.
2.4	Calendrier de diffusions 2013 et 2014.....	132
2.5	Enregistrement et analyse	134
3	Résultats	134
3.1	Playback pré-apprentissage :	134
3.2	Apprentissage	134
4	Discussion.....	134
5	Materiels supplementaires	137
	Discussion générale	145
1	Pourquoi un chant complexe en deux parties ?	147
2	Un impact de la migration sur le partage ?	150
3	L'adulte est-il capable d'apprendre des éléments du chant en milieu naturel?	152
	Conclusion	155
	Perspectives	159
	Bibliographie	167
	Annexe	183

Liste des figures

Figure 1 Chaîne de transmission de l'information (Shannon & Weaver 1974).....	5
Figure 2 Les trois représentations du son.	7
Figure 3 Schéma de la syrinx, l'appareil vocal des oiseaux.	8
Figure 4 Sélection sexuelle et évolution de deux catégories principales de chant chez les passereaux	11
Figure 5 Sonagramme d'un pinson des arbres sauvage et d'un pinson élevé en isolement.....	16
Figure 6 Développement du chant chez le pinson des arbres	17
Figure 7 : Représentation des principaux noyaux du chant impliqués dans le contrôle du chant...	19
Figure 8 Phase sensorielle ("Song memorization") et phrase sensorimotrice chez 8 espèces d'oiseaux	20
Figure 9 : La diversité des modes d'apprentissage chez les oiseaux forme un continuum entre espèce à apprentissage fermé et espèce à apprentissage ouvert.	22
Figure 10 Dessin de la morphologie des fauvettes à tête noire.....	31
Figure 11 Les routes de migrations des fauvettes à tête noire.	32
Figure 12 Sonagramme d'un chant de fauvette (Taille de la FFT : 1024 ; fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz, fenêtre : Hamming).	34
Figure 13 Les deux sites d'étude, en région parisienne et en Corse.	35

Liste des tableaux

Tableau 1 Localisation des 31 paramètres acoustiques mesurés	39
Tableau 2 Réponses comportementales mesurées lors des expériences de diffusion.....	41

Introduction Générale



1 La communication

1.1 Généralités

Chez tous les animaux, les communications ont un rôle très important dans l'accomplissement de fonctions vitales. En effet, la recherche d'un partenaire sexuel, l'élevage des jeunes, la compétition pour les ressources et la vie en groupe exigent que les individus interagissent entre eux. Lors de ces interactions un émetteur produit un signal, support de l'information, qui sera transmis dans l'environnement jusqu'à l'animal récepteur (Green & Marler, 1979). Ce signal va influencer le récepteur ce qui provoquera une réponse comportementale de sa part. Ce système de communication est décrit par le schéma de la chaîne de transmission de l'information (Figure 1, Shannon and Weaver, 1949).

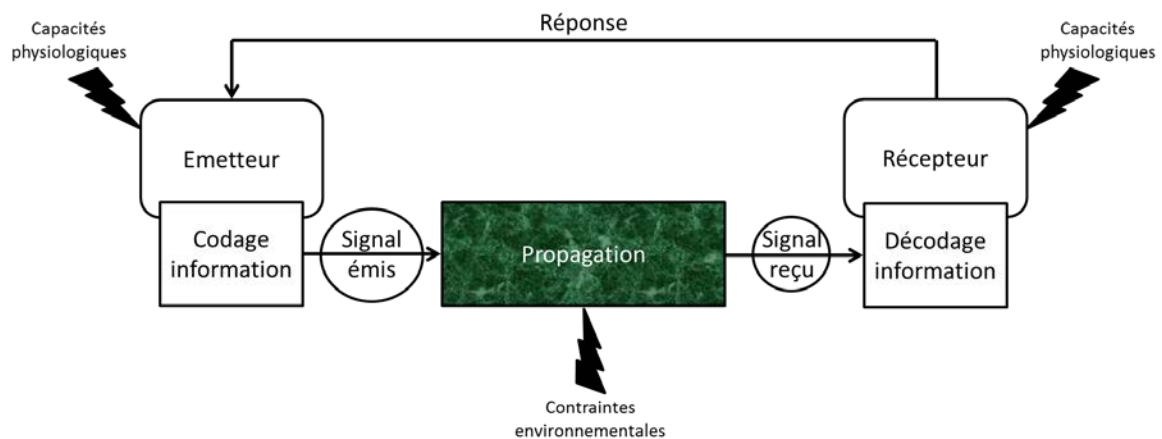


Figure 1 Chaîne de transmission de l'information (Shannon & Weaver 1974).

Un individu émetteur produit un signal où l'information est codée. Ce signal se propage dans l'environnement et les contraintes environnementales peuvent entraîner une perte d'information. Le récepteur décode ensuite les informations contenues dans le signal reçu et répond à l'émetteur. Les capacités physiologiques et cognitives de l'émetteur et du récepteur vont contraindre les actions de codage et de décodage de l'information.

Les signaux, qui peuvent être de nature chimique, visuelle, tactile, électrique ou acoustique/vibratoire, présentent des propriétés physiques différentes en termes de transmission dans l'environnement et de rémanence. Les signaux chimiques ne vont être utilisables qu'à courte et moyenne distances mais peuvent avoir une grande rémanence. Les signaux visuels vont être



sensibles à la quantité de lumière ambiante et à la présence d'obstacles mais sont facilement localisables. Les signaux tactiles nécessitent le contact entre deux individus. Les signaux électriques ont besoin d'un milieu aqueux mais peuvent être utilisés à grande distance. Enfin, quant aux signaux acoustiques/vibratoires, ils présentent l'avantage de pouvoir être utilisés dans des milieux encombrés et à plus ou moins grande distance mais ils ont une rémanence nulle. Ce mode de communication nécessite la production d'un signal sonore, qui est défini comme une variation de la pression du milieu de propagation au cours du temps. Les particules du milieu (qui peut être gazeux, liquide ou solide) oscillent autour de leur position d'équilibre. Un son est caractérisé par trois variables principales, l'amplitude (écart entre le maximum et le minimum de pression au cours d'une période), la fréquence (nombres d'oscillations par seconde) et la durée (temps d'émission). Trois représentations classiques sont utilisées afin de mesurer ces variables (

Figure 2).

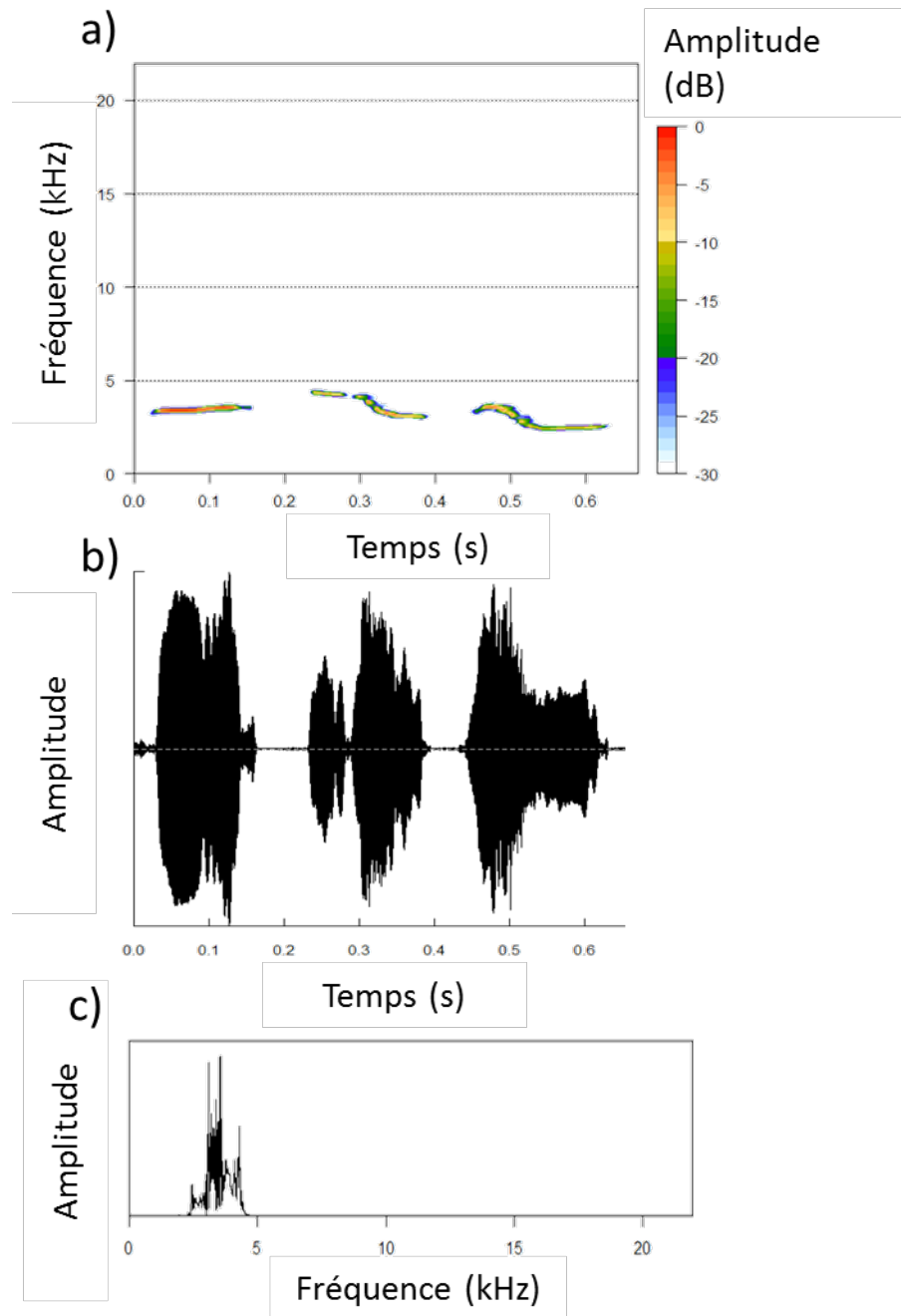


Figure 2 Les trois représentations du son.

- a) sonagramme, qui représente l'évolution de la fréquence en fonction du temps
- b) oscillogramme, qui représente l'évolution de l'amplitude en fonction du temps
- c) spectre, qui représente l'amplitude en fonction de la fréquence



1.2 Communication acoustique chez les oiseaux

Les oiseaux ont privilégié deux modes de communication : la communication visuelle et la communication acoustique. Pour communiquer acoustiquement, ils utilisent deux types de vocalisations : les cris et les chants. Les cris sont des signaux brefs, le plus souvent déterminés génétiquement et émis, quelle que soit la période de l'année, par les adultes mâles et femelles ainsi que par les jeunes de la plupart des espèces. Les chants sont émis généralement durant la période de reproduction et sont composés d'une succession de sons de structure acoustique simple, appelés syllabes, séparés par des intervalles de silence et organisés en séquences qui constituent la syntaxe du chant. Les chants, contrairement aux cris, nécessitent un processus d'apprentissage préalable. Ils sont caractéristiques de trois ordres : les oscines (passereaux appelés «oiseaux chanteurs»), les psittaciformes (conures, perroquets) et les trochiliformes (colibris) (Catchpole & Slater, 2008). Sous nos latitudes, les chants sont généralement l'apanage des mâles (exceptions faites de quelques espèces tels que le rouge-gorge, *Erithacus rubecula*, Hoelzel, 1986).

L'émission d'un chant nécessite la coordination complexe de muscles appartenant aux systèmes vocal, respiratoire et articulaire (Riede & Goller, 2010). L'organe responsable de la production vocale, le syrinx, est situé à la base de la trachée au niveau de la réunion des deux bronches primaires (fig 3).

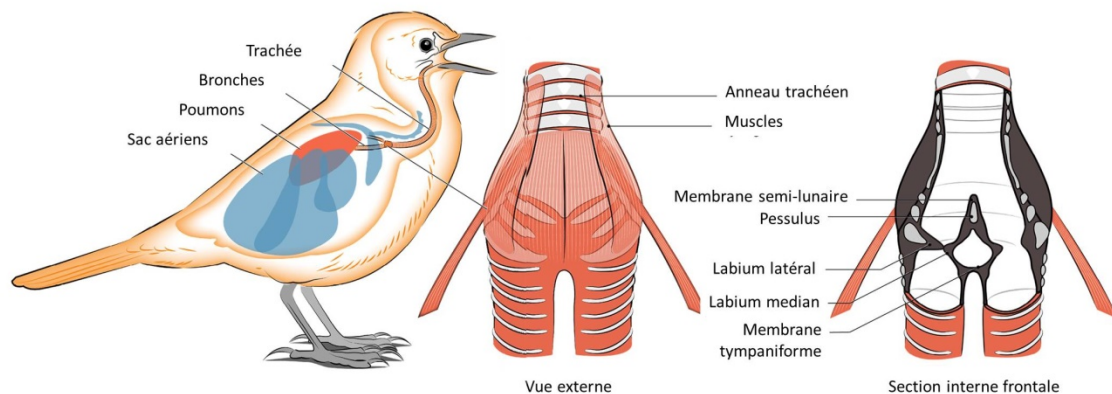


Figure 3 Schéma de la syrinx, l'appareil vocal des oiseaux.

Adapté du Dr. Rod Suthers, PhD, The Suthers Laboratory. The Cornell Lab of Ornithology (2013).

L'organisation temporelle du chant est souvent déterminée par le rythme respiratoire (Goller & Suthers, 1996). Ainsi les muscles vocaux et respiratoires fonctionnent en synergie pour



produire les différentes syllabes du répertoire de l'oiseau. Gaunt, Bucher, & Baptista, (1996) ont montré que l'émission d'un chant continu requiert des adaptations de la musculature ventilatoire pour permettre l'inversion rapide du flux d'air («minibreath»).

Concernant la structure des chants, les oscines sont généralement séparés en deux catégories : les chanteurs discontinus (tel que la mésange charbonnière, *Parus major*, Rivera-Gutierrez *et al.*, 2011 ou le troglodyte mignon, *Troglodytes troglodytes*, Camacho-Schenker *et al.* 2011) et les chanteurs continus (tel que la rousserolle effarvatte, *Acrocephalus scirpaceus*, Catchpole et Slater, 2008, ou l'alouette des champs, *Alauda arvensis*, Aubin & Bremond, 1983). Les premiers produisent différents chants courts appelés types de chants qui se caractérisent chacun par un agencement spécifique de syllabes et les seconds produisent un chant généralement plus long et constitué de séquences de syllabes variables d'un chant à l'autre.

La complexité des chants, définie comme le nombre de types de chants ou le nombre de syllabes, est très variable suivant les espèces. Par exemple, le nombre de types de chants peut être faible, comme chez le pinson des arbres *Fringilla coelebs* (1-6 types de chants) (Leitão, ten Cate, & Riebel, 2006), ou important comme chez le rossignol philomèle, *Luscinia megarhynchos* (160-231 types de chants, Kipper *et al.*, 2004). De même, le nombre de syllabes chez les chanteurs continus peut être faible comme chez le pipit farlouse, *Anthus pratensis* (>10 syllabes, Elfström, 1990) ou très important comme chez le moqueur polyglotte, *Mimus polyglottos* (<100 syllabes, Wildenthal, 1965).

La variété est un indice permettant d'apprécier la diversité des enchainements de syllabes ou des types de chants différents. Par exemple, le pinson des arbres chante avec une variété moyenne, répétant plusieurs fois le même type de chant avant de passer à un autre (Hinde, 1958), tandis que le rossignol philomèle, chante avec une variété immédiate, un même chant étant très rarement répété (Hultsch & Todt, 1989).

La classification des syllabes et des types de chants, processus indispensable pour étudier les chants, peut être un vrai défi lorsque les chants d'une espèce sont complexes. En effet, la méthode qui consiste à inspecter visuellement les spectrogrammes et à classer manuellement les syllabes dans différentes catégories est relativement efficace mais c'est un processus long, fastidieux et qui peut dépendre de la subjectivité de l'examineur. Les méthodes automatiques ou semi-automatiques présentent l'avantage de pouvoir analyser plus de chants, de façon plus indépendante de l'observateur, mais dépendent de la qualité des enregistrements. Elles peuvent engendrer des erreurs, ce qui nécessite la mise en place de processus de vérification (Ranjard & Ross, 2008; Stowell & Plumbley, 2010).

Les différences morphologiques, les pressions environnementales et la sélection sexuelle sont les trois facteurs principaux pour expliquer la diversité des chants produits par les oiseaux.



1.3 Fonctions des chants

Chez les oscines, les chants servent deux fonctions principales : attirer les femelles (Eriksson & Wallin, 1986; Gibson, 1989; Mountjoy & Lemon, 1991; Searcy, 1996) et repousser les mâles rivaux (Collins, 2004; Catchpole & Slater, 2008).

1.3.1 Contexte inter-sexuel

De nombreuses études ont démontré que le chant des mâles servait à attirer et/ou stimuler les femelles. Eriksson & Wallin, (1986) ont ainsi montré chez le Gobemouche à collier, *Ficedula albicollis*, que la simple diffusion par un haut-parleur d'un chant de mâle suffisait à attirer les femelles. Des expériences similaires avec les mêmes résultats ont été effectuées chez l'étourneau, *Sturnus vulgaris* (Mountjoy & Lemon, 1991) et chez le troglodyte familier, *Troglodytes aedon* (Johnson & Searcy, 1996). Chez le canari, *Serinus canaria*, La diffusion de chants entraîne des postures de copulation chez la femelle (« sexy song », Vallet, Beme, & Kreutzer, 1998), ce qui démontre que le chant peut aussi servir pour stimuler les femelles au moment de la reproduction. Les femelles peuvent utiliser certaines caractéristiques du chant (fréquence, taille du répertoire, dialecte, taux de chant, voir table 2.2 Collins 2004) afin de choisir leur partenaire dans le cadre de la sélection sexuelle.

1.3.2 Contexte intra-sexuel

Lors des premières études démontrant l'importance du chant dans la compétition intra-sexuelle chez les oscines (bruant à gorge blanche *Zonotrichia albicollis* (Falls, 1988); rossignol progne *Luscinia luscinia*, (Göransson *et al.*, 1974); mésange charbonnière (Krebs, Ashcroft, & Webber, 1978)), des mâles ont été retirés de leurs territoires respectifs et remplacés, ou non, par des haut-parleurs diffusant leurs chants. Les territoires sans haut-parleur ont été visités plus souvent par d'autres mâles que les territoires avec haut-parleur. Par ailleurs, des mâles rendus muets par incision des sacs aériens ont subi beaucoup plus d'intrusions dans leur territoire (carouge à épaulette, *Agelaius phoeniceus*, (Peek, 1972); bruant maritime, *Ammodramus maritimus*, (McDonald, 1989)). D'autres études ont ensuite démontré que la diffusion de chants à elle seule pouvait entraîner des réponses territoriales très fortes de la part des mâles (Brooks & Falls, 1975). Les mâles peuvent utiliser certaines caractéristiques du chant (fréquence, taille du répertoire, dialecte, taux de chant, voir table 2.1 Collins 2004) afin d'estimer l'aptitude au combat de leurs rivaux.

Chez certaines espèces, les oiseaux ne chantent qu'un seul type de chant remplissant les deux fonctions. Chez d'autres, il existe deux types de vocalisation utilisés en fonction du contexte



de compétition intra ou intersexuelle (voir Figure 4, d'après Catchpole 1982). Ceci a été décrit notamment chez le mainate religieux (*Gracula religiosa*, Bertram, 1970), le rufipenne morio (*Onychognathus morio*, Houdelier, Hausberger, & Craig, 2012), la paruline à flancs marron (*Dendroica pensylvanica*, Kroodsma *et al.*, 1989), l'attila à croupion jaune (*Attila spadiceus*, Leger *et al.*, 2003) et le bruant pentaligne (*Amphispiza quinquestriata*, Groschupf, 1985).

A Tentative Diagnostic Checklist for the Probable Evolution of Two Main Types of Song in Male Passerine Birds

Main proximate function	Female attraction (e.g., Sedge Warbler)	Male repulsion (e.g., Great Tit)
Song structure	Large syllable repertoire Variable sequencing Songs not repeated Continuous singers	Small syllable repertoire Stereotyped sequencing Song types repeated Discontinuous singers
Contextual correlations	Sings in territory before pairing and stops after Does not sing in response to playback after pairing More likely to be migratory	Sings in territory after pairing Sings in response to playback after pairing More likely to be resident
Direct effects on males	No matched countersinging occurs Speaker replacement experiments have no significant effect	Matched countersinging occurs Speaker replacement experiments repel rival males and are more effective with larger repertoires
Direct effects on females	Males with larger syllable repertoires do not obtain better territories Males with larger syllable repertoires attract females first	Males with larger song type repertoires obtain better territories Males with larger song type repertoires do not attract females first
Main selection pressure involved	Intersexual selection	Intrasexual selection

Figure 4 Sélection sexuelle et évolution de deux catégories principales de chant chez les passereaux

Les chants longs, complexes et variables à gauche et les chants courts simples et stéréotypés à droite. La table dresse une liste de diagnostics probables concernant l'évolution de ces deux catégories de chants. D'après Catchpole, C. K. 1982.



2 Codage des informations

Les chants permettent de transmettre de nombreuses informations telles que l'identité de l'espèce, l'identité de groupe, l'identité de l'individu, sa motivation et sa condition physique (Catchpole & Slater 2008).

2.1 Identité spécifique

Bien qu'il existe des exceptions, la majorité des communications s'établit entre individus de la même espèce. L'absence de réponse envers les vocalisations d'une autre espèce permet de minimiser des interactions inutiles potentiellement coûteuses en énergie, et de maintenir une barrière reproductive entre espèces phylogénétiquement proches et sympatriques, mais dont les hybrides seraient non viables. Brémond a été l'un des premiers à étudier en détail cette reconnaissance chez le rouge-gorge (Brémond, 1968). Il a artificiellement modifié certains paramètres du chant et a testé ensuite la réponse des individus à la diffusion des chants modifiés. Il a découvert que c'était l'alternance de phrases de hautes et basses fréquences qui codait pour l'identité de l'espèce. Les paramètres codant l'identité de l'espèce sont très variables d'une espèce à l'autre (Becker, 1982): forme des syllabes, longueur des notes, gamme fréquentielle, modulation de fréquence, etc... (Becker, 1982; Holland, Dabelsteen, & Paris, 2000; Mathevon & Aubin, 2001). L'identité spécifique est souvent codée dans des paramètres résistants à la propagation à longue distance et on parle donc d'information publique, destinée à un large auditoire. Par exemple, chez la paruline à paupières blanches, *Basileuterus leucoblepharus*, oiseau de la forêt amazonienne, l'information spécifique est codée par la pente de la modulation de fréquence lente et continue de l'ensemble du chant (Mathevon *et al.*, 2008) et ce type de codage résiste très bien à une propagation à longue distance en milieu forestier dense.

2.2 Identité de groupes

En plus des variations interspécifiques des vocalisations, il existe des variations intraspécifiques. Les variations géographiques des paramètres acoustiques au sein d'une espèce sont appelées dialectes (Marler et Tamura 1962). On distingue généralement les macro-dialectes, lorsque les distances ou les barrières géographiques entre groupes d'individus sont assez importantes, des micro-dialectes, lorsque les populations voisines peuvent être en contact direct en particulier durant la saison de reproduction. Les individus d'une même aire dialectale peuvent partager la totalité de leur répertoire (grive mauvis, *Turdus iliacus*, Bjerke & Bjerke, 1981) ou quelques chants (troglodyte mignon, Camacho-Schlenker, Courvoisier, & Aubin, 2011), des syllabes (rousserolle turdoïde, *Acrocephalus arundinaceus*, Węgrzyn & Leniowski, 2009) ou des



séquences de syllabes (alouette des champs, Briefer *et al.*, 2008)). Les changements d'aires dialectales peuvent être abrupts, avec existence d'une « frontière », comme chez la grive mauvis ou les changements peuvent être graduels, comme chez le bruant à couronne blanche avec des mâles bilingues dans les zones de contact (Baptista, 1977).

De nos jours, il existe quatre hypothèses principales pour expliquer l'origine et la fonction des dialectes : L'hypothèse de l'adaptation sociale (Payne, 1981a), l'hypothèse de l'adaptation génétique (Marler & Tamura, 1962, 1964; Nottebohm, 1972), l'hypothèse d'adaptation à l'habitat (Hansen, 1979) et l'hypothèse d'épiphénomène (Andrew, 1962; Podos & Warren, 2007).

La première postule que partager des chants avec les oiseaux de son groupe social est un avantage permettant de faciliter l'installation et la conservation du territoire. Payne (1981) prédit que les aires dialectales doivent être petites et correspondre à des unités socialement cohésives. Dans ce cas, le partage est corrélé à la conservation des territoires (Beecher, Campbell, & Nordby, 2000; Wilson, Towner, & Vehrencamp, 2000).

La seconde postule que les femelles augmentent leur fitness en s'accouplant avec des mâles de leur région natale, ce qui pourrait aider à maintenir des adaptations à des conditions écologiques locales. Trois prédictions plus ou moins alternatives sont associées à cette hypothèse: 1) les individus doivent apprendre leur dialecte avant la dispersion hivernale, 2) les individus doivent s'installer là où les mâles chantent leur dialecte et 3) les femelles doivent montrer des préférences pour s'accoupler avec les mâles qui chantent leur dialecte natal (Baker & Cunningham, 1985). En conséquence, les oiseaux proches géographiquement devraient être également proches génétiquement. Cependant, jusqu'à présent, il y a peu d'études qui ont démontré une structuration génétique corrélée à la structure acoustique (dialecte) (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton, 2001; Ellers & Slabbekoorn, 2003).

La troisième postule que la structure du chant d'une population peut être adaptée aux caractéristiques de transmission de l'habitat (Hansen, 1979; Nicholls & Goldizen, 2006). Cette hypothèse est principalement soutenue par des études sur le bruant chingolo, *Zonotrichia capensis* (Handford & Loughheed, 1991) chez lequel la trille finale du chant varie avec l'habitat. Les bruants produisent une trille avec une fréquence plus élevée dans les habitats ouverts que dans les habitats fermés, en accord avec l'hypothèse de l'adaptation acoustique (Morton, 1975).

La dernière postule que les dialectes peuvent être considérés comme un sous-produit de l'apprentissage (Podos & Warren, 2007). Les dialectes pourraient apparaître seulement du fait d'un apprentissage imparfait du chant. Si la dispersion des individus est faible, les modifications du chant suite aux copies imparfaites se multiplient à l'intérieur de chaque groupe d'oiseaux proches géographiquement, et leurs chants se différencient de plus en plus des chants de mâles



plus éloignés. Les frontières nettes entre dialectes pourraient alors survenir avec des extinctions locales et des effets fondateurs (Jenkins, 1978).

La stabilité des dialectes va dépendre des espèces étudiées. Chez certaines espèces, le dialecte reste stable sur de très longues périodes : 18 ans chez le pinson des arbres (Ince, Slater, & Weismann, 1980), 30 ans chez le bruant à couronne blanche, *pugetensis* (Baptista, 1977; Nelson, Hallberg, & Soha, 2004). Chez d'autres espèces, il peut changer d'une année sur l'autre (combassou du Sénégal, *Vidua chalybeata* (Payne, 1985).

2.3 Identité individuelle

L'origine des différences vocales entre les individus d'une même espèce et d'un même groupe peut être due à des différences morphologiques, un apprentissage imparfait, ou liée au fait qu'être différent peut présenter des avantages. Ces différences vocales interindividuelles peuvent servir à identifier son partenaire sexuel, ses oisillons, ses affiliés, ses rivaux ou ses voisins. Ainsi, par exemple, la paruline à capuchon, *Setophaga citrina*, une espèce très territoriale, est capable de reconnaître individuellement ses voisins et de se rappeler leurs caractéristiques individuelles au moins 8 mois après le retour de migration (Godard, 1991). La reconnaissance individuelle permettrait de limiter la reproduction avec des apparentés, de retrouver ses partenaires sexuels, ses poussins, mais aussi de stabiliser les territoires entre individus d'un même groupe. Le codage de l'identité individuelle repose sur la variation entre individus de certains paramètres acoustiques. De plus, ces caractéristiques individuelles doivent rester suffisamment stables dans le temps.

Cette information est parfois codée dans des paramètres peu résistants à la propagation et on parle donc d'information privée. Chez la paruline à paupières blanches, l'information individuelle est codée par la valeur et la position temporelle des intervalles de fréquence de la première partie du chant, paramètres qui se dégradent rapidement lors de la propagation (Mathevon *et al.*, 2008).

2.4 Information sur la motivation et la condition physique

Le chant des oiseaux peut aussi varier en fonction de la motivation ou de la condition physique de l'émetteur. Le chant d'un mâle lors d'une interaction agonistique avec un autre individu peut être différent d'un chant spontané (Vehrencamp, 2000; Brumm, 2004; Searcy & Beecher, 2009; Geberzahn & Aubin, 2013). Ceci permet aux individus de s'évaluer et de résoudre des conflits sans s'engager dans un combats coûteux, voir mortel (Todt & Naguib, 2000; Cate, Slabbekoorn, & Ballintijn, 2002). Les informations sur la motivation et la condition physique sont aussi utilisées par les femelles. La femelle mésange à tête noire, *Poecile*



atricapilla, choisit le mâle avec lequel se reproduire en se basant sur l'écoute des interactions vocales entre mâles (Mennill, Ratcliffe, & Boag, 2002), leurs vocalisations reflétant leur statut hiérarchique. L'expression de certains paramètres acoustiques va traduire la condition physique de l'émetteur. Chez plusieurs espèces, il a par exemple été montré que la taille du répertoire était corrélée à la condition physique, la taille, l'âge ou le statut social (Balsby, 2000; Spencer *et al.*, 2004; Pfaff *et al.*, 2007; Balsby & Hansen, 2010; Kipper & Kiefer, 2010). De même la taille du répertoire peut être un indicateur du stress nutritionnel auquel le jeune a été confronté lors du développement (« nutritional-stress hypothesis », Nowicki, Peters, & Podos, 1998; Nowicki *et al.*, 2000).

Les paramètres codant ces informations peuvent donc varier fortement chez un même individu au cours du temps.

2.5 Conflits de codage

Le codage de ces différentes informations (spécifique, groupe, individuelle, motivation) peut s'avérer conflictuel. En effet, le codage de l'information spécifique ou de groupe requiert l'utilisation de paramètres communs tandis que le codage de l'information individuelle va varier entre individus et pour la motivation au sein même d'un individu. Une solution pour résoudre ce conflit est de coder ces informations dans différentes parties des chants. Cette ségrégation de l'information a été étudiée chez le bruant à couronne blanche. L'identité individuelle est codée dans une note particulière (« the complex note »), alors que l'information de groupe est codée dans les trilles (Nelson & Poesel, 2007). Ces informations peuvent aussi être codées dans un même chant par différentes paramètres acoustiques. L'alouette des champs, signale son appartenance à un groupe en utilisant des séquences de syllabes particulières (Briefer *et al.*, 2008) alors qu'elle signale probablement ses capacités physiques ou sa motivation en augmentant la densité sonore de son chant et la consistance des caractéristiques acoustiques des syllabes (Geberzahn & Aubin, 2013).

3 Apprentissage

3.1 Historique

L'apprentissage du chant est la caractéristique principale des oscines. L'apprentissage se définit comme une modification des vocalisations d'un individu par imitation des vocalisations d'autres individus (Janik & Slater, 2000). Les oiseaux apprennent aussi dans quel contexte utiliser tel ou tel type de vocalisations.



Le fait que les oiseaux puissent apprendre leurs vocalisations a été évoqué depuis longtemps (Barrington, 1773), mais les premières études le démontrant ont été réalisées par Thorpe dans les années 1950 (Thorpe, 1958). Il a démontré que des pinsons des arbres élevés en captivité sans être exposés aux chants d'adultes développaient un chant anormal (voir Figure 5).

Konishi, (1965) a ensuite posé les bases de la théorie du « modèle auditif du développement du chant ». Il a démontré que les oiseaux avaient une prédisposition pour apprendre le chant de leur espèce. Ainsi, bien que l'apprentissage vocal soit un processus culturel, il existe aussi une base de prédisposition génétique facilitant l'apprentissage du chant de l'espèce par les jeunes oiseaux. D'autre part une étude de Dooling & Searcy, (1980) faite chez des jeunes bruants des marais, *Melospiza georgiana*, élevés en entendant le chant de leur propre espèce, le chant d'une espèce proche, le bruant chanteur, *Melospiza melodia*, et le chant du canari, a montré que seul le chant de leur propre espèce entraînait une réponse physiologique (augmentation du rythme cardiaque) chez ces jeunes oiseaux. Cependant, certains oiseaux peuvent aussi apprendre des parties de chants d'autres espèces, voir des chants entiers. Ce sont les oiseaux imitateurs tel que l'étourneau sansonnet, (Hindmarsh, 1984); le moqueur polyglotte, (Howard, 1974) et la rousserolle verderolle, *Acrocephalus palustris* (Dowsett-Lemaire, 1979).

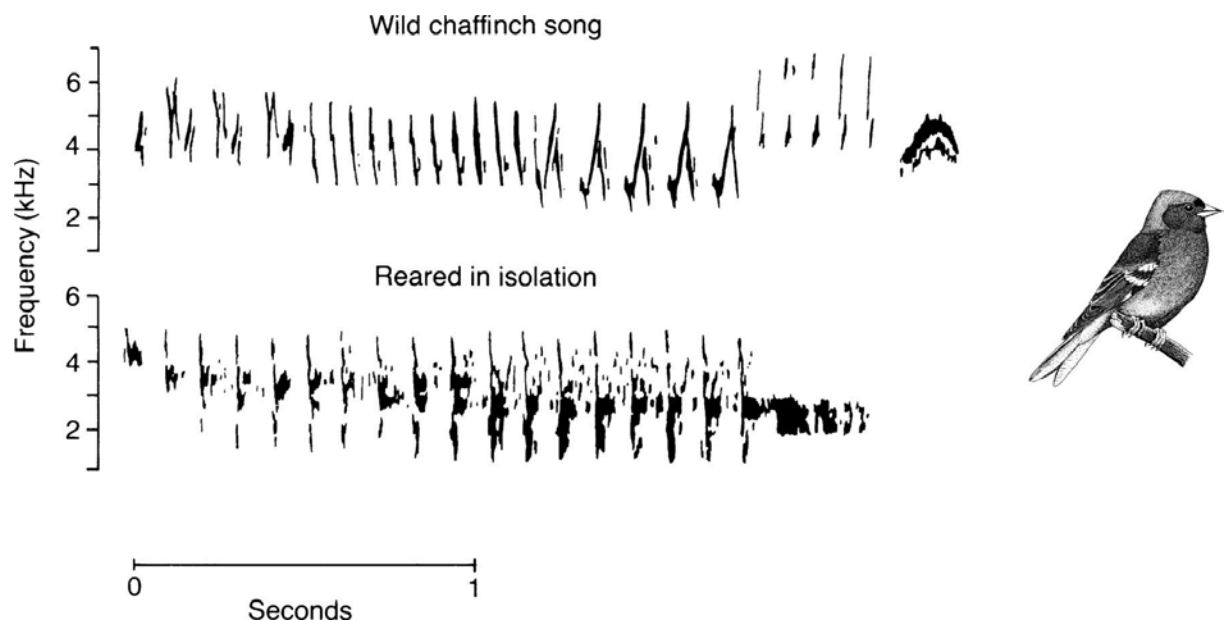


Figure 5 Sonagramme d'un pinson des arbres sauvage et d'un pinson élevé en isolement

Tirée de Slater 1989.



Il a ensuite été montré qu'il existait deux phases lors de l'apprentissage. Une première phase, dite, sensorielle, correspondant à la phase de mémorisation sans émission de chants et une deuxième, dite sensorimotrice, pendant laquelle l'oiseau s'exerce au chant. Cette deuxième phase se divise en trois stades (voir Figure 6) : au début les oiseaux produisent ce qui pourrait s'apparenter aux babilllements chez l'humain (« subsong »), puis ils produisent un chant ressemblant plus à celui de leur espèce mais très variable (« chant plastique ») puis leur chant s'améliore graduellement et finalement se cristallise dans la forme stéréotypée du chant de l'adulte (« chant cristallisé ») (Brainard & Doupe, 2002). Si l'oiseau perd l'ouïe durant cette phase sensorimotrice, il sera incapable de produire un chant de son espèce (Konishi, 2004).

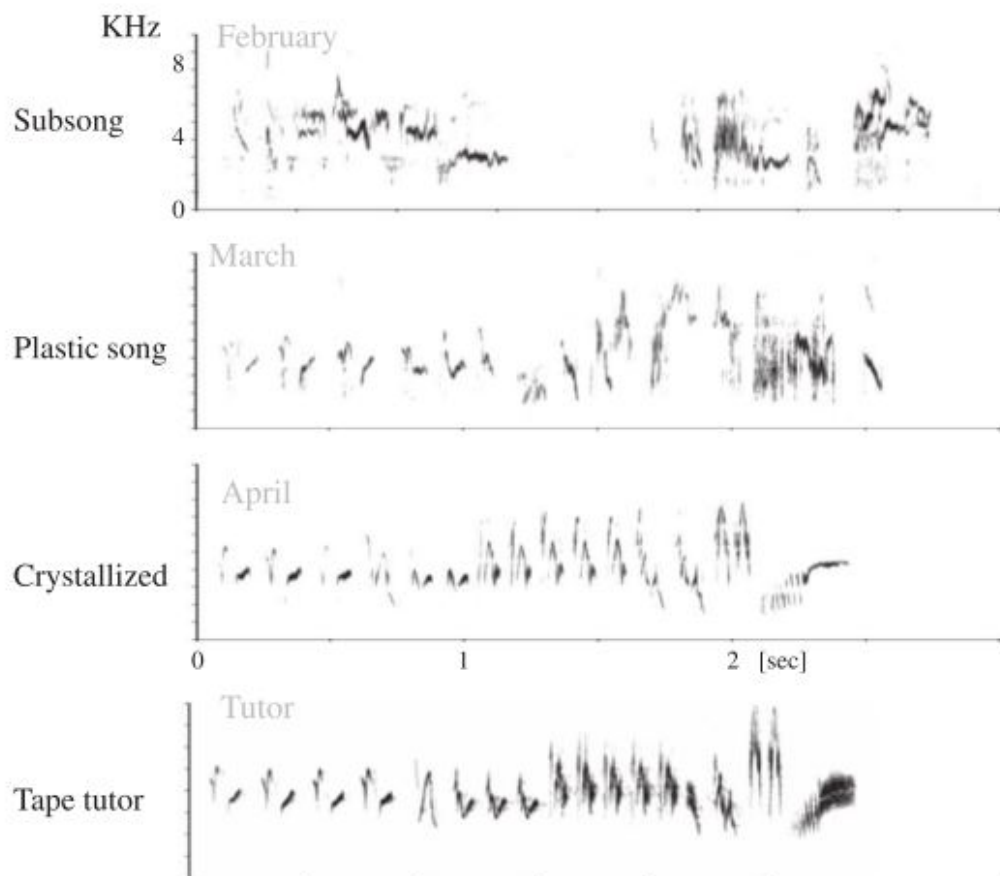


Figure 6 Développement du chant chez le pinson des arbres

Le jeune mâle a été exposé au chant d'un tuteur (Tape tutor, 4^{ème} sonagramme) juste après l'envol. Le printemps suivant, il commence par produire un chant atténué, peu structuré le « subsong » (1^{er} sonagramme). Après une période de quelques semaines, ce chant devient plus structuré, phonologiquement et temporellement, mais présente encore des variations d'une répétition à une autre, c'est le « chant plastique ». C'est phase dure jusqu'à la



production d'un chant « cristallisé » (3^{ème} sonagramme), une copie presque identique du chant du tuteur. Tirée de (Riebel, Lachlan, & Slater, 2015).

Les interactions sociales sont importantes lors de l'apprentissage (Baptista & Petrinovich, 1984; Kroodsma & Pickert, 1984; Snowdon & Hausberger, 1997; Nordby *et al.*, 2000; Beecher & Burt, 2004; Poirier *et al.*, 2004). Les expériences en laboratoire sur l'apprentissage chez le bruant à couronne blanche ont montré que la période sensible pour l'apprentissage était limitée à 50 jours. Cependant, si au-delà de ces 50 jours le jeune oiseau était exposé à un tuteur vivant (spécifique ou hétérospécifique), le jeune chantait le chant de ce tuteur vivant plutôt que les chants de l'enregistrement (Baptista & Petrinovich, 1986). Une autre étude a montré que le jeune passerin indigo, *Passerina cyanea*, à qui on a proposé deux tuteurs, l'un avec qui il pouvait interagir et un autre isolé visuellement, apprenait majoritairement à partir du premier tuteur (Payne, 1981b).

3.2 Bases neuronales

Les structures cérébrales impliquées dans la communication acoustique chez les oiseaux chanteurs sont les noyaux du chant, des amas de corps cellulaires neuronaux. Ceux-ci, situés dans le télencéphale, sont interconnectés. Le circuit neuronal, constitué du HVC, du noyau robustus de l'arcopallium (RA) et des noyaux moteurs et prémoteurs, est plus particulièrement impliqué dans la production du chant, le contrôle du syrinx ainsi que le contrôle des muscles impliqués dans la respiration (Figure 7). En cas de détérioration de l'un de ces noyaux, l'oiseau présentera une dégradation définitive de son chant (Nottebohm, Stokes, & Leonard, 1976). L'HVC envoie aussi des projections à l'Area X, qui à son tour projette vers le noyau dorsolateral, pars medialis du thalamus (DLM). Ce dernier envoie des projections vers le noyau magnocellularis latéral du néostriatum latéral (LMAN), qui projette vers le RA. L'HVC et le RA sont donc connectés directement et indirectement à travers cette boucle. Ce second circuit (Area X- DLM-LMAN) joue un rôle dans l'apprentissage du chant et le maintien d'un chant stable chez l'adulte.

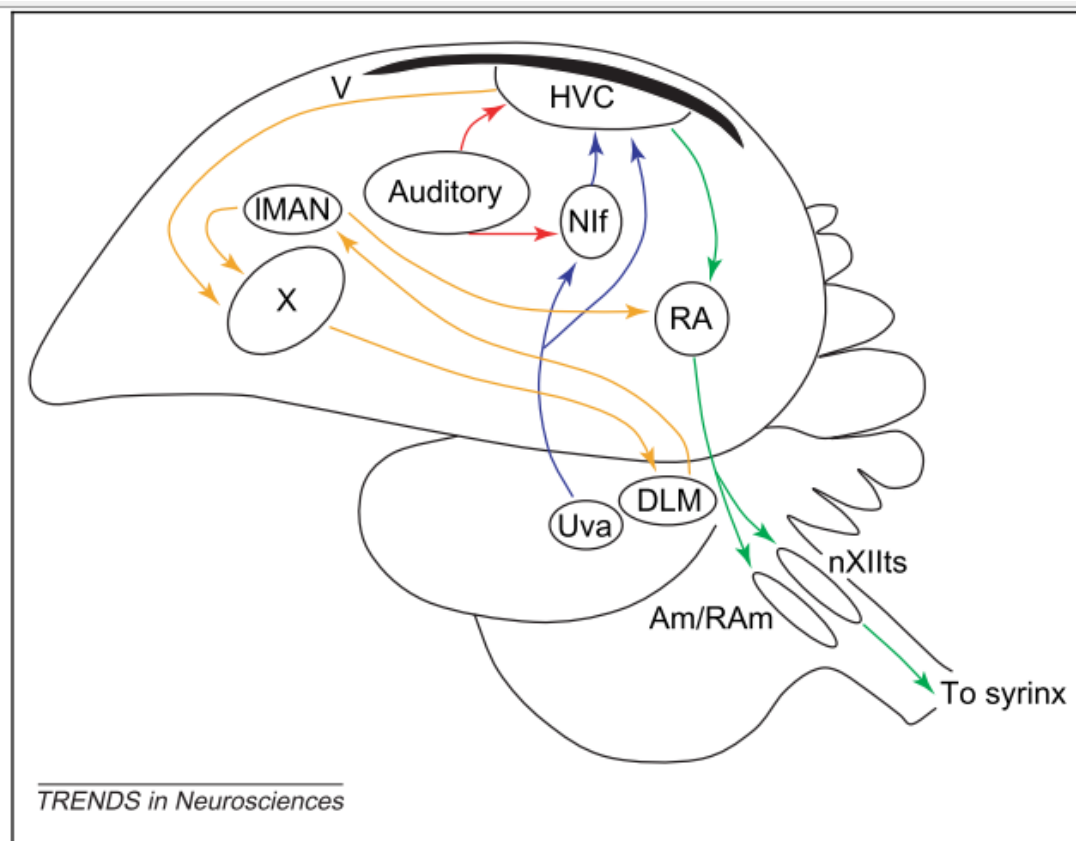


Figure 7 : Représentation des principaux noyaux du chant impliqués dans le contrôle du chant.

La voie motrice est représentée par les flèches vertes. Les flèches bleues indiquent les entrées afférentes à l'HVC. Les flèches rouges indiquent les entrées auditives du Nif et de l'HVC à partir des régions auditives télencéphaliques. Les flèches oranges indiquent la partie du lobe frontal antérieur (AFP) qui est essentiel pour la perception et l'apprentissage du chant (tiré de Brenowitz and Beecher 2005).

Des changements morphologiques (ex : augmentation du volume du HVC pendant la saison de reproduction) ont lieu dans ces différents noyaux au cours des saisons (Smith *et al.*, 1997; Tramontin & Brenowitz, 2000). Seul le LMAN présente peu de changement. Ces modifications morphologiques peuvent être reliées à la variation du taux d'hormones stéroïdes sexuelles (la testostérone en particulier) (Ball *et al.*, 2004) et les changements de photopériode (Leitner *et al.*, 2001; Voigt & Leitner, 2008; Gahr, 2014; Frankl-Vilches *et al.*, 2015).



3.3 Apprentissage ouvert et apprentissage fermé

La phase sensorielle est une fenêtre de temps, souvent courte, pendant laquelle l'oiseau va être exposé plus particulièrement au chant de sa propre espèce (période de la saison de reproduction pendant laquelle la production vocale des adultes est élevée). Cette période peut donc varier d'une espèce à l'autre (voir Figure 8).

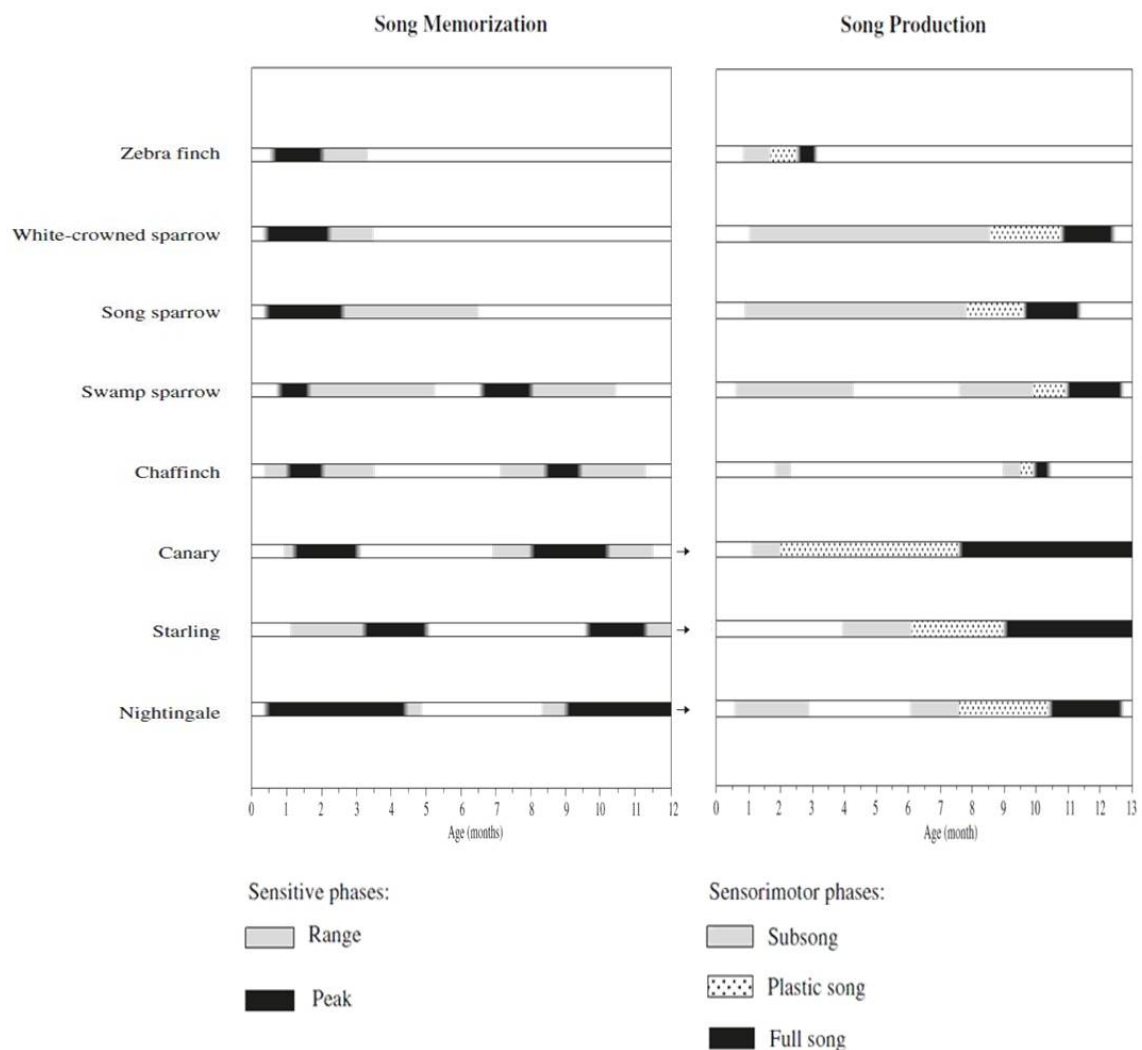


Figure 8 Phase sensorielle (“Song memorization”) et phrase sensorimotrice chez 8 espèces d’oiseaux

Les différents stades de chaque phase sont indiqués par des couleurs différentes. Adaptée de Hultsch & Todt (2004).

Si on empêche le jeune oisillon d’entendre des chants durant cette phase, il en résulte chez certaines espèces une prolongation de la période sensorielle (Eales, 1987; Nottebohm, 1989; Slater, Ten Cate, & Jones, 1992; Nelson & Nelson, 1997). Les oiseaux peuvent apprendre les



vocalisations de leur père, leurs frères ou d'autres mâles de l'espèce. La quantité de chants que doivent entendre les oiseaux pour les mémoriser peut-être relativement faible (par exemple, 10-20 présentations pour le rossignol philomèle, (Hultsch & Todt, 1989)).

En fonction de la durée de cette période, on peut classer les oiseaux chanteurs en 2 catégories : ceux ayant un apprentissage fermé et ceux ayant un apprentissage ouvert. Les oscines présentant un apprentissage fermé (closed-ended learners) ne peuvent mémoriser des chants que durant leur première année. C'est le cas pour la plupart des espèces étudiées jusqu'à maintenant (bruant des marais, bruant à couronne blanche, pinson des arbres, diamant mandarin). Chez certaines espèces, il a été démontré que durant la période de chant plastique, l'oiseau va produire un certain nombre de syllabes apprises auprès de ses tuteurs, mais il ne les utilisera pas toutes dans son chant cristallisé. A la fin de la période d'apprentissage, les oiseaux ne produisent plus qu'un certain nombre de types de chants qu'ils ont appris. Il a été proposé comme hypothèse que l'oiseau abandonne sélectivement les chants qui ne sont pas partagés par les autres oiseaux voisins et retient ceux qui le sont : c'est la « selective attrition » (Marler & Peters, 1982). Les oscines présentant un apprentissage ouvert sont capables d'apprendre de nouveaux chants tout au long de leur vie. L'étourneau sansonnet, (Chaiken, Böhner, & Marler, 1994; Eens, Pinxten, & Verheyen, 2008), le rossignol philomèle (Hultsch, 1996; Todt & Geberzahn, 2003) et le canari (Marler & Waser, 1977) sont les seules espèces à l'heure actuelle pour lesquelles ce mode d'apprentissage a été démontré.

Certaines espèces présentent un mode d'apprentissage intermédiaire. Elles ne sont pas capables d'apprendre de nouveaux chants toute leur vie, mais peuvent cependant encore apprendre durant leur deuxième année. On parle d'apprentissage semi-ouvert ou semi-fermé. Le vacher à tête brune, *Molothrus ater*, maintenu en isolation acoustique lors de sa première année est capable d'apprendre de nouveaux chants lors de sa deuxième année (O'Loughlen & Rothstein, 2002, 2010). De plus même une espèce considérée à apprentissage fermé, le moineau du japon, *Lonchura striata domestica*, a été capable sous certaines conditions expérimentales d'un apprentissage de novo à l'âge adulte (Woolley & Rubel, 2002).

Ainsi, à l'heure actuelle, les limites strictes entre ces catégories ont tendance à s'effacer au profit d'une échelle continue dans les modes d'apprentissage (voir Figure 9, Brenowitz and Beecher, 2005).

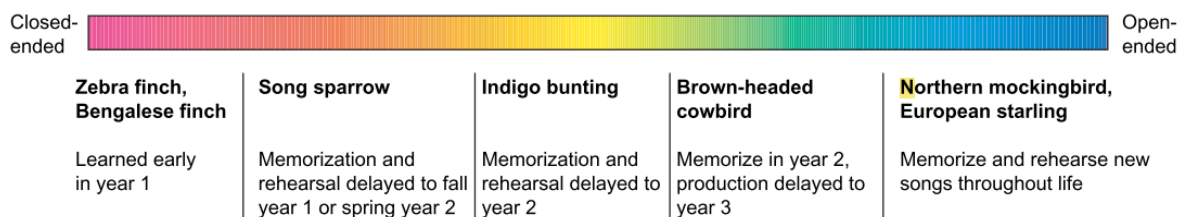


Figure 9 : La diversité des modes d'apprentissage chez les oiseaux forme un continuum entre espèce à apprentissage fermé et espèce à apprentissage ouvert.

« Year » se réfère aux années civiles. Les diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) et les pinsons du Bengale (*Lonchura striata*) sont des exemples extrêmes d'espèce à apprentissage fermé: une fois le chant cristallisé dans la première année, les mâles chantent le même chant pour le reste de leur vie. Un jeune mâle bruant chanteur apprend son chant l'été et l'automne de sa première année, et peut-être au printemps suivant, quand il mémorise les chants des mâles adultes dans la région où il établit son territoire. Les passerins indigo retardent généralement leur phase sensorielle jusqu'à leur première saison de reproduction. Les vachers à tête brune mémorisent de nouveaux chants lors de leur première saison de reproduction, mais ne les chantent que lors de leur 2^{ème} saison de reproduction. À l'autre extrémité se trouvent les espèces qui modifient leurs chants tout au long de leur vie, tels que les moqueurs polyglottes et les étourneaux sansonnet. Tirée de Brenowitz & Beecher, (2005)

3.4 Impact du comportement migratoire sur l'apprentissage

L'environnement dans lequel évoluent les oiseaux peut grandement impacter leur mode de vie. Par exemple les groupes vivant sous de plus hautes latitudes ont tendance à être migrateurs tandis que les groupes vivant à basses latitudes ont tendance à être sédentaires. Cette différence en termes de comportement migratoire peut avoir de nombreuses répercussions. En effet, comparée aux sédentaires, la survie des migrateurs est généralement inférieure, les distances de dispersion des individus plus importantes et donc, plus généralement, le renouvellement des individus au sein des groupes plus rapide. Des hypothèses postulent aussi que les pressions de sélection sexuelle sont plus importantes pour les populations migratrices (Catchpole, 1982). De plus, une étude a montré que le comportement migratoire pouvait avoir un effet sur les modalités d'apprentissage du chant. En effet, chez le bruant à couronne blanche, les populations sédentaires ont une phase sensorielle plus longue que les populations migratrices (Nelson, Marler, & Palleroni, 1995). Les auteurs ont proposé que ces différences de périodes d'apprentissage du chant pourraient être liées à une adaptation aux différentes pressions écologiques, avec des saisons de reproduction plus longues pour la population sédentaire. De plus des différences au



niveau des dialectes chez une même espèce ont aussi été corrélées au mode migratoire, les oiseaux de populations sédentaires partageant plus de chants que les oiseaux de populations migratrices (Ewert & Kroodsma, 1994; Nelson, Khanna, & Marler, 2001).



Objectifs de la thèse



Au cours de ce travail de thèse, nous avons cherché à étudier la structure, la fonction ainsi que la plasticité au cours du temps du chant complexe de la fauvette à tête noire, *Sylvia atricapilla*. Nous avons aussi étudié l'influence de différents comportements migratoires sur les caractéristiques du chant mais aussi sur le mode de transmission et d'apprentissage des chants et des dialectes.

Le choix de la fauvette à tête noire comme modèle d'étude a été d'abord motivé par le fait que, d'après la littérature (Cramp, 1992), la fauvette est connue pour effectuer beaucoup d'imitations d'autres espèces tout au long de sa vie, et pour modifier son chant au cours de la saison de reproduction ce qui présuppose que cette espèce appartient à la catégorie des oiseaux à apprentissage ouvert ou semi-ouvert (apprentissage au début de chaque saison de reproduction). Ensuite, en France, les deux populations, migratrices et sédentaires, sont présentes. Le comportement migratoire de cette espèce a été très étudié et plusieurs routes migratoires ont été mises en évidence et corrélées à des différences génétiques et phénotypiques (Rolshausen *et al.* 2009). Enfin cette espèce offre l'avantage d'être un oiseau très commun et facilement capturable, de présenter un dimorphisme sexuel au niveau du plumage et d'avoir un comportement territorial marqué.

Les objectifs de cette thèse ont été :

- 1) D'étudier les fonctions des différentes parties du chant dans un contexte intra- et intersexuel par des expériences de playback (**chapitre 1**)
- 2) De décrire et analyser la structure du chant chez des populations migratrices et sédentaires (**chapitre 2**)
- 3) D'étudier le lien entre la structuration géographique des chants (dialectes) et la structuration génétique des populations, afin de mieux comprendre l'origine génétique et/ou culturelle des dialectes. (**chapitre 2**)
- 4) D'étudier la plasticité des productions vocales en suivant l'évolution du chant des populations migratrices et sédentaires au cours des années (**chapitre 3**).
- 5) De tester sur plusieurs années la plasticité et les modalités d'apprentissage du chant chez l'adulte, en réalisant des expériences d'apprentissage en milieu naturel (**chapitre 4**).

Matériels et méthodes



1 Modèle d'étude : la fauvette à tête noire

1.1 Morphologie

Mâles et femelles chez la fauvette à tête noire sont facilement reconnaissables. Le mâle présente une calotte noire tandis que celle de la femelle est brune (Figure 10). Les juvéniles ont aussi une calotte brune, brun-noire pour les mâles, plus marron-jaune pour les femelles. En automne, les juvéniles mâles ont une calotte avec des plumes noires et brunes (mue). La longueur totale des individus, du bec à l'extrémité de la queue est d'environ 14cm et la longueur des ailes est d'environ 74mm.



Figure 10 Dessin de la morphologie des fauvettes à tête noire

Un mâle (à gauche) et une femelle (à droite).

1.2 Habitat

Les habitats préférés des fauvettes à tête noire sont des forêts matures de feuillus ou des forêts mixtes avec une strate arbustive bien développée. Elles peuvent aussi s'installer dans des zones broussailleuses et des bosquets, surtout dans des environnements urbains. La présence de grands arbres est importante pour servir de postes de chants et d'écoute (Mathevon *et al.*, 2005). Les fauvettes à tête noire sont surtout présentes en lisière de forêts. Le nombre de couples peut varier grandement en fonction de l'habitat et de la localité (de 3-9paires/km² à 130paires/km²) (Mason, 1995). Généralement une plus grande densité est observée en Europe du sud et une plus petite densité aux alentours des terres agricoles (Mason, 1995).

Au moins en période de reproduction, les fauvettes à tête noire défendent un territoire, mais la surface de leur domaine vital peut être jusqu'à 6 fois plus grande. En dehors de la saison de reproduction, la préférence pour des buissons plus denses augmente (Bairlein, 1983) et 95% des fauvettes hivernant en Angleterre sont retrouvées dans des jardins (Kopiec and Ozarowska, 2012). Le changement d'habitat en hiver est en partie lié au changement d'alimentation (d'insectes à baies).



Durant cette période, les fauvettes peuvent être territoriales si l'apport en nourriture est suffisant, mais sinon elles sont solitaires ou évoluent en petits groupes et peuvent même se mélanger à des groupes de mésanges, pinsons ou grives (Pérez-Tris and Tellería, 2002).

1.3 Migration

On trouve plusieurs comportements migratoires chez la fauvette à tête noire (Figure 11). Certaines populations sont migratrices tandis que d'autres sont sédentaires. Trois routes de migration distinctes ont été décrites, dont une qui se serait mise en place récemment. Les fauvettes qui se reproduisent en Europe de l'Ouest ont tendance à migrer au sud-ouest vers l'Espagne puis dans le sud en direction de l'Afrique de l'ouest. Celles qui se reproduisent en Europe de l'Est migrent vers le sud-est en direction de l'Afrique de l'est. De plus, certaines fauvettes se reproduisant en Europe centrale migrent maintenant en direction du nord-ouest et passent l'hiver en Angleterre, profitant de la richesse en nourriture des jardins anglais (Irwin, 2009).

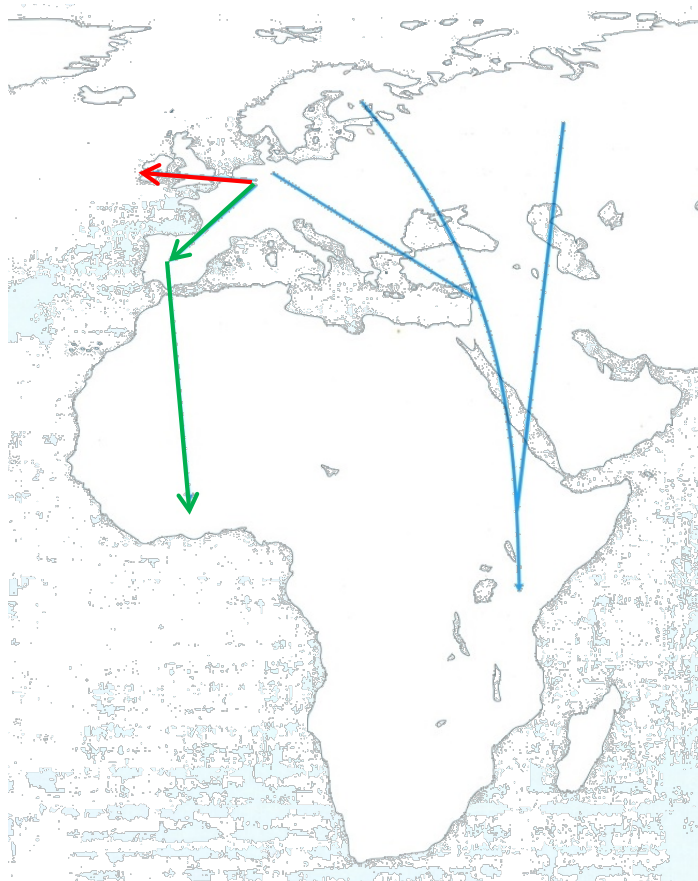


Figure 11 Les routes de migrations des fauvettes à tête noire.

Les 3 voies de migrations hivernales : Nord-Ouest – Sud-Ouest (vert) ; Nord-Est – Sud-Est (bleu); Europe central – Nord-Ouest (rouge) sont indiquées par des couleurs différentes.



Ces nouveaux migrants commencent leur saison de reproduction plus tôt (environ 10j) (Bearhop *et al.*, 2005). Des expériences d'hybridation entre des fauvettes n'ayant pas la même route migratoire ont montré que les hybrides migraient de façon intermédiaire. Ces routes migratoires sont donc génétiquement encodées (Helbig, 1991). Enfin, toutes les fauvettes à tête noire ne sont pas migratrices et une partie des populations est sédentaire. Ces populations ont aussi divergées génétiquement (Mueller *et al.*, 2011) et morphologiquement (De La Hera *et al.*, 2007; Fiedler, 2005; Pérez-Tris and Tellería, 2003), les fauvettes sédentaires ayant des ailes plus courtes. Ces populations se situent généralement au sud et sur les îles.

Les juvéniles vont avoir tendance à se disperser avant leur première migration. En Angleterre, 87% des jeunes qui avaient été bagués au nid ont été retrouvés en juillet/ août à moins de 25km de leur nid, mais en septembre 79% des juvéniles se sont dispersés à plus de 25km. Cela pourrait leur permettre d'effectuer un repérage pour leur première saison de reproduction (Langslow 1979). Les mâles reviennent les premiers de la migration, suivis des femelles et des juvéniles. Si les fauvettes survivent d'une année à l'autre la fidélité au même site d'hivernage est de 28% (Belda *et al.* 2007).

1.4 Reproduction

La saison de reproduction s'étend d'avril à juillet pour les populations migratrices et de mars à juillet pour les populations sédentaires. Le mâle arrive avant la femelle sur le site et construit plusieurs « pré-nids ». Les femelles viennent ensuite faire leur choix parmi les mâles et parmi les nids qu'ils ont construits. Ils participent ensuite tous les deux à la finition de la construction. L'existence de plusieurs « pré-nids » leur permettrait en cas d'attaque ou de destruction d'un de leurs nids de changer pour un autre plus rapidement (Mason, 1995).

Le temps d'incubation est d'environ 11 jours. La taille moyenne des couvées est de 4.8 œufs et la survie des œufs est de 38% (Wesołowski, 2011). Les mâles et les femelles participent aux soins des jeunes (Berthold *et al.*, 1990). Le taux de prédation des nids est relativement élevé (48% dans (Hoi-Leitner and Nechtelberger, 1995). Mâles et femelles peuvent défendre le territoire, vis-à-vis d'individus de la même espèce ou d'espèces différentes telles que la fauvette des jardins, *Sylvia borin*. Les mâles vont d'abord s'affronter en chantant puis vont éventuellement chasser l'intrus en le poursuivant. La femelle va émettre de nombreux cris d'alarme et peut aussi poursuivre et chasser un intrus.

1.5 Chant

Au cours de la saison de reproduction, et parfois hors période pour les populations sédentaires, les fauvettes mâles produisent un chant territorial. On dit qu'elles zinzinulent. Les mâles émettent leur chant fréquemment à partir d'un poste de chant élevé. Il s'agirait là d'améliorer la transmission du chant à travers un habitat fermé mais aussi la réception (Mathevon *et al.*, 2005). La durée du chant



peut hautement varier, de quelques secondes à plusieurs minutes (observations personnelles). On distingue aisément, à l'oreille et sur les sonagrammes, deux parties distinctes : le « warble » et le « whistle » (Figure 12). Le warble est d'une intensité plus faible que le whistle (Collins *et al.*, 2009). Les fauvettes sont des imitatrices (Cramp, 1992) et c'est dans le warble qu'elles ajoutent des syllabes provenant d'autres espèces.

La deuxième partie, le whistle, a une sonorité plus flûtée et se caractérise par des syllabes moins modulées en fréquence. La taille moyenne du répertoire syllabique de la fauvette est inconnue, pour la première comme pour la deuxième partie du chant.

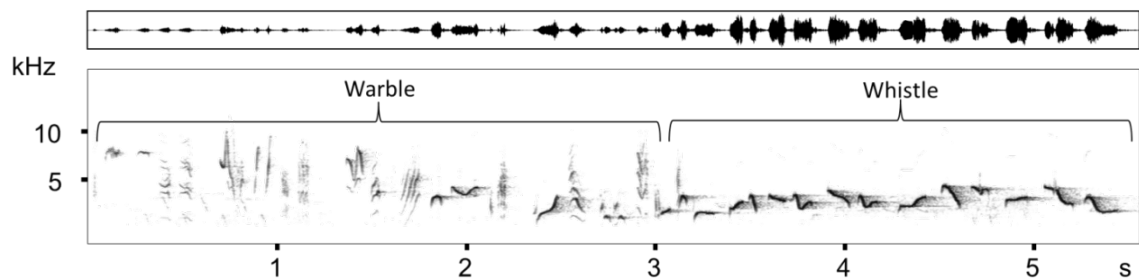


Figure 12 Sonagramme d'un chant de fauvette (Taille de la FFT : 1024 ; fréquence d'échantillonnage : 44100 Hz, fenêtre : Hamming).

Les deux parties, le warble et le whistle, sont indiquées par les accolades.

2 Site d'études

Les études se sont déroulées sur deux populations de fauvettes à tête noire de 2013 à 2015. La première population, constituée de deux groupes, Gif et Orsay, était située en région Parisienne, autour du campus de l'Université Paris Sud (Figure 13). Les individus de ces groupes étaient des individus migrants mais dont la route de migration n'est pas connue. La deuxième population, constituée de trois groupes, Nebbiu, Vallecalle et Aitone, était située en Corse. Elle était constituée d'oiseaux sédentaires. Les coordonnées GPS du centre des territoires étaient prises afin d'établir des cartes de localisations des territoires des individus.

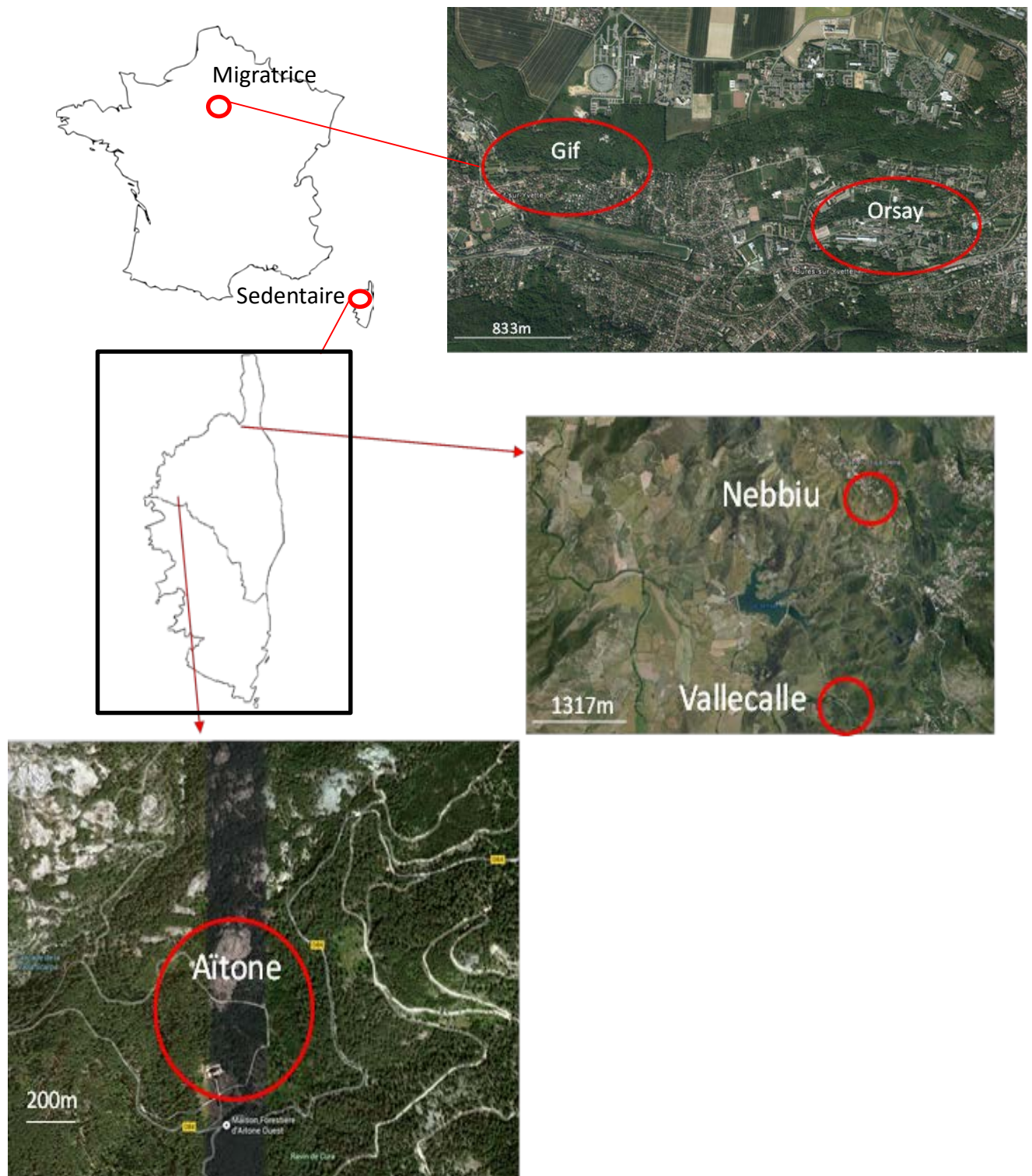


Figure 13 Les deux sites d'étude, en région parisienne et en Corse.

La population migratrice se situe à Paris et est constituée de 2 groupes, Gif et Orsay. La population sédentaire en Corse et est constituée de 3 groupes, Nebbiu, Vallecalle et Aïtone.



3 Captures, baguages et prélèvement d'échantillons sanguins

Les captures ont été effectuées à Paris en 2013 entre le 8/04 et le 2/05, et en 2014 entre le 2/06 et le 7/06. En Corse, les individus ont été capturés en 2013 entre le 15/05 et le 15/06, et en 2014 entre le 23/04 et le 14/05. Elles n'ont pas été réalisées en tout début de saison de reproduction afin de s'assurer que les individus présents n'étaient pas en pause migratoire mais bien installés pour la saison. Nous avons installé des filets « Ecotone Mist Net 716 » avec des mailles de 16mm et d'une hauteur de 2.5m et de longueur 3m, 6m ou 10m et des perches « Ecotone Telescopic Mist Net Pole » d'une hauteur de 3.46m. Chaque filet était monté à l'intérieur du territoire de l'individu d'intérêt et nous diffusions des chants ou des cris des individus voisins à côté du filet afin de faciliter les captures.

Chaque fauvette ainsi capturée était mesurée (longueur d'aile de la rémige la plus longue), pesée et équipée d'une combinaison unique de trois bagues plastiques (XF). Un prélèvement sanguin était effectué au niveau de la veine brachiale. L'échantillon était conservé dans des tubes de 5 ml avec de l'EDTA (0.5M) et congelé le plus rapidement possible. Au total, 53 échantillons sanguins (17 à Orsay, 14 à Gif, 5 à Nebbiu, 6 à Vallecalle et 11 à Aitone) ont ainsi été prélevés en 2013 et 2014.

4 Analyse génétique

L'ADN génomique a été extrait des échantillons sanguins en utilisant le kit d'extraction d'ADN Qiagen « DNeasy Blood and Tissue kits » en suivant le protocole du fabricant (voir annexe 1). Nous avons ensuite réalisé une PCR (amplification en chaîne par polymérase) en utilisant 20 marqueurs microsatellites développés spécifiquement pour la fauvette à tête noire (Mettler *et al.*, 2013; Segelbacher *et al.*, 2008, voir annexe 2). Les amorces F ont été marquées par fluorescence en utilisant des colorants disponibles dans le commerce : FAM (bleu), VIC (vert), NED (jaune) et PET (Orange). Les microsatellites ont été amplifiés pour tous les individus dans un mélange de 10 µl contenant 5 µl de HotStarTaq Master Mix kit, 0.4µl de F-primer (10µM) et 0.4µl de R-primer (10µM), 3.2 µl d'H₂O et 1µl d'ADN génomique. Les conditions de la PCR étaient les suivantes :

- 15 min à 94°C pour la dénaturation de l'ADN
- 30 cycles de 30 sec de dénaturation à 94°C suivi de 3 min d'hybridation à 54°C et de 30 sec d'élongation à 72°C
- Une étape d'élongation finale de 15 min à 72°C.

Les résultats de la PCR ont ensuite été envoyés à Gentyane (UMR INRA 1095), une plate-forme de génotypage et séquençage à Clermont Ferrand. Ils ont utilisé un séquenceur capillaire ABI 3700



(Applied Biosystems®) et le logiciel GeneMapper® afin de calculer la taille des allèles des microsatellites.

En raison de la petite taille des groupes et des distances géographiques relativement faibles entre certains sites d'échantillonnages, les déséquilibres de liaison génotypique, l'hétérozygotie observée et attendue (HO et HE) et les écarts à l'équilibre d'Hardy Weinberg (HWE) ont été estimés pour l'ensemble des échantillons en utilisant Genepop v4.2 (Rousset, 2008).

La parenté entre les individus dans chaque groupe a été examinée pour l'ensemble des couples d'individus en utilisant le programme GenAlEx 6 (Peakall and Smouse, 2006). L'estimation de l'apparentement (r) a été calculée en utilisant la méthode de Queller et Goodnight (1989). Un apparentement moyen par groupe était estimé à l'aide de l'option « Pops Mean » de GenAlEx avec 999 permutations et 1000 bootstraps afin d'estimer un intervalle de confiance de 95% autour de r . Cet intervalle était ensuite utilisé pour tester l'hypothèse que l'apparentement moyen au sein des groupes ne différait pas significativement d'un apparentement aléatoire (individus non apparentés).

5 Enregistrements des chants

Les chants des fauvettes ont été enregistrés entre 6h et 13h, ce qui correspond à la période vocale la plus active de la journée (Mason, 1995) à l'aide d'un enregistreur numérique Marantz PMD 661 (fréquence d'échantillonnage de 44.1 kHz) connecté à un micro directionnel Sennheiser MKH70 (réponse fréquentielle 50Hz to 20 kHz ± 1 dB). Ces enregistrements ont été effectués entre mars et juillet 2013, 2014 et 2015. Les 5 groupes ont été enregistrés sur les trois années d'études.

Des enregistrements automatiques à l'aide de Song Meter SM2+ (Wildlife Acoustics, Inc., MA, USA) ont aussi été réalisés. Les boîtiers d'enregistrements étaient disposés à l'intérieur du territoire d'un individu ou en périphérie de plusieurs territoires. Ils nous ont permis de suivre l'évolution du chant et l'apparition de nouveaux éléments du chant.

6 Analyse des chants

6.1 Analyse des paramètres acoustiques

L'analyse des chants a été réalisée avec le logiciel Avisoft SASLab pro, version 5.2.07, sur des sonagrammes (taille de la FFT : 1024 ; fréquence d'échantillonnage 44100Hz ; fenêtre : Hamming, overlapp: 87,5%). Avant toute analyse, les fréquences inférieures à 1300 Hz correspondant au bruit de fond ont été filtrées par un filtre FFT passe-haut. A partir de l'observation des oscillogrammes et des



sonagrammes, fournissant une représentation du signal dans ses trois domaines d'existence (fréquence, temps, amplitude), nous avons défini plusieurs éléments constituant le chant des fauvettes :

Note : trace ininterrompue sur le sonagramme

Syllabe : note ou ensemble de notes toujours associées et séparées par un intervalle de temps inférieur à 25ms.

Phrase : enchaînement d'au moins 3 syllabes différentes produites plusieurs fois par un individu ou communes à des individus différents.

Le début et la fin de chaque syllabe a été marqué manuellement sur les spectrogrammes. Pour chaque syllabe nous avons effectué des mesures dans le domaine fréquentiel et dans le domaine temporel.

Mesures dans le domaine fréquentiel [mesurée sur le spectre maximal de la syllabe]

-La fréquence de l'amplitude maximale (kHz)

-le quartile 25%, valeur de la fréquence en dessous de laquelle se trouve 25% de l'énergie totale du signal (kHz).

- le quartile 50%, valeur de la fréquence en dessous de laquelle se trouve 50% de l'énergie totale du signal (kHz).

- le quartile 75%, valeur de la fréquence en dessous de laquelle se trouve 75% de l'énergie totale du signal (kHz).

-la fréquence minimum (kHz).

-la fréquence maximum (kHz).

-la bande de fréquence (différence entre fréquence maximum et minimum)

-L'entropie de Wiener (mesure de la largeur et de l'uniformité du spectre d'énergie)

Mesures dans le domaine temporel

-la durée des syllabes

-le silence entre deux syllabes

-l'intervalle entre deux syllabes (durée d'une syllabe + durée du silence suivant cette syllabe)

-Le rythme (rapport durée de la syllabe/silence)

-le tempo (nombre de syllabes par unité de temps)

Nous avons ensuite calculé une moyenne pour chaque paramètre pour chaque chant d'un individu.

6.2 Analyse du contenu syllabique

Le répertoire syllabique des fauvettes à tête noire s'est révélé très grand. Nous avons utilisé une méthode semi-automatique afin de classifier les syllabes. En effet cette méthode nous permet de faire un compromis entre la quantité de syllabes pouvant être analysées et la classification qui se rapproche d'une classification par inspection visuelle des chants. Tous d'abord, nous avons mesuré 31 paramètres acoustiques pour caractériser chaque syllabe (Tableau 1). Nous avons classifié



manuellement 2000 syllabes produites par différents individus à l'aide d'un programme Matlab (Garamszegi, Zsebok, & Török, 2012). En se basant sur la classification manuelle nous avons réalisé une analyse discriminante locale de Fisher incluant l'ensemble des paramètres mesurés (Sugiyama *et al.*, 2010) pour construire 4 nouveaux paramètres synthétiques. Finalement nous avons utilisé ces nouveaux paramètres pour classifier toutes les syllabes par la méthode des k-means (Hartigan & Wong, 1979).

Tableau 1 Localisation des 31 paramètres acoustiques mesurés

Localisation des mesures	Paramètres acoustiques
Spectre maximum de la syllabe	Durée
	Fréquence à l'amplitude maximale (Hz)
	Bande de fréquence (Hz)
	Quartile 25% (Hz)
	Quartile 50% (Hz)
	Quartile 75% (Hz)
	Quartile 25% /Bande de fréquence Quartile 75% / Bande de fréquence
21 points de mesures équitablement répartis sur la syllabe.	Frequency differences
	Slope
	waviness
	u-shape
	Mean peak freq 1/3
	Mean peak freq 2/3
	Mean peak freq 3/3
	Relative mean peak freq 1/3
	Relative mean peak freq 2/3
	Relative mean peak freq 3/3
	Slope 1/4
	Slope 2/4
	Slope 3/4
	Slope 4/4
	Waviness 1/4
	Waviness 2/4
	Waviness 3/4
	Waviness 4/4
	Mean peak ampl
	Mean bandw
	Mean quart25
	Mean quart50
	Mean quart75



Pour déterminer le nombre de k , nous avons comparé le nombre de syllabes différentes obtenues pour différentes valeurs de K au nombre de syllabes différentes obtenues par classification visuelle, pour les syllabes classifiées manuellement.

Afin de chiffrer le partage de syllabes (sRS) entre individus, nous avons utilisé la méthode de calcul développée par Garamszegi *et al.*, (2012):

$$sRS = 1 - 0.5 * \sum |o_{is} - o_{js}|$$

O_{is} est l'occurrence relative de la syllabe s (mesurée comme le nombre de fois où la syllabe s est détectée dans le chant/ nombre total de syllabes dans le chant) pour l'individu i

O_{js} est l'occurrence relative de la même syllabe pour l'individu j

Nous avons également quantifié le partage de phrases entre individus, en prenant en compte 10 chants par individu. Pour cela, nous avons construit un programme Matlab (The MathWorks, Natick, MA, USA). Pour chaque syllabe, l'évolution de la fréquence (sliding FFT, 512 points, fenêtre Hamming, 80% d'overlap) a été calculée, en utilisant la fréquence à chaque point de temps. Puis, la courbe de modulation de fréquence pour tout le chant (en laissant de côté les pauses entre les syllabes) a été construite et le meilleur alignement de fréquence entre deux chants en prenant en compte trois syllabes était sélectionné. Nous avons considéré deux phrases partagées lorsque les différences de fréquence maximales entre les deux séquences étaient inférieures à 175 Hz. Pour évaluer l'efficacité de notre méthode, nous avons extrait 10 paires d'individus avec différents degrés de phrases partagées basés sur notre programme de recherche automatique. Ensuite, nous avons généré des sonagrammes pour les couples de chants de tous les individus et nous les avons manuellement classifiés comme similaires ou différents. Nous avons trouvé une corrélation de 0,9 entre la détection automatique et manuelle du partage de phrases. Nous avons quantifié le partage de phrases (pRS) comme le nombre de phrases partagées entre les deux individus, divisé par le nombre de comparaisons de chants ($10 * 10$).

7 Généralités sur les expériences de diffusion de leurres acoustiques

Afin de construire les signaux expérimentaux, nous avons utilisé des chants de très bonne qualité (bon rapport signal/bruit). Nous avons ajusté l'amplitude moyenne des chants avec la méthode du Root Mean Square (RMS) dans le but d'avoir différents chants d'amplitudes comparables à l'aide d'un



script implanté dans Praat (www.gbeckers.nl/pages/praat_scripts/rms_equalize.praat_script). Différentes versions des stimuli ont été utilisées dans toutes les expériences de diffusion pour éviter le phénomène de pseudo-réplication (Hurlbert, 1984). Les expériences de diffusion ont été réalisées lorsque les frontières entre les territoires des individus étaient bien établies. Elles ont eu lieu entre 6h et 12h, période pendant laquelle les fauvettes sont le plus actives vocalement (Mason, 1995). Nous avons diffusé les chants avec un Foxpro Fury GX7 télécommandé, à une intensité estimée normale pour l'oiseau (85-90 dB). Le haut-parleur était posé dans un buisson ou arbuste à l'intérieur du territoire du sujet. L'expérimentateur se tenait à distance du haut-parleur et des commentaires audio étaient réalisés. La diffusion démarrait lorsque le sujet était repéré sur son territoire et que les proches voisins étaient silencieux. En cas de perturbation, l'expérience était suspendue, et soit l'expérience était renouvelée après une période d'au moins 1h, soit l'expérience était remise à un jour ultérieur. Les mesures comportementales (Tableau 2) ont été prises oralement en enregistrant les commentaires à l'aide d'un enregistreur numérique Marantz PMD 661 (fréquence d'échantillonnage de 44.1 kHz) connecté à un micro directionnel Sennheiser MKH70 (réponse fréquentielle 50Hz to 20 kHz ± 1 dB).

Tableau 2 Réponses comportementales mesurées lors des expériences de diffusion.

Catégorie de réponse	Variable mesurée
Durée des mouvements (s)	totale
	entre 10 et 5m du haut-parleur
	à moins de 5m du haut-parleur
Latences (s)	avant le premier mouvement
	avant une approche à moins de 10m du haut-parleur
	avant une approche à moins de 5m du haut-parleur
Temps passé (s)	avant le premier chant (s)
	entre 10 et 5m du haut-parleur
Vocalisations	à moins de 5m du haut-parleur
	nombre de chants

Résultats

The two parts of the blackcap song: acoustic analysis and male responses to playbacks

¹ Université Paris-Sud, Institut de NeuroScience Paris Saclay (NeuroPSI), UMR 9197, Orsay

45



Synthèse

CONTEXTE :

Le chant des oiseaux chanteurs a principalement deux fonctions, repousser les mâles et attirer les femelles. Pour accomplir ces deux fonctions, différents niveaux d'information sont encodés dans le chant, tels que l'identité de l'espèce, du groupe, de l'individu ou des informations sur la qualité physique et l'état motivationnel. Le codage de ces différentes informations dans un même chant est parfois conflictuel. En conséquence, certaines espèces codent ces informations dans différentes parties du chant, qui peuvent donc différer en termes acoustiques et fonctionnels. Chez la fauvette à tête noire, le chant est composé de deux parties. La première partie, le warble, est d'intensité moindre par rapport à la seconde partie, le whistle. De plus il semblerait que les syllabes qui constituent ces deux parties soient différentes. Cependant aucune analyse acoustique poussée n'a été réalisée sur le chant et la fonction de ces deux parties de chant est encore débattue.

QUESTIONS :

- Quelles sont les caractéristiques acoustiques et syntaxiques des deux parties de chant?
- Les deux parties de chant ont-elles des fonctions différentes et/ou entraînent-elles des réponses différentes chez les mâles ?

METHODES :

Nous avons enregistré 28 mâles appartenant à 5 localités différentes à Paris et en Corse et ensuite sélectionné 20 chants par individu ayant un bon rapport signal/bruit. 5 paramètres fréquentiels (fréquence à l'amplitude maximum, fréquences des quartiles 25%, 50% et 75%, fréquence minimum, bande de fréquence) et 4 paramètres temporels (rythme, qui représente le rapport son sur silence, durée de la partie, durée moyenne des syllabes, tempo, qui représente le nombre de syllabes par seconde) ont été mesurés par syllabes et moyennés par chant. Nous avons également mesuré pour chaque partie de chant l'entropie, la complexité (nombre de syllabes différentes), le taux de partage inter-chant et le taux de partage de syllabes entre individus d'un même groupe.

Nous avons aussi mesuré la réponse comportementale et vocale de 12 mâles à la diffusion soit d'un chant entier, soit d'un chant constitué uniquement du warble, soit d'un chant constitué uniquement du whistle.



RESULTATS:

-L'amplitude du warble est 3 fois plus faible que l'amplitude du whistle et tous les paramètres acoustiques mesurés sont différents exceptée la durée des deux parties.

-L'entropie et la complexité sont plus grandes pour le warble. Par contre les taux de partage inter chant et entre des individus appartenant au même groupe sont plus grands pour le whistle.

-Les individus ont répondu avec la même intensité vocale et comportementale à la diffusion des 3 stimuli (entier, warble, whistle).

CONCLUSION:

Les deux parties ayant des caractéristiques très différentes, on peut supposer qu'elles encodent différentes informations et donc avoir des fonctions différentes. Cependant nos expériences de playback montrent d'abord qu'aucune des deux parties n'est destinée exclusivement à un sexe en particulier, puisque les mâles ont répondu à tous les stimuli. Cependant, en réponse au playback, les mâles ont tendance à réduire la longueur du warble si on la compare à celle mesurée dans les chants émis spontanément. Nous ne pouvons pas exclure le fait que le warble soit majoritairement utilisé dans un contexte de compétition intra-sexuelle. Néanmoins, nous proposons une autre hypothèse : le warble, d'amplitude très faible et de fréquence plus élevée et donc se dégradant plus rapidement dans le milieu encombré dans lequel évoluent les fauvettes à tête noire, pourrait contenir des informations dites privées (identité individuelle, état physique et motivation), et le whistle se propageant plus efficacement, pourrait contenir des informations dites publiques (identité de l'espèce, du groupe). Ces informations pourraient être décodées par les mâles et les femelles.



The two parts of the blackcap song: acoustic analysis and male responses to playbacks.

Juliette Linossier 1, 2, Hélène Courvoisier 1, 2 & Thierry Aubin 1, 2

1 Université Paris-Sud, Institut de NeuroScience Paris Saclay (NeuroPSI), UMR 9197, Orsay

2 CNRS, Orsay

Corresponding author: Juliette Linossier, Université Paris-Sud, Institut de NeuroScience Paris Saclay (NeuroPSI), UMR 9197, Orsay, F-91405, France

E-mail address: juliette.linossier@u-psud.fr

Ph: +33169154964

Fax: +33168157726





Abstract

Bird songs are complex manifold acoustic signals serving two main functions: mate attraction and territorial defence. The way information is encoded in the song often reflects adaptation to proximate and ultimate constraints. Male blackcaps, *Sylvia atricapilla*, display versatile songs with two parts, a warble and a whistle, whose functions remain unclear. We showed that the two parts of songs differ in terms of intensity, frequency and temporal parameters. They also contain totally different sets of syllables. Furthermore, the warble is versatile whereas the whistle part shows syllable sharing between individuals leaving closeby. Altogether, the results of our analysis suggest that the two parts encode different information potentially directed to different audiences. In order to test the potential function of these two parts, we performed playback experiments by broadcasting entire songs and each part separately. Warble and whistle alone are sufficient to trigger male responses and males sing both parts in responses to all stimuli, showing that both parts of the song are used in male-male competition. It is suggested that the segregation of information in the blackcap song could be related to public versus private communication, used in both intra- and intersexual contexts, rather than directed to male versus female audiences only.

Keywords:

Blackcap, *Sylvia atricapilla*, birdsong, acoustic analysis, playback, information, audience





1. INTRODUCTION

Songbirds, psittaciforms and hummingbirds are the three known groups of birds producing vocalizations which are learned from conspecifics. Learned songs are known to have two main functions: territorial defence and mate attraction (Marler and Slabbekoorn, 2004). To fulfil efficiently its two main functions, birdsongs must often encode different information such as species identity, group label, individual identity, physical quality and motivational state (Catchpole and Slater, 2008). This information can be encoded at the same place in the song. For example in the white-throated sparrows, *Zonotrichia albicollis*, and the field sparrows, *Spizella pusilla*, song frequency seems to be used both for species and individual identity (Brooks and Falls, 1975; Nelson, 1989). But conflicts between different information may exist. For example, group label or species identity and individual identity are antagonist because the first ones imply sharing (or similarity) and the second one implies distinction (or dissimilarity). One way of resolving the conflict can be the segregation of information. In the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys*, the individual identity is encoded into a particular note ("the complex note") while the dialect identity is encoded into the trill phrases (Nelson and Poesel, 2007). Another way of resolving the conflict may be to select which audience information should reach. The information can be either public, when the sender advertises and transmits information to a wide audience, or private, when the active space of the signal is limited to a restricted number of receivers (Dabelsteen and McGregor, 1996; McGregor, 2005). If the information is public, it has to be resistant to degradation to be heard by many individuals. On the contrary, if it is a private information, it could be advantageous that the signal does not propagate at long range. For example, in the white-browed warbler, *Basileuterus leucoblepharus*, the species-specific information is encoded in a resistant acoustic feature (slow descending modulation frequency) while the individual



identity is supported by song features susceptible to degradation (the frequency gap of the higher pitched part) (Mathevon *et al.*, 2008).

The blackcap (*Sylvia atricapilla*), is a small passerine breeding in western Palearctic and wintering in southern Europe and Africa (Wesołowski, 2011). During the breeding season, males settle in forest edges and parklands, in adjacent and stable territories which they defend actively. Males display songs of 3-7 seconds with 2 parts which can be easily distinguished by ear. In several studies (Collins *et al.*, 2009; Sauer, 1955), it has been suggested that the warble part could be a signal bearing information directed to females and the whistle part a signal directed to males. Indeed, authors observed, that the warble is longer when females are fertile and used more frequently in extrapair copulation context. On the other hand, the whistle becomes either shorter and more stereotyped (Sauer, 1955) or longer (Leedale *et al.*, 2015) during male-male aggression. However, as point out by Byers (Byers, 2011) there is still no good evidence concerning separate functions of the two parts of the blackcap song. Thus, the song of the blackcap provides an interesting model to study the relationships between intra- and intersexual selection pressures as well as how different information can be encoded in a song.

In this study, we performed a detailed acoustic and syntactical analysis of the blackcap's song. We hypothesize that if the two song parts bear distinct information, those parts could show different acoustic characteristics. We also performed playback experiments to test the behavioural responses and the singing responses of males challenged with the warble part alone, the whistle part alone or the entire song.



2. MATERIALS AND METHODS

2.1. *Ethical note*

This study was performed under proper legislation of the French law and was approved by the Ethical Committee of Paris Centre and Sud.

2.2. *Study area, subjects and song recordings*

This study was carried out in France during the breeding season, from March to July 2013. 28 males established in 5 different locations (4-10 males per group) were recorded in the campus of the University of Paris-Sud and in Corsica Island (Saint Florent, Evisa). We recorded individuals between 0600 and 1200 hours Eastern Daylight Time using a Marantz PMD 661 numeric recorder (sampling rate: 44.1 kHz) connected to a Sennheiser MKH70 directional microphone (frequency response: 50Hz to 20 kHz ± 1 dB). In order to follow and recognize individuals on several days of recordings, each male adult tested was first captured in mist nets and ringed with a unique combination of three plastic colour rings. We took the GPS coordinates of each male to locate the individual territory boundaries.

2.3. *Song analysis*

For song analyses, we used Avisoft SASLab pro v.5.2.07 software and Sound Analysis Pro v2011.104 (Tchernichovski *et al.*, 2000). Song files were first high-pass filtered (FFT filtering, cut-off frequency: 1600 Hz) to remove the low-frequency background noise. Then, we selected ten songs per individual with the highest signal to noise ratio. Songs were analysed on a sound spectrogram (FFT-length: 1024; Frame: 100%; Hamming window, Fig. 1). A syllable was defined as a continuous trace on the sound spectrogram or a group of continuous traces spaced out by less than 25ms.

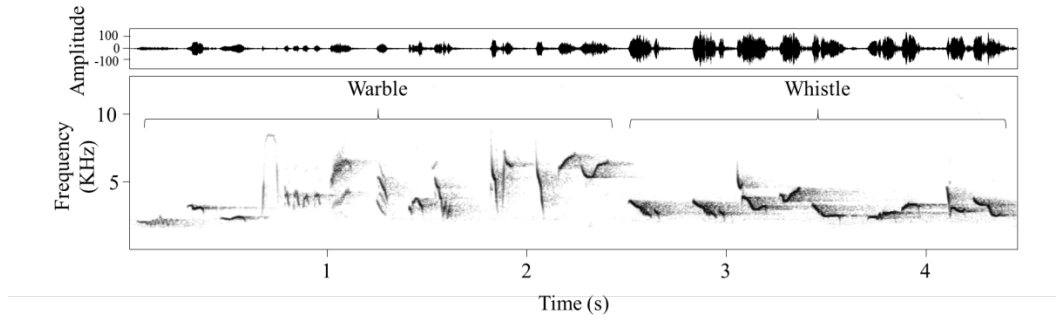


Figure 1: Oscillogram (above) and spectrogram (below) of blackcap's song.

On the basis of their frequency modulation shapes, we classified all the syllables for 6 individuals. Repertoire sharing (RS) of syllables were calculated as follows: $RS = Z / ((X + Y) - Z)$, with X and Y being the total number of syllables produced by males X and Y, and Z being the number of syllables shared by males X and Y (Hultsch and Todt, 1981). RS values range from 0 to 1, with 1 being maximum sharing. We calculated the relative complexity of the two parts as the ratio between the number of different syllables and total number of syllables in the corresponding part.

In order to characterize acoustic parameters, each syllable was first analysed separately and we then calculated an average for all syllables produced. We measured the following five frequency parameters: the frequency of maximum amplitude (peak frequency, measured on the mean spectrum of the entire syllable), the frequency values at the upper limit of the first (25%), second (50%) and third (75%) quartiles of energy, the minimum frequency and the bandwidth (difference between maximum frequency and minimum frequency). As temporal parameters, we measured the duration of syllables (duration), the duration of gaps between two successive syllables (gap) and the duration of each syllable plus the successive gap (interval). We then used the temporal parameters to calculate the rhythm (ratio sound versus silence) and the tempo (number of syllable by second). We also measured the Wiener entropy, which estimates the width and uniformity of the power spectrum. Finally, we



calculated the ratio between the amplitude of the warble part versus the amplitude of the whistle to obtain the relative amplitude of each part.

For all statistical tests, we used R v2.13.0. All means are given $\pm$ SE. We used general linear model to compare the differences in acoustic parameters between the two parts of the song with part of the song included as fixed factor and subject as random. We used the Wilcoxon matched pairs signed-rank test (data were not normally distributed) to compare the differences for entropy and song complexity between the two parts of the song. We performed an exact paired permutation test using Monte Carlo method to compare the repertoire sharing.

2.4. Playback experiments: Subjects and Stimuli.

We carried out playback experiments in the fields surrounding the University of Paris Sud, in June 2014 when blackcaps defend their territory against intruders. The playback experiments were conducted between 0600 and 1200 hours on 12 males paired with a female. As for many songbirds, songs are sung in bouts mainly during the dawn chorus and again at the end of the afternoon (pers. obs, Mason, 1995). We created stimuli using blackcap's songs from the Corsican population in order to prevent any potential dear-enemy effect that could reduce territorial response. To build the stimuli, we used 12 different songs from 10 different males to avoid pseudo replication. Each bird received a set of 3 stimuli: the warble part alone, the whistle part alone and the entire song. Each stimulus consisted of songs separated by 2.5 to 4.5 s of silence to mimic the natural rate, and was played back for 90 s. We rescaled each song part to root mean square equalized amplitudes using a script implemented in Praat (www.gbeckers.nl/pages/praat_scripts/rms_equalize.praat_script). We broadcasted songs with a FoxproFury GX7 remote-controlled autonomous amplifier at the intensity estimated to be normal for the bird (78 dB for warble and 85dB for whistle, Mathevon and Dabelsteen, 2002). The loudspeaker was positioned close to the ground, in a tree grove when possible, within the subject's territory. The playback session was initiated when the subject was inside its territory



at more than 10 m from the loudspeaker. The order in which the 3 stimuli were presented was balanced and presentations of stimuli were separated by at least 10 min to ensure that birds recover a normal activity between playbacks. For each stimulus, the response of the subject was observed during 180 s, corresponding to the broadcast of 90 s of song and 90 s of post-playback silence. Blackcaps display a strong territorial behaviour with stereotyped patterns, which are easy to observe. A male reacts vigorously against territorial intrusion by flying towards the intruder and by landing in its vicinity or flying around it. It also produces songs and calls toward the intruder. We measured the latency before the first song, the number of songs produced during the playback experiment, the latency before the first approach toward the loudspeaker and the time spent between 0 and 5m, between 5 and 10m and at more than 10m from the loudspeaker (Table 3). At the same time, we recorded the songs produced by the focal males during and after the playback experiment.

We first used a Friedman two way ANOVA test to compare the territorial response to the different stimuli. Second, we used a principal component analysis (PCA) after examination of the correlation matrix to create composite scores reflecting the intensity of responses observed during the playback experiment. No variables were highly correlated (Pearson correlation <0.5). We then compared the responses to the different stimuli using an ANOVA test. The dependent variables were the PCA scores and the order of stimulus presentation whereas the type of stimulus (S1, S2 and S3) was the independent variables. Subject identity was included as a random factor.

3. RESULTS

3.1. Acoustics characteristics of the two parts

The amplitude of the whistle is three times higher than the amplitude of the warble (3.1 ± 0.089). Moreover all the other acoustics parameters measured, except part duration, are significantly different between these two parts (Table 1).



Acoustics parameters	Warble	Whistle	GLM (Df =1)	
			F	P-value
peak frequency (Hz)	4036 $\pm$ 28.9	3277.4 $\pm$ 12.7	174.5	>0.001
Bandwidth (Hz)	556 $\pm$ 8.6	463.8 $\pm$ 6.1	40.7	>0.001
quart 25 (Hz)	3534.4 $\pm$ 23.3	3079.1 $\pm$ 10.2	76.9	>0.001
quart 50 (Hz)	4182.1 $\pm$ 27.5	3335.6 $\pm$ 12	266.7	>0.001
quart 75 (Hz)	4990.7 $\pm$ 36.9	3630.6 $\pm$ 16.8	365.5	>0.001
Rhythm	1.02 $\pm$ 0.017	1.5 $\pm$ 0.02	197.5	>0.001
Minimum frequency (Hz)	2247 $\pm$ 29.2	2704.3 $\pm$ 10.4	57.4	>0.001
Maximum frequency (Hz)	6039.8 $\pm$ 65.9	3949.5 $\pm$ 20.3	250.8	>0.001
Part duration (s)	2.34 $\pm$ 0.09	2 $\pm$ 0.06	0.8	0.37
Syllable duration (s)	0.07 $\pm$ 0.001	0.096 $\pm$ 0.001	108.4	>0.001
Tempo	6.9 $\pm$ 0.09	6.2 $\pm$ 0.06	12.8	0.0012

Table 1: Comparison of the acoustic characteristics of warble and whistle parts (mean $\pm$ SE, n=28 subjects).

The warble has a higher peak frequency, higher quartiles values, lower minimum and higher maximum frequencies with a broader bandwidth and a lower rhythm compared to the whistle.

Among all the 280 songs analysed, the warble was more often missing than the whistle (99.9% of songs contain the whistle while 84% contain the warble).

3.2. Repertoire analysis

As one measure of versatility, the entropy of the warble is significantly higher (Warble=-1.43 vs whistle=-2.5, Wilcoxon test $Z=4.6$, $p<0.0005$). Furthermore, the warble is more “complex” (based on the proportion of different syllables) than the whistle part (warble = 0.77 ± 0.05 vs whistle= 0.57 ± 0.04 , Wilcoxon test $Z=2.1$ $p<0.05$). Moreover, there is more sharing between whistle parts of different songs of the same individual than between warble parts ($RS_{warble} = 1.15 \pm 0.24$ vs $RS_{whistle} = 3.43 \pm 0.49$, Permutation test: $t=-4.34$, $p\text{-value}<0.001$). The birds belonging to the same group shared more syllables in the whistle part



than in the warble part (RSwarble intra-pop= 0.022 ± 0.013 vs RSwhistle intra-pop= 0.21 ± 0.07 , Permutation test, $N=6$, $p=0.001$).

Warble and whistle parts seem to have completely different syllable repertoires as we never found syllable sharing between them.

3.3. Playback experiments

3.3.1. Territorial responses

The 12 tested males responded to at least one out of the three different broadcasted stimuli. Male blackcaps responded similarly to the 3 kinds of stimuli when all the behavioural parameters were analysed independently (Table 2).

Behavioural parameters	Stimuli			Friedman test
	Warble	Whistle	Entire song	
Number of individual responding	10	12	11	
Latency (s) of first song	171.7 ± 61.9	78.7 ± 48	134.5 ± 52.3	NS
Number of songs	14.4 ± 5.7	8 ± 4.2	14.5 ± 3.6	NS
Latency (s) of first approach	186.7 ± 72.4	88.5 ± 47.2	145.3 ± 63.3	NS
Time spent (s) at >10m	19.2 ± 11.3	33.1 ± 12.3	29.2 ± 18	NS
Time spent (s) at 5-10m	67.9 ± 28.8	55.2 ± 13.4	82.3 ± 26.3	NS
Time spent (s) at <5m	46.2 ± 21.3	82.9 ± 20.7	58.5 ± 33.1	NS

Table 2: Measures of the territorial responses recorded during playback experiments toward the three stimuli (mean $\pm$ SE, $n=12$ subjects) and results of Friedman test.

Two principal components were extracted explaining 64.1% of the variance of the responses. The latency before the first song and the time spent loaded more strongly on PC1. The number of songs and the latency before the first approach loaded more strongly on PC2 (table 3). PC1 and PC2 scores were not significantly different in response to the different stimuli (Anova, PC1: $F(2,12)= 2.2$, $p\text{-value}=0.34$; PC2: $F(2,12)= 0.17$, $p\text{-value}=0.92$, figure 2



and 3). Although mean values are different there are neither significant differences nor even a clear tendency as the individual variability is very important (see figure 2 and 3).

Behavioural parameters	PC1	PC2
Latency (s) to first song	-0.80	-0.17
Number of songs	0.22	-0.68
Latency (s) first approach	0.31	0.78
Time spent (s) at >10m	0.63	-0.48
Time spent (s) at 5-10m	-0.70	-0.38
Time spent (s) at <5m	0.80	-0.24
eigenvalue	2.32	1.53
Cumulative % variance explained	38.6	64.1

Table 3: Factor loadings of the response variables on the first (PC1) and second (PC2) principal components with eigenvalues and cumulative variances explained.

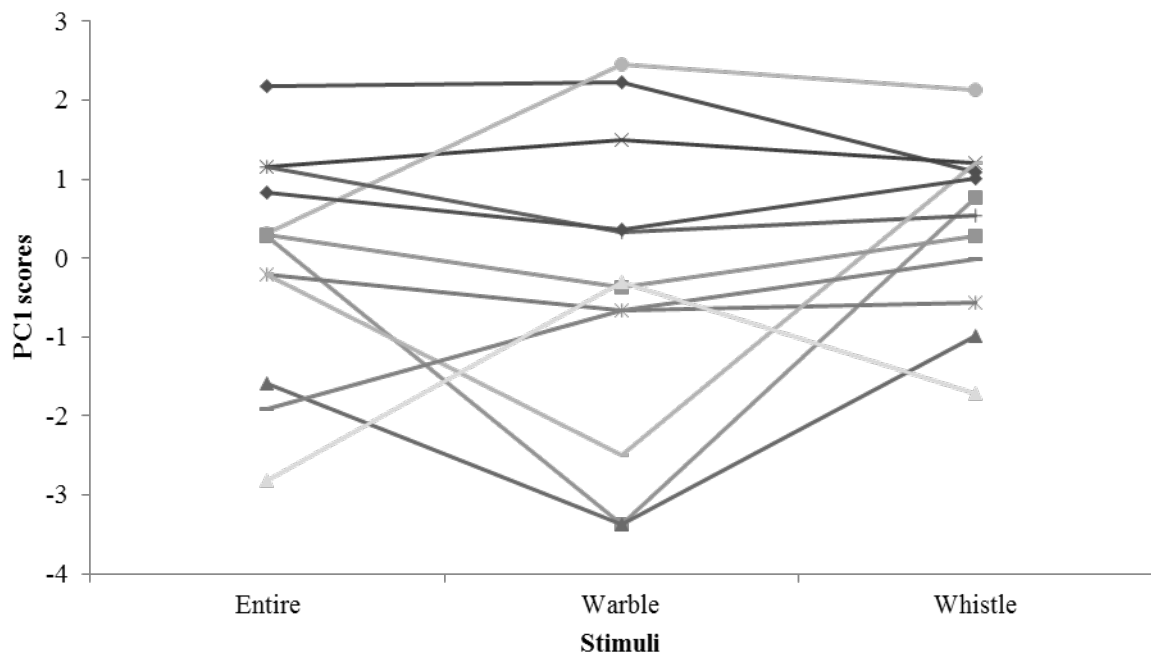


Figure 2: Individual PC1 scores (N=12) in response to the three broadcasted stimuli.

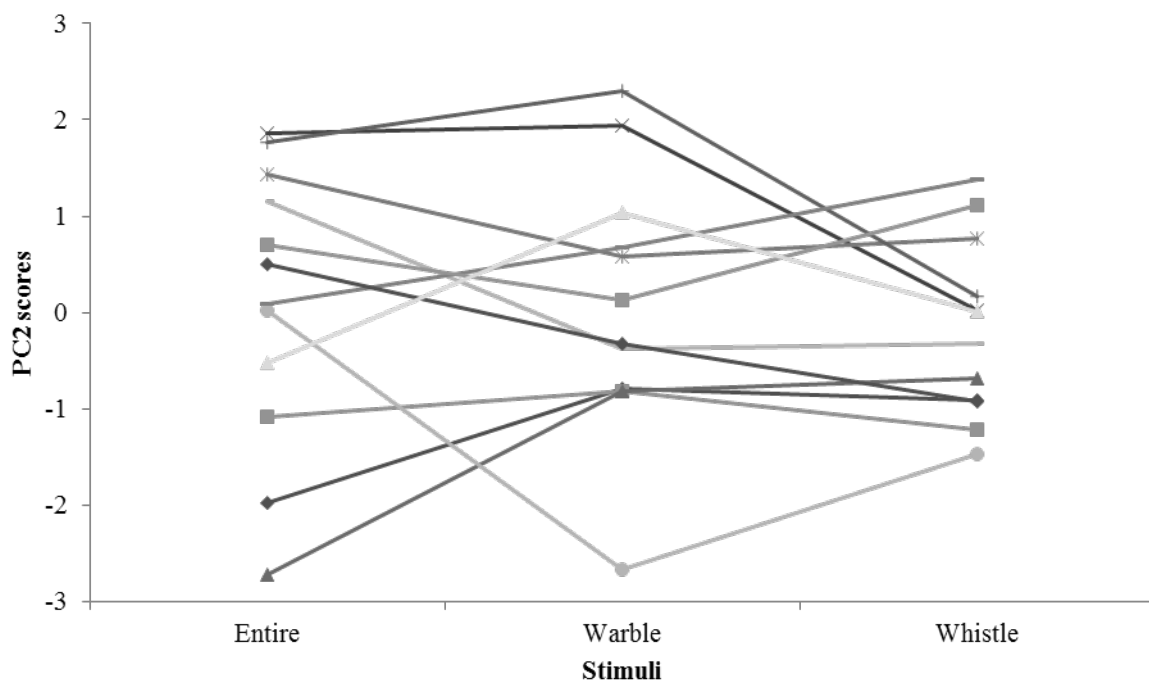


Figure 3: Individual PC2 scores (N=12) in response to the three broadcasted stimuli.

3.3.2. Song responses

Vocal responses overlapping the broadcasted songs are rare (6 out of 72 recorded songs in response to playbacks) and were not included in the analysis as it was impossible to perform acoustic measures on those signals. Only 6 out of 12 males sang in response to all the stimuli, and their vocal response was further analysed. We selected the first four songs following the end of the playback. Males did not always sang the warble parts in response (28/72). We put 0 for the length of the part in this case. We found no statistical difference when comparing the acoustic characteristics of either the warble or the whistle parts for each of the songs sung in response to the 3 broadcasted stimuli (Table 5).

Response	Variables	Warble	Whistle	Entire	Friedman test
Warble	Mean frequency (Hz)	3907 ± 505	4078 ± 50	3827 ± 461	NS
	Bandwidth (Hz)	1713 ± 822	1709 ± 402	1748 ± 551	NS
	Min frequency (Hz)	3078 ± 308	3069 ± 255	3089 ± 365	NS
	Tempo	6.9 ± 1.8	6.3 ± 1.6	6 ± 1.5	NS
	Number of syllables	9.3 ± 4	9.2 ± 2	8.2 ± 3.5	NS
	Mean length (s)	0.56 ± 0.95	0.64 ± 0.77	0.99 ± 0.81	NS



Whistle	Mean frequency (Hz)	3166 ± 169	3181 ± 184	3200 ± 187	NS
	Bandwidth (Hz)	774 ± 116	842 ± 120	844 ± 124	NS
	Min frequency (Hz)	2781 ± 122	2748 ± 165	2767 ± 177	NS
	Tempo	6.3 ± 1.2	6 ± 1	6.2 ± 0.8	NS
	Number of syllables	13.7 ± 4	12.7 ± 4	13.4 ± 4	NS
	Mean length (s)	2.18 ± 0.88	2.13 ± 0.81	2.07 ± 0.69	NS

Table 4: Comparison of acoustics parameters of the two parts of the songs in response to the three stimuli (Mean values ± SE) and results of Friedman test.

4. DISCUSSION

4.1. Two parts with different acoustic parameters: different messages?

First, different messages could be encoded by different syllables as our analysis of the syllable content shows that the two parts do not share any syllable. In the Grey-cheeked fulvetta, *Alcippe morrisonia*, whistled phrases are used for local recognition while harmonic phrases are used for species recognition (Shieh *et al.*, 2013). In the pippits, *Anthus spp.*, species identity is encoded in the terminal part of the song and individual identity in the introductory part (Elfström, 1990). Second, the warble is much more versatile and has a larger syllable repertoire size than the whistle. The repertoire size is often considered as a good predictor of mating success as it has been hypothesized that a larger repertoire size could be linked to higher male quality and that female could use this information to choose a better male. However the correlation between repertoire size and mating success is not so clear and not universal (Forstmeier and Leisler, 2004; Soma and Garamszegi, 2011). Moreover, larger repertoires could also be used in intra-sexual context. In the great tit, *Parus major*, and the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*, intruders are less likely to enter territories when resident males have larger repertoires (Krebs *et al.*, 1978; Yasukawa, 1981). Further experiments would thus be needed to study the role of the warble repertoire size in intra- and intersexual contexts. Third, a higher sharing of syllables between individuals of the same



group is observed in the whistle compared to the warble. Sharing of syllables has been widely associated with group signatures and dialects (Dabelsteen and McGregor, 1996) and has been involved in the modulation of territorial defence behaviours (neighbour-stranger, Mundinger, 1982) as well as preferences in mate choice (Beecher *et al.*, 2000; Espmark and Lampe, 1993). Syllables sharing would indeed facilitate the establishment of territories and therefore fasten access to a female (Payne and Payne, 1997). It has to be noted that in the blackcap song, the proportion of shared syllables is not as high as in other species. In the skylark, 83% of the syllable repertoire is shared between individuals (Briefer *et al.*, 2009) while in the winter wren, *Troglodytes troglodytes*, 90% is shared (Camacho-Schlenker *et al.*, 2011). A functional role of the shared syllables thus remains to be demonstrated in the blackcap.

4.2. Two parts with different acoustic parameters: different audiences?

The warble has a lower amplitude, a higher mean peak frequency, a broader bandwidth (especially with a much higher maximum frequency) compared to the whistle. The warble is likely to be degraded over short distances in the forests where blackcaps live due to reverberation and attenuation whereas the whistle, with higher amplitude, lower frequency and less frequency modulation, has a larger capacity for long-range propagation as shown by propagation studies in this species (Mathevon *et al.*, 2005). Such different capacities of propagation suggest that the warble and the whistle could be directed towards different audiences (Dabelsteen and McGregor, 1996).

It has been suggested that each part of the song could be directed to either a female or a male audience (Collins *et al.*, 2009; Leedale *et al.*, 2015) as in other species (Henry *et al.*, 1994). The warble would be involved in female attraction (Collins, 2004) and the whistle in aggressive male-male interactions (Leedale *et al.*, 2015; Sauer, 1955). These assumptions have been made because the warble is longer when females are fertile (Collins, 2004), and



because the whistle becomes shorter and more stereotyped during male-male interactions (Sauer, 1955). Nonetheless, a recent publication showed that the whistle becomes in fact longer during male-male interactions (Leedale *et al.*, 2015). The results of our playback experiments do support the idea that the whistle part of the song is involved in male-male competition since broadcasting the whistle alone is sufficient to trigger strong territorial behaviours. Males did not lengthen the whistle part in reply to the playbacks. However, the warble part is either absent or shortened in playback situations compared to spontaneous songs, suggesting that the whistle may encode important information related to male-male competition.

Interestingly, males also responded to the broadcast of the warble part alone. They approached the loudspeaker and some of them sung in reply with both warble and whistle parts, as in any other playback situation. Regardless of whether the warble part is primarily directed to females or not, the low-amplitude warble can thus be perceived and decoded by males, suggesting that the warble part can encode relevant information about the male emitter either in territorial competition or in the context of mate guarding.

Finally, it could also be proposed that both parts of the song, with different acoustic characteristics encoding potentially different messages and with a differential susceptibility to degradation, could be used in both intra- and inter-sexual contexts. According to the “acoustics adaptation hypothesis” (Rothstein and Fleischer, 1987), it could rather be postulated that, depending on the context, the two parts of the blackcap song could be directed to public versus private audiences, regardless of the sex of the audience as shown for low-amplitude and high-amplitude songs in other species (Reichard and Welklin, 2014). The “public information” could be the group and species identity and the “private information” could be the individual identity, the male quality, the motivational state and the breeding status. Further experiments are needed to validate such hypotheses, but segregating



information in “private” and “public” parts of a single song appears especially well-suited to an environment with dense vegetation like the blackcap’s one.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the CNRS and the University of Paris Sud. J. L. is funded by a grant from the French Minister of Research and Technology. We thank Arthur Auriol and Sophie Dupont for their help in the field. We are very grateful to Gilles Faggio and Jean-Pierre Moussus for their help in catching and ringing birds and to Thomas Corsi for English improvement. We thank the two anonymous referees for helpful comments on the manuscript.



BIBLIOGRAPHY

- Beecher, M., Campbell, S., Nordby, J., 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Anim. Behav.* 59, 29–37. doi:10.1006/anbe.1999.1304
- Briefer, E., Aubin, T., Rybak, F., 2009. Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* 96, 1067–77. doi:10.1007/s00114-009-0567-0
- Brooks, R., Falls, J., 1975. Song features used in individual recognition. *Can. J. Zool.* 53, 1749–1761. doi:10.1139/z75-101
- Byers, B.E., 2011. Birdsong, migration and sexual selection: a skeptical view. *Anim. Behav.* 82, 2–4. doi:10.1016/j.anbehav.2011.02.031
- Camacho-Schlenker, S., Courvoisier, H., Aubin, T., 2011. Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*. *Behav. Processes* 87, 260–7. doi:10.1016/j.beproc.2011.05.003
- Catchpole, C.K., Slater, P.J.B., 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press; 2 edition.
- Collins, S., 2004. Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong, in: Marler, P., Slabbekoorn, H. (Eds.), *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press, pp. 39–79. doi:10.1016/B978-012473070-0/50005-0
- Collins, S. a, de Kort, S.R., Pérez-Tris, J., Tellería, J.L., Kort, S. De, 2009. Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 585–590. doi:10.1098/rspb.2008.1011
- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., 1996. Communication networks, in: Kroodsma, D., Miller, E.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, pp. 409–425.
- Elfström, T.S., 1990. Individual and species-specific song patterns of Rock and Meadow Pipits: physical characteristics and experiments. *Bioacoustics* 2, 277–301.
- Espmark, Y., Lampe, H., 1993. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics* 5, 33–65.
- Forstmeier, W., Leisler, B., 2004. Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: changing patterns in space and time. *Behav. Ecol.* 15, 555–563. doi:10.1093/beheco/arh051
- Henry, L., Hausberger, M., Jenkins, P.F., 1994. The use of song repertoire changes with pairing status in male European Starling. *Bioacoustics* 5, 261–266. doi:10.1080/09524622.1994.9753256
- Hultsch, H., Todt, D., 1981. Repertoire Sharing and Song-Post Distance in Nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 183–188.
- Krebs, J., Ashcroft, R., Webber, M., 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature* 271, 539–542. doi:10.1038/271539a0
- Leedale, A.E., Collins, S. a, de Kort, S.R., 2015. Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) increase the whistle part of their song in response to simulated territorial intrusion. *Ethology* n/a–n/a. doi:10.1111/eth.12349



- Marler, P.R., Slabbekoorn, H., 2004. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press.
- Mason, C.F., 1995. *The blackcap (Hamlyn Species Guide)*. Hamlyn, London.
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., da Silva, M.-L., Sebe, F., Boscolo, D., 2008. Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PLoS One* 3, e1580. doi:10.1371/journal.pone.0001580
- Mathevon, N., Dabelsteen, T., 2002. Why do songbirds sing intensively at dawn? A test of the acoustic transmission hypothesis. *Acta Ethol.* 4, 65–72. doi:10.1007/s10211-001-0056-8
- Mathevon, N., Dabelsteen, T., Blumenrath, S.H., 2005. Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. *J. Acoust. Soc. Am.* 117, 442. doi:10.1121/1.1828805
- McGregor, P.K., 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.
- 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*. Academic press, New York, pp. 147–208.
- Nelson, D.A., 1989. Song frequency as a cue for recognition of species and individuals in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *J. Comp. Psychol.* 103, 171–176. doi:10.1037/0735-7036.103.2.171
- Nelson, D.A., Poesel, A., 2007. Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in white-crowned sparrow song. *Anim. Behav.* 74, 1073–1084. doi:10.1016/j.anbehav.2007.01.018
- Payne, R.B., Payne, L.L., 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning bird songs, in: Snowdon, C.T., Hausberger, M. (Eds.), *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, pp. 57–84.
- Reichard, D.G., Welklin, J.F., 2014. On the existence and potential functions of low-amplitude vocalizations in North American birds. *Auk* 132, 156–166. doi:10.1642/AUK-14-151.1
- Rothstein, S.I., Fleischer, R.C., 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *Condor* 89, 1–23.
- Sauer, F., 1955. Über variationen der Artgesänge bei Grasmücken. Ein beitrage zur Frage des “Leierens” des Monchsgrasmücke. *J. Ornithol.* 96, 129–146.
- Shieh, B., Liang, S., Yuan, H., Chen, C., 2013. Experimental evidence that distinct song phrases in the Grey - cheeked Fulvetta / dialect recognition. *Ibis (Lond. 1859)*. 155, 32–41.
- Soma, M., Garamszegi, L.Z., 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behav. Ecol.* 22, 363–371. doi:10.1093/beheco/arq219
- Tchernichovski, O., Nottebohm, F., Ho, C., Pesaran, B., Mitra, P., 2000. A procedure for an automated measurement of song similarity. *Anim. Behav.* 59, 1167–1176. doi:10.1006/anbe.1999.1416
- Wesołowski, T., 2011. Blackcap *Sylvia atricapilla* numbers , phenology and reproduction in a primeval forest – a 33-year study. *J. Ornithol.* 2, 319–329.
- Yasukawa, K., 1981. Song and territory defense in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 98, 185–187.

Chapitre 2

Acoustic but no genetic divergence in migratory and sedentary populations of blackcaps, *Sylvia atricapilla*

Juliette Linossier¹, Sándor Zsebők², Emmanuelle Baudry³, Thierry Aubin¹, Hélène Courvoisier¹

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

²Behavioural Ecology Group, Eötvös Loránd University, H-1121, Pázmány Péter sétány 1/c., Budapest, Hungary

³ Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079 - Université Paris-Sud / CNRS / AgroParisTech, F-91405 Orsay Cedex, France

Submitted to the Biological Journal Of The Linnean Society



Synthèse

CONTEXTE :

Une conséquence de la transmission culturelle par apprentissage des chants chez les oiseaux chanteurs est l'apparition de dialectes. On parle de dialecte lorsqu'il existe des différences dans le chant des oiseaux d'une même espèce liées à la répartition géographiques des individus (Kroodsma 2004, Podos & Warren 2007). Les caractéristiques des dialectes (taux de partage, frontière,...etc) varient non seulement entre espèces mais aussi à l'intérieur d'une espèce. Le taux de dispersion des individus et le mode d'apprentissage sont deux facteurs qui vont influencer la structuration du dialecte. Le taux de dispersion va aussi avoir une influence sur la structure génétique des populations. Les populations migratrices ont une plus grande dispersion que les populations sédentaires. Ainsi le mode de migration pourrait influencer la structuration des dialectes et la structure génétique des populations au sein d'une même espèce. C'est ce phénomène que nous avons étudié chez la fauvette à tête noire, une espèce qui possède à la fois des populations migratrices et des populations sédentaires.

QUESTIONS :

- La structuration génétique de populations migratrices et sédentaires est-elle différente ?
- La structuration acoustique des chants de populations migratrices et sédentaires est-elle différente ?

METHODES :

-L'étude a été effectuée sur 2 groupes appartenant à une population migratrice en région parisienne et 3 groupes appartenant à une population sédentaire en Corse. 27 mâles ont été bagués et enregistrés. Nous avons également prélevé 53 échantillons sanguins de mâles appartenant à ces groupes afin d'étudier la structuration génétique des populations.

-20 chants par individu ont été analysés afin d'étudier la structure acoustique des groupes mais aussi les caractéristiques des dialectes des deux populations.



RESULTATS:

-Il n'y a pas de différences génétiques claires entre les deux populations et les individus ne sont pas apparentés au sein des groupes.

- Les individus migrateurs ont des ailes plus longues que les sédentaires.

-Les individus appartenant au même groupe ou à la même population partagent plus de syllabes et de phrases que ceux appartenant à différents groupes ou différentes populations.

-Le taux de partage de syllabes et de phrases est le même pour les deux populations.

CONCLUSION:

Malgré des différences morphologiques (longueur d'ailes), la faible différenciation génétique observée entre les deux populations semble indiquer que leur divergence est récente et que des flux génétiques inter-populations pourraient encore être importants.

Cependant nous avons mis en évidence au niveau de la deuxième partie du chant, le warble, la présence d'un micro dialecte basé sur le partage de syllabes et de phrases. De plus et de façon inattendue, nous avons montré que les individus migrateurs partagent autant de phrases et de syllabes avec leurs voisins que les individus sédentaires. Les individus au sein des groupes n'étant pas apparentés il n'y a donc pas de philopatrie. Ainsi, ces taux de partage de syllabes et de phrases identiques pour des populations ayant des taux de dispersions différents (plus grand pour la population migratrice), pourraient indiquer que les individus adultes sont capables d'adapter leur chant au chant de leur voisin, soit par apprentissage (la fauvette serait dans ce cas une espèce à apprentissage ouvert), soit en sélectionnant dans leur répertoire les éléments partagés.



Acoustic but no genetic divergence in migratory and sedentary populations of blackcaps, *Sylvia atricapilla*

Authors: Juliette Linossier¹, Sándor Zsebők², Emmanuelle Baudry³, Thierry Aubin¹, Hélène Courvoisier¹

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

²Behavioural Ecology Group, Eötvös Loránd University, H-1121, Pázmány Péter sétány 1/c., Budapest, Hungary

³ Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079 - Université Paris-Sud / CNRS / AgroParisTech, F-91405 Orsay Cedex, France

Corresponding author:

Juliette Linossier

E-mail address: juliette.linossier@u-psud.fr

Ph: +33169154964

Fax: +33168157726





Abstract

In songbirds, territorial songs are key regulators of sexual selection and are learned from conspecifics. The cultural transmission of songs leads to divergence in song characteristics within populations, which can ultimately lead to speciation. Many songbirds also migrate, and individual differences in migratory behaviors can influence population genetic structure and local song differentiation.

Blackcaps, *Sylvia atricapilla*, exhibit versatile territorial songs and show diversity in migration behaviors. They are therefore a good model to study the relationships between migratory patterns, song variation, and genetic diversity. We studied a migratory population (two groups near Paris) and a sedentary population (three groups in Corsica). All of the birds were ringed and blood samples taken in order to study genetic relatedness using 17 microsatellite loci. A detailed song analysis showed that this species has a complex repertoire (>100 syllables), which required the development of a semi-supervised method to classify different categories of syllables and compare sequences of syllables.

Our analysis showed no genetic structuring among populations: individuals belonging to the same group were not genetically closer than those from different groups. However, we found a strong wing-size difference between sedentary and migratory populations. We also showed that geographical variations in songs rely at least on both syllable and sequence content. Surprisingly, despite a higher turn-over of individuals, migratory groups share as much syllables and sequences than sedentary groups, which raises interesting issues on song learning and maintenance of dialects in migratory birds.

Keywords

Acoustic analysis- birdsong-Blackcap-cultural transmission-evolution-dialect- distance-genetic





INTRODUCTION

In songbirds, territorial songs are key regulators of sexual selection and are learned from conspecifics. The cultural transmission of songs leads to divergence in song characteristics within populations. These geographic song variations, designated as dialects, highly differ among species. In species producing only one song type, close individuals produce one song per dialect area (e.g., redwing, *Turdus iliacus*, Bjerke and Bjerke 1981). For species with a wider repertoire, individuals can share songs (e.g., winter wren, *Troglodytes troglodytes*, Camacho-Schlenker, Courvoisier, and Aubin 2011), syllables (e.g., great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* Węgrzyn and Leniowski, 2009), or sequences of syllables (e.g., skylark, *Alauda arvensis*, Briefer *et al.* 2008). Moreover, the boundary between song dialects can be sharp, as with European redwings (Bjerke & Bjerke, 1981) or changes can occur gradually, as with white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys* (Baptista, 1977), with bilingual males in dialect contact zones.

Dialect characteristics not only differ among species but also within species. In the white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*, populations share whole songs while other share only song segments (Hughes *et al.*, 1998). Moreover, neighboring birds from sedentary populations show a high degree of song sharing, while neighboring birds from migratory populations do not. In the migratory population, non-neighbors and neighbors shared the same amount of songs (Wilson, Towner, & Vehrencamp, 2000; Nelson, Khanna, & Marler, 2001).

Migration patterns are known to influence the spatial variation of songs, as various studies have shown that males in sedentary species share more songs with their neighbors than males from migratory species (Ewert & Kroodsma, 1994; Kroodsma & James, 1994; Kroodsma *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 2000; Nelson *et al.*, 2001; Handley & Nelson, 2005). An important factor linked to the migratory behavior that could impact the spatial variation of songs is the higher natal and breeding dispersal in migratory population (Paradis *et al.*, 1998). Dispersal will not only influence song variation but has also been considered as an important factor influencing population genetic structure.

The vocal learning strategy is also an important factor influencing the song variation counterbalancing the effect of dispersal. We can classify songbird in three categories (Beecher & Brenowitz, 2005): birds that are learning their song before natal dispersal, birds that are learning during their first year post-dispersal and finally birds that can learn new song all their life. Thus when the learning process is limited to the first or second year, we should expect song sharing to be lower in migratory populations than in sedentary ones, because of higher dispersal. Hence, in different populations of the same species, differences in migratory patterns could be reflected in songs.



Thus, difference in life history, like migration patterns, is likely to influence not only dialect characteristics of populations, but also genetic structure. However, the relationship between migration pattern, dialects and genetic structure has received little attention to date.

The blackcap, *Sylvia atricapilla*, is a small passerine used as a model species to study the process of speciation linked to the evolution of different migratory patterns (Berthold & Terrill, 1988; Berthold *et al.*, 1990; Helbig, 1991; Pérez-Tris & Tellería, 2002; Rolshausen *et al.*, 2009, 2013). Indeed, in this species, three migratory roads have been described. Blackcaps breeding in Western Europe tend to migrate southwest in the fall toward Spain and then to the south of West Africa. Those that breed in Eastern Europe migrate to the southeast. In addition, some blackcaps breeding in Central Europe now migrate toward the northwest and spend winter in England (Irwin, 2009). Moreover, a tendency to sedentarization is observed in the south of Europe (Pérez-Tris & Tellería, 2002; Pérez-Tris *et al.*, 2004). These different migratory directions are genetically encoded (Helbig, 1991; Rolshausen *et al.*, 2013). The differences in migratory pattern have been associated with low genetic divergences, but more so with phenotypic differences such as plumage color and wing and beak morphology (Rolshausen *et al.*, 2009). It has also been suggested that the length of different parts of the song could differ between migratory and sedentary populations (Collins, 2004). However, a detailed analysis of the geographic variations in the blackcap songs in the context of different migratory patterns has never been undertaken to date. Males display versatile continuous songs lasting three to seven seconds with two parts that can be easily distinguished by ear. The first part, “the warble,” has a lower amplitude and syllables with a higher frequency than the second part, “the whistle.” In the present paper, we studied different groups of blackcap neighbors in a migratory population and a sedentary one. We undertook genetic and morphologic studies to examine possible differences among groups and populations. In parallel, we also performed a detailed acoustic analysis to study the micro- and macro-geographical variations of songs. We hypothesized that sedentary groups of neighbors would be closer to each other both genetically and acoustically compared to migratory neighbors.

MATERIALS AND METHODS

Study areas, subjects, and song recordings

This study was carried out in France during the breeding season from March to July 2013.

Two groups of migratory birds (Orsay and Gif in the south of Paris) and three groups of sedentary birds (Vallecalle, Nebbiu, and Aitone in Corsica) were studied. Orsay, Gif, Nebbiu, and Vallecalle are plain populations, while Aitone is an isolated mountain population. Twenty-seven males established in these five



different groups (three to nine males with contiguous territories per group, table 1) were individually recorded between 0600 and 1200 hours Greenwich mean time using a Marantz PMD 661 numeric recorder (sampling rate: 44.1kHz) connected to a Sennheiser MKH70 directional microphone (frequency response: 50Hz to 20kHz $\pm$ 1dB).

		Recorded	Blood sample
Paris	Orsay	8	17
	Gif	3	14
Corse	Nebbiu	3	5
	Vallecalle	5	6
	Aitone	9	11

Table 1 Number of individuals recorded and number of blood sample taken on individuals in each group.

To individually identify the males during the breeding season, each adult male was caught in a mist net and ringed with a unique combination of three plastic color rings. We also measured the wing length with a dial calipers and body weight with a spring scale. Blood samples were also taken from the brachial veins and stored in buffer PBS for genetic analysis. We took the GPS coordinates of each male to locate the individual territory boundaries. To study the genetic structure of the groups and increase the sample size for genotyping, blood samples were also taken from additional males adult birds in each location (table 1). In total, 53 blood samples collected during 2013 and 2014 were analyzed.

PCR and genotyping

Genomic DNA was extracted from blood samples using the DNeasy Blood and Tissue kits from Qiagen following manufacturer's protocol. A total of 17 microsatellite markers developed for the blackcap were used (Segelbacher *et al.*, 2008; Mettler *et al.*, 2013). F-primers were fluorescently labelled using the commercially available dyes, FAM, VIC, NED, and PET. Microsatellite loci were amplified with polymerase chain reaction (PCR) for all individuals in 10 μ l reaction mix containing 5 μ l HotStarTaq Master Mix kit, 0.4 μ l forward primer (10 μ M), 0.4 μ l reverse primer (10 μ M), 3.2 μ l H₂O, and 1 μ l extracted genomic (concentration 61.78ng/ μ L $\pm$ 1.16). DNA. PCR conditions were as follows: 15 min at 94°C for DNA denaturation, 35 cycles of [30 sec denaturation at 94°C, 3 min hybridization at 54°C, and 30 sec elongation at 72°C], and a final elongation step of 15 min at 72°C. PCR products were analyzed by the Gentyane platform (UMR INRA 1095) using an ABI 3700 capillary DNA sequencer (Applied Biosystems). The size of the microsatellite alleles was calculated using Genemapper software (Applied Biosystems).



Due to the small size of the groups, genotypic linkage disequilibrium, observed and expected heterozygosities (HO and HE), and deviations from Hardy Weinberg Equilibrium (HWE) were estimated for the whole sample with Genepop v4.2 (Rousset, 2008). For both Hardy-Weinberg and linkage disequilibrium tests, we used the Bonferroni correction to take into account multiple tests.

The genetic structure was investigated using the MCMC model-based clustering method implemented in STRUCTURE software v2.3.4 (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000). We used the LOCPRIOR model, which use sampling locations as prior information to assist the clustering. Because we analyzed a total of five different groups from two different main geographic locations, the model was run for K varying between 1 and 5, with five iterations per K (Burn-in: 25,000; Repetitions: 100,000). An analysis of molecular variance (AMOVA) was also performed with GenAlex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006, 2012) to further study the genetic structure.

Relatedness between individuals in each population was examined for overall pairwise relatedness using the GenAlEx 6.5 program (Peakall & Smouse, 2006, 2012). Pairwise relatedness (r) estimates were calculated using the method of Queller and Goodnight (1989). An average of pairwise relatedness within populations was estimated using GenAlex Pops Mean option with 999 permutations and 1,000 bootstraps to estimate the 95% confidence interval (CI) around r . This was used to test the assumption that the average pairwise relatedness within group values did not differ significantly from the relatedness estimated from a pair of randomly chosen individuals.

Song analysis

Avisoft SASLab pro v.5.2.07 software was used for song analyses. Song files were first high-pass filtered (fast Fourier transform [FFT] filtering, cut-off frequency: 1600Hz) to remove the low-frequency background noise. We then selected 20 songs per individual with the highest signal-to-noise ratio. Songs were visualized on a sound spectrogram (FFT-length: 1024; Frame: 100%; Hamming window). A syllable was defined as a continuous trace on the sound spectrogram or a group of continuous traces spaced out by less than 25 ms. The start and end of each syllable was marked manually on the oscillogram.

We only analyzed the whistle part of the song to study syllable and phrase sharing, as a previous study showed that the dialect could be encoded in this part (Linossier *et al.* in press). For each individual and each syllable, we measured the following eight frequency parameters: the frequency of maximum amplitude (peak frequency, measured on the mean spectrum of the entire syllable), the frequency values at the upper limit of the first (25%), second (50%), and third (75%) quartiles of energy, the minimum frequency, the maximum frequency, the



bandwidth (difference between maximum and minimum frequency), and the Wiener entropy based on the width and uniformity of the power spectrum. As temporal parameters, we measured the duration of syllables (duration), the duration of gaps between two consecutive syllables (gap), and the duration of each syllable plus the following gap (interval). We then used the temporal parameters to calculate the rhythm (ratio of syllable duration per gap duration) and tempo (number of syllables per unit of time). For each parameter of each individual, we then calculated an average value.

We used a semi-supervised method to classify all syllables into syllables types. First, we extracted 31 acoustics parameters (see Supplementary material) from each syllable. We measured the peak frequency of each syllable at the maximum spectrum of the entire element and at 21 points equally distributed along the syllable. We then manually classified only part of the syllables (2,000 out of 13,561 syllables) with a Matlab program (The MathWorks, Natick, MA, USA) (Garamszegi *et al.*, 2012). Based on the manual classification results, we conducted a Local Fisher Discriminant Analysis (Sugiyama *et al.*, 2010) to construct four new parameters. Finally, using these four new parameters, we conducted k-means (200 groups) classification on all 13,561 syllables.

We estimated the syllable repertoire sharing as $sRS = 1 - 0.5 * \sum |O_{is} - O_{js}|$, where O_{is} is the relative occurrence of syllable s (measured as the number of times syllable s is detected in the song record/total number of syllables analyzed in the song record) for individual i , while O_{js} is the relative occurrence of the same syllable for individual j (Garamszegi *et al.*, 2012).

We also examined the sequential matching of songs between individuals, taking into account 10 songs from each individual. We considered that two songs shared a phrase when at least three consecutive syllables matched. For that, we used a custom-made program in the Matlab framework. For each syllable, the frequency track/curve (with sliding FFT window, window length 512 points, Hamming window with 80% overlap) was first calculated, using the peak frequency at each time point. The curve of the frequency for the whole song (leaving out the pause between syllables) was then constructed, and the best frequency alignment between two songs based on three-syllable length was assessed. We considered a sequence as a shared phrase when the maximum frequency differences between the two sequences were less than 175Hz. We calculated the phrase repertoire sharing (pRS) as the number of shared phrases between two males divided by the number of song comparisons (10*10). To assess the efficiency of our method, we analyzed the sharing in 10 pairs of individuals with different degrees of shared phrases using our automatic search program. Next, we generated sonograms for these individuals' pairs,



manually registered the sharing by eye, and calculated the pRS for the automatic and manual method. We found a correlation of 0.9 between the automatic and manual detection of phrase sharing.

Statistical analyses

As acoustic measurements are likely to be correlated, we performed a principal component analysis.

We then used linear mixed models implemented in R3.1.2 and the add-on package nlme (Pinheiro *et al.*, 2007) on the PC scores to test acoustics differences between populations and groups. For each individual, 20 songs were included in the model, and intra-individual variation was taken into account by including the individual as a random factor. Population and group were included as fixed factors. We examined the residuals to ensure the normal distribution of error.

We performed a Wilcoxon signed-rank test using the Monte Carlo method to compare the syllable and phrase sharing.

We analyzed the relationship between geographic distance and syllable or phrase sharing using Mantel tests with 9,999 permutations implanted in R package ade4.

All results are given as mean $\pm$ S_E.

RESULTS

Genetic diversity

Observed heterozygosities were high, ranging from 0.61 to 0.68 with a mean observed heterozygosity of 0.671 $\pm$ 0.024 (Table 2). Among the 136 linkage disequilibrium tests conducted, 7 were significant at the 0.05 level, which is almost exactly the number expected by chance (136*0.05=6.8); none were significant after using the Bonferroni correction. All of the loci can therefore be considered as genetically independent. Of the 17 Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) tests, 3 indicated a deficiency of heterozygotes after a Bonferroni correction, suggesting the possible presence of null alleles. These three loci were excluded from further analyses.



Population	Group	N	Ae $\pm$ SE	Ho $\pm$ SE	He $\pm$ SE	Migratory status
Paris	Orsay	17	5.32 $\pm$ 0.8	0.62 $\pm$ 0.04	0.75 $\pm$ 0.04	Migratory
Paris	Gif	14	4.77 $\pm$ 0.75	0.61 $\pm$ 0.03	0.74 $\pm$ 0.03	Migratory
Corsica	Nebbiu	5	3.14 $\pm$ 0.24	0.65 $\pm$ 0.08	0.66 $\pm$ 0.03	Sedentary
Corsica	Vallecalle	6	3.8 $\pm$ 0.36	0.68 $\pm$ 0.06	0.7 $\pm$ 0.03	Sedentary
Corsica	Aitone	11	4.21 $\pm$ 0.48	0.62 $\pm$ 0.05	0.72 $\pm$ 0.03	Sedentary

Table 2 Genetic characteristics of the five groups. Ae = No. of Effective Alleles = $1 / (\sum p_i^2)$. Ho = Observed Heterozygosity = No. of Hets / N. He = Expected Heterozygosity = $1 - \sum p_i^2$

Genetic structure

STRUCTURE analysis identified the highest posterior probability for the number of genetic cluster to be K=1 (Mean value of ln likelihood = -2676.1). Only one population could thus be assigned. However, after analyzing the molecular variance, we found that 6% of the total variance was due to among-populations variance, which is significantly higher than random ($\Phi_{Pt} = 0.62$, $P(\text{random} \geq \text{data}) = 0.001$).

Males within groups were not significantly related compared to the null hypothesis (unrelated). All r fell inside the 95% CI permuted under the null hypothesis (Figure 1).

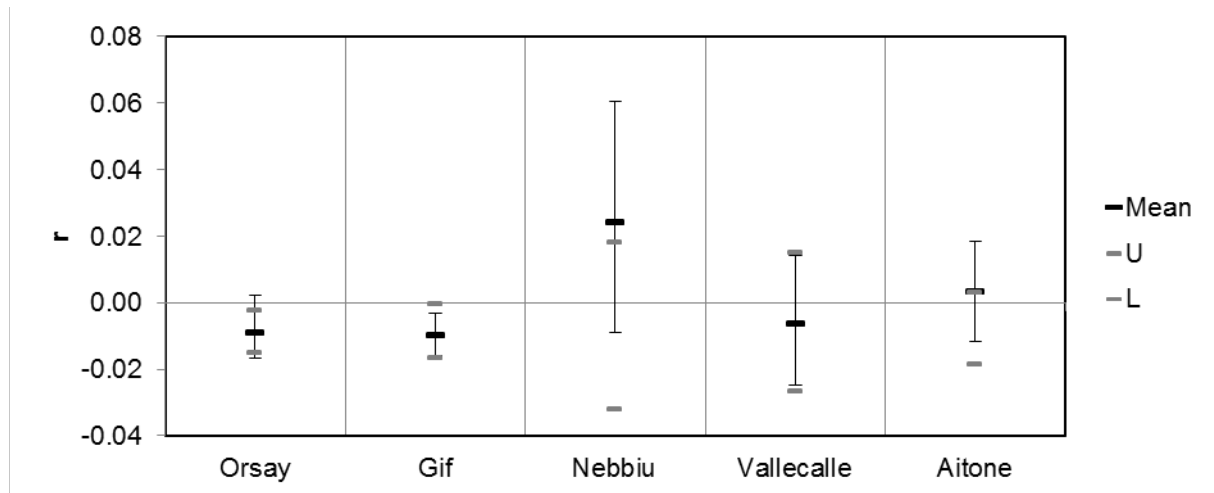


Figure 1 Mean pairwise genetic relatedness within groups with error bars around the mean. U and L are upper and lower 95% confidence bounds of the null hypothesis of no difference across populations (from 1,000 permutations)

Morphological differences

The migratory blackcaps have significantly longer wings than sedentary individuals (migratory = 76.5 ± 1.6 mm vs. sedentary = 70.8 ± 1.7 mm, t-test p-value < 0.01 , $n=72$) for the same weight (migratory = 17.3 ± 0.15 g vs. sedentary = 17 ± 0.19 g, Test T p-value = 0.2, $n=72$)

Acoustic characteristics

Warble part of the blackcap song

We extracted three principal components (PCs) explaining 70% of the variance (Table 3). The frequency parameters loaded most strongly on PC1, while the temporal parameters loaded on PC2. Entropy, maximum frequency, and rhythm loaded on PC3. PC2 scores were significantly different between populations and groups, while PC1 and PC3 scores were not significantly different (Table 5, Figure 2).



Warble	PC1	PC2	PC3
Bandwidth (Hz)	-0.10	0.09	0.01
Syllable duration (s)	0.01	0.41	-0.38
Entropy	-0.29	0.09	0.44
Minimum frequency (Hz)	-0.39	0.04	0.16
Maximum frequency (Hz)	-0.15	-0.20	-0.54
Peak frequency (Hz)	-0.40	-0.12	-0.05
Quartile 25 (Hz)	-0.39	-0.16	-0.23
Quartile 50 (Hz)	-0.44	-0.10	-0.03
Quartile 75 (Hz)	-0.42	0.00	0.10
Rhythm	-0.09	0.09	-0.52
Number of syllables/song	-0.15	0.44	0.05
Song duration	-0.13	0.53	0.02
Tempo	-0.02	-0.49	0.05
Eigenvalue	2.194	1.594	1.317
Cumulative % variance explained	37	57	70

Table 3 Factor loadings of the acoustic measurements of the warbles on the first (PC1), second (PC2), and third (PC3) principal components, and related eigenvalue and cumulative variance explained

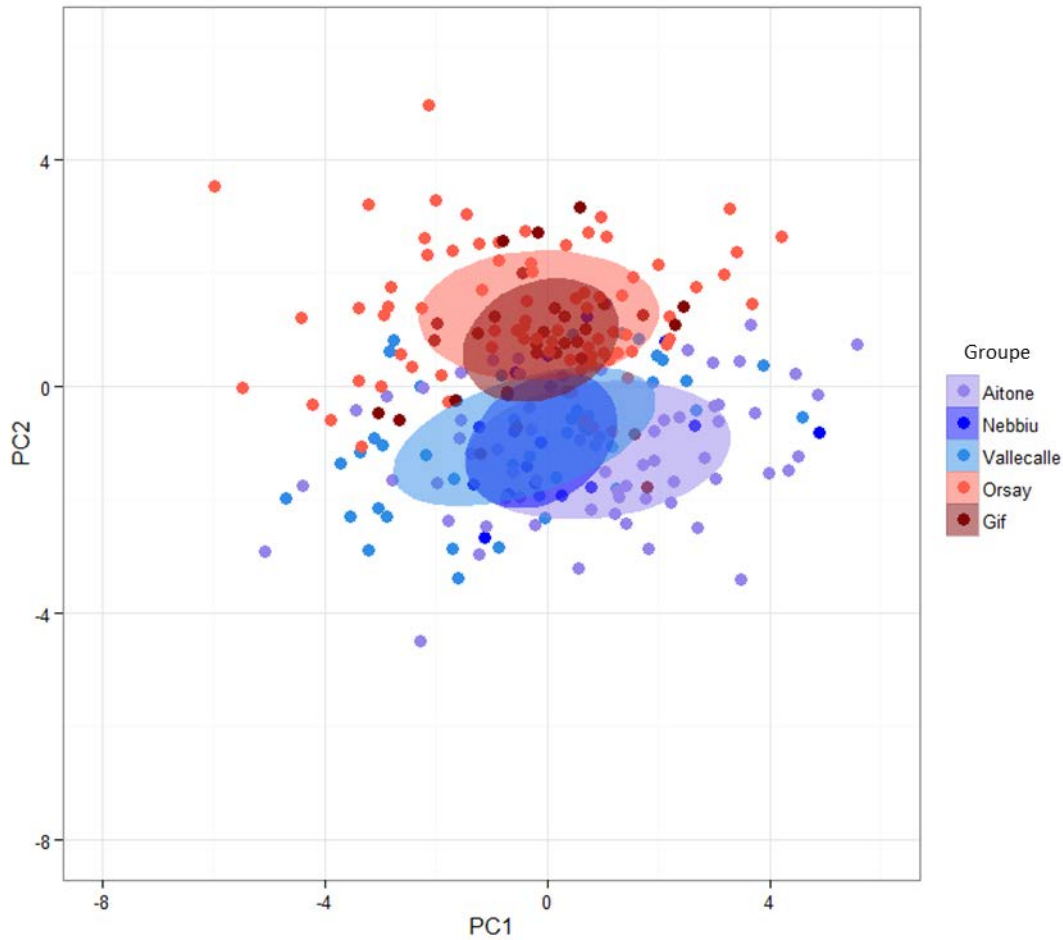


Figure 2 Plot of the warble parts of songs. The colors indicate the groups/populations, and the ellipses encompass 50% confidence spaces for each group

Whistle part of the blackcap song

We also extracted three PCs explaining 73% of the variance (Table 4). The frequency parameters loaded most strongly on PC1, while the temporal parameters loaded on PC2. Syllable duration loaded on PC3. PC2 and PC3 scores were significantly different between populations and groups (Table 5), while PC1 scores were significantly different between groups only (Table 5, Figure 3).



Whistle	PC1	PC2	PC3
Bandwidth (Hz)	-0.13	0.14	0.18
Syllable duration (s)	-0.04	0.57	0.21
Entropy	-0.28	-0.25	0.24
Minimum frequency (Hz)	-0.39	-0.09	0.05
Maximum frequency (Hz)	-0.23	0.27	-0.33
Peak frequency (Hz)	-0.40	0.06	-0.12
Quartile 25 (Hz)	-0.41	0.07	-0.18
Quartile 50 (Hz)	-0.43	0.01	-0.08
Quartile 75 (Hz)	-0.40	-0.08	-0.01
Rhythm	-0.02	0.37	0.14
Number of syllables/song	-0.11	-0.38	0.40
Song duration	-0.09	-0.08	0.60
Tempo	0.04	-0.46	-0.39
Eigenvalue	5.14	2.48	1.83
Cumulative % variance explained	40	59	73

Table 4 Factor loadings of the acoustic measurements of the whistles on the first (PC1), second (PC2), and third (PC3) principal components, and related eigenvalue and cumulative variance explained

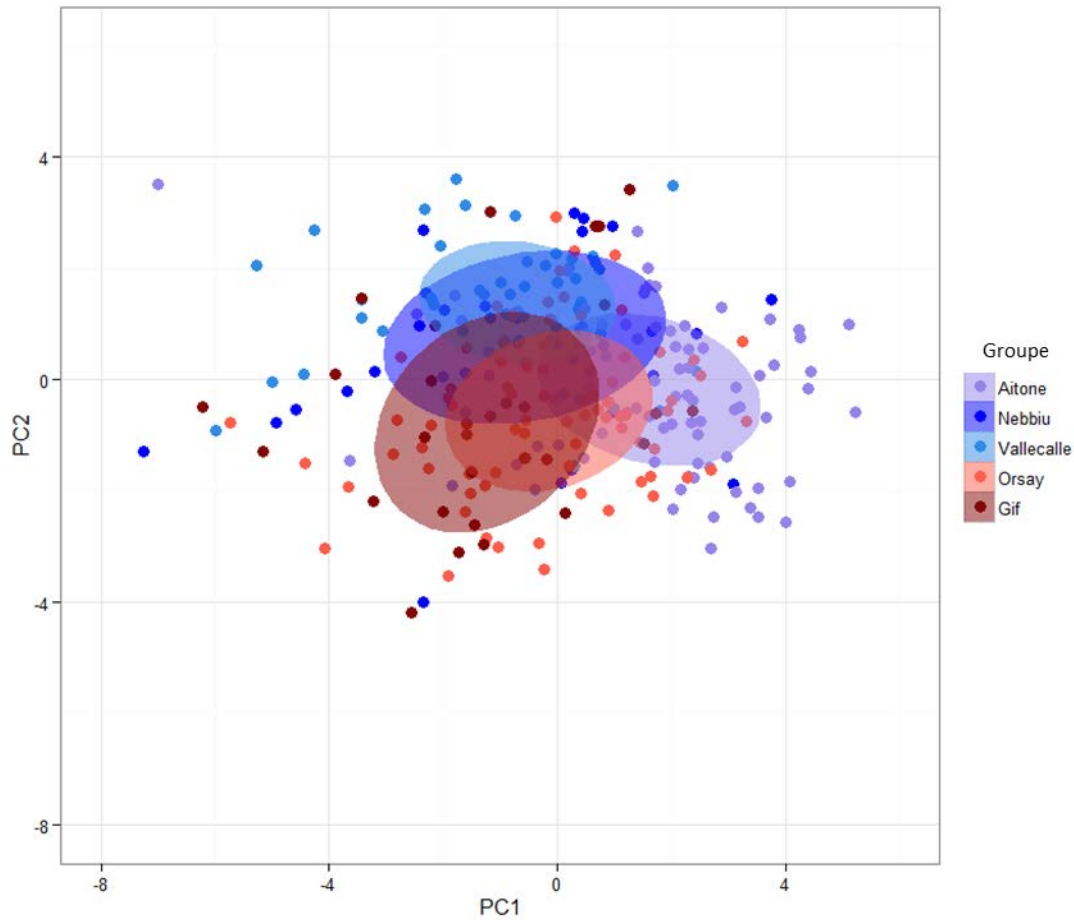


Figure 3 Plot of the whistle parts of songs. The colors indicate the groups/populations, and the ellipses encompass 50% confidence spaces for each group

		Difference	
		Inter-population	Inter-group
Warble	PC1	$F_{1,26} = 1.5$ p-value =0.23	$F_{4,23} = 1.15$ p-value =0.36
	PC2	$F_{1,26} = 86$ p-value <0.0001	$F_{4,23} = 22.1$ p-value <0.0001
	PC3	$F_{1,26} = 0.023$ p-value =0.88	$F_{4,23} = 1.55$ p-value =0.22
Whistle	PC1	$F_{1,26} = 3.65$ p-value =0.067	$F_{4,23} = 8.99$ p-value =0.0002
	PC2	$F_{1,26} = 7.42$ p-value =0.011	$F_{4,23} = 4.92$ p-value =0.0051
	PC3	$F_{1,26} = 4.56$ p-value =0.042	$F_{4,23} = 3.35$ p-value =0.027

Table 5 Results of fitting linear mixed models with statistics (F-values and p-values). Population or group was included as a fixed factor. Significant values are in bold

**Repertoire analysis at the syllable level**

Syllable sharing is higher intra-population than inter-population in the whistle part of the song (inter sRS= 0.49 ± 0.007 vs. intra sRS= 0.52 ± 0.006 , figure 4) (Wilcoxon signed-rank test, $z=2.58$ $p<0.01$). Moreover, birds belonging to the same group had significantly more syllables in common in their repertoire (intragroup sRS= 0.55 ± 0.008), than those from different groups (intergroup sRS= 0.49 ± 0.01) (Wilcoxon signed-rank test, $z=4.4$ $p=0.01$). There was no significant difference in syllable sharing between migratory and sedentary populations (Paris sRS= 0.55 ± 0.02 Corsica sRS= 0.56 ± 0.01 , Wilcoxon rank sum test $w=772$, $p=0.91$).

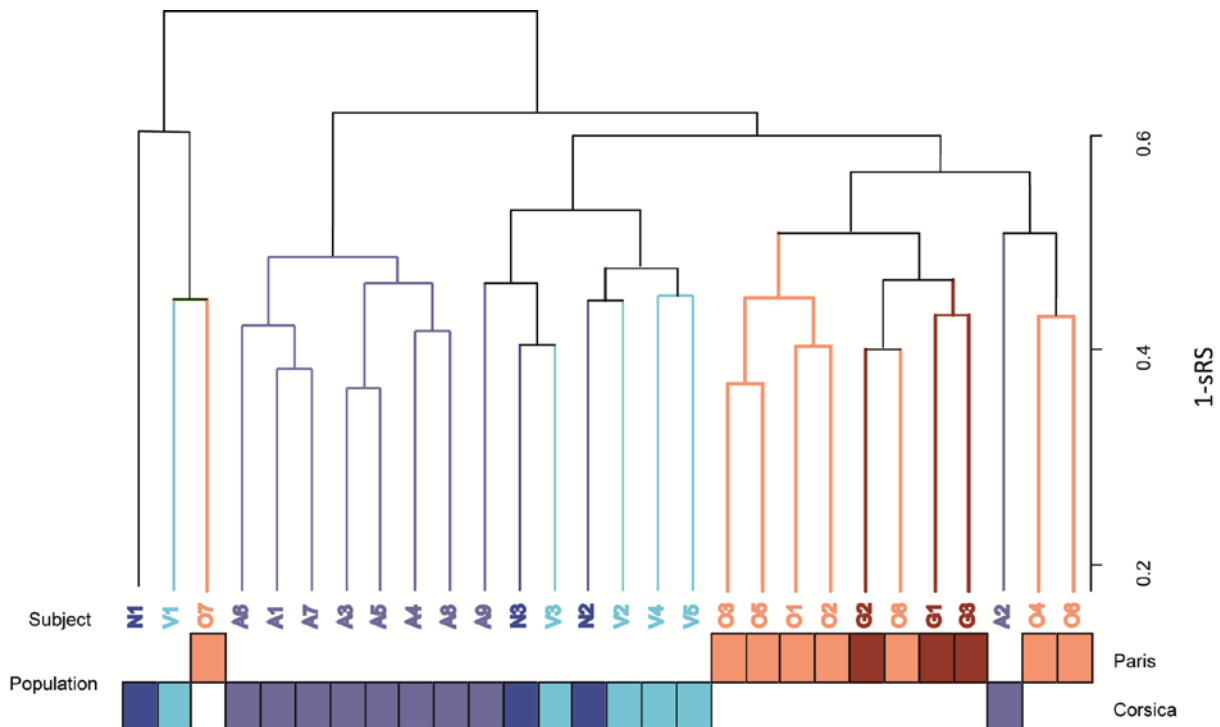


Figure 4 Relatedness of individuals based on syllable sharing: dendrogram obtained from hierarchical clustering analysis using the average agglomeration method on each matrix of 1-sRS calculated between pairs of individuals. Subjects are identified by a letter corresponding to their location (O=Orsay, G=Gif, V= Vallecalle, N=Nebbiu, and A=Aitone) and a number differentiating them from their neighbors at the same location

Repertoire analysis at the phrase level

Phrase sharing is higher intra-population than inter-population in the whistle part of the song (intra pRS= 0.06 ± 0.008 vs. inter pRS= 0.009 ± 0.001 , figure 5) (Wilcoxon signed-rank test, $z=6.6$, $p<0.01$). Moreover, birds belonging to the same group had significantly more phrases in common in their repertoire (pRS= 0.11 ± 0.02) than those from different groups (pRS= 0.02 ± 0.05) (Wilcoxon signed-rank test, $z=6.3$ $p=0.01$). There was no

significant difference in phrase sharing between migratory and sedentary populations (Paris pRS= 0.09 ±0.03, Corsica pRS= 0.11 ±0.02 Wilcoxon rank sum test w=627, p=0.19).

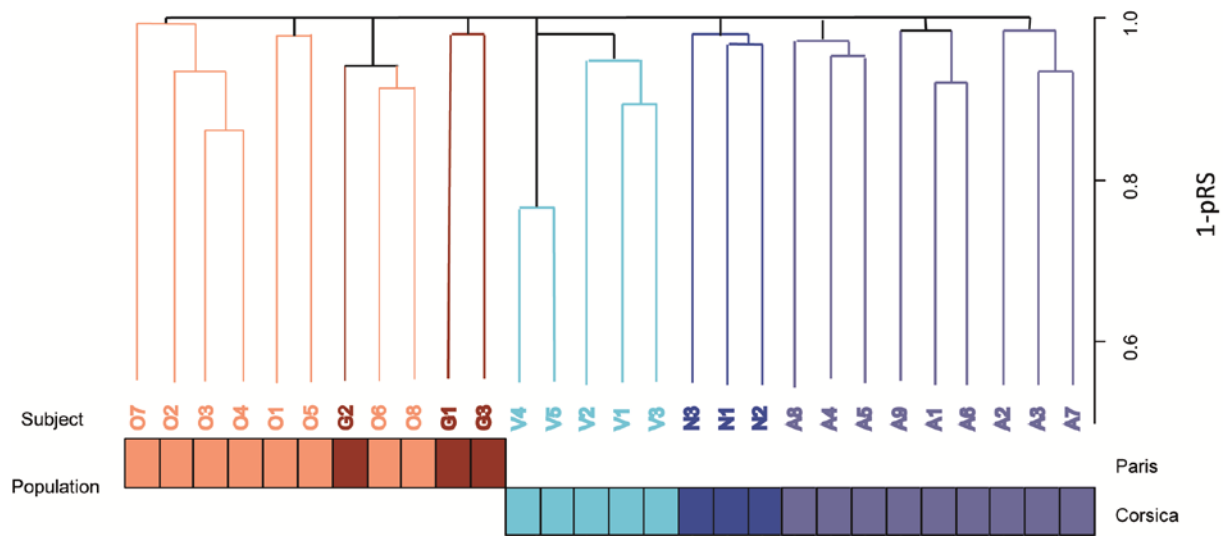


Figure 5 Relatedness of individuals based on phrase sharing: dendrogram obtained from hierarchical clustering analysis using the average agglomeration method on each matrix of 1-pRS calculated between pairs of individuals. Subjects are identified by a letter corresponding to their location (O=Orsay, G=Gif, V= Vallecalle, N=Nebbiu, and A=Aitone) and a number differentiating them from their neighbors at the same location

Repertoire sharing and geographic distance

There was a correlation between phrase sharing and geographic distance for birds in Paris and Corsica (Table 6). However, no correlation within groups was found except for birds in Aitone.



		Geographic distance versus	
		Syllable sharing	Phrase sharing
	All	r= 0.16 P<0.001	r=0.12 P=0.019
Migratory	Paris	r=-0.096 P=0.59	r=0.25 P=0.05
	Orsay	r=-0.24 P=0.93	r=0.11 P=0.30
	Gif	r=0.70 P=0.17	r=0.51 P=0.33
Sedentary	Corsica	r=0.26 P=0.003	r=0.4 P<0.001
	Nebbiu	r=0.49 P=0.51	r=-0.28 P=0.66
	Vallecalle	r=-0.22 P=0.55	r=0.06 P=0.46
	Aitone	r=0.21 p=0.097	r=0.31 P=0.044

Table 6 Correlations between geographic distances and syllable and phrase sharing for the two populations with p-value from the Mantel test for each pair of individuals and standardized Mantel statistic r

DISCUSSION

No small-scale genetic structure

Our analysis showed no genetic structuring among populations. Individuals belonging to the same population are not genetically closer than those belonging to different populations. However, an analysis of molecular variance associates a significant part of the total variance with among-population variance (6%). In this species, it has been demonstrated that migratory pattern has a genetic basis (crossbreeding experiment, Berthold *et al.* 1990). It has been suggested that migratory behavior shapes population genetic structure across migratory flow patterns, but also at an individual level due to microhabitat choice (Rolshausen *et al.*, 2013). However, consistent with our results, previous genetic studies failed to show a clear genetic structure for blackcap populations (Mettler *et al.*, 2013), which may be explained by the fact that the use of neutral genetic markers may not be sufficient to detect the fine-scale genetic structure of populations (Reed & Frankham, 2001). It also strongly suggests that this genetic divergence is recent and that gene flow between populations can persist (Pérez-Tris *et al.* 2004).



Even if we did not find a genetic divergence between our populations, we found a significant difference in wing morphology, thus confirming the sedentary and migratory status of our populations (Pérez-tris, Carbonell, & Luis, 1999; Fiedler, 2005). In blackcaps, wing morphology is highly heritable (Berthold & Querner, 1982). Experience of cross-breeding between migratory blackcaps with longer wings and sedentary blackcaps showed that descendants have wings of an intermediate length. Another study linked differences in wing morphology, plumage color, and beak shape to differences in migratory behavior (Rolshausen *et al.*, 2009). Other species show comparable examples of rapid microevolution linked to migratory status (Valvo, Verde, & Valvo, 1988; Bensch, Andersson, & Akesson, 1999; Neto *et al.*, 2013).

Macro and micro dialect in blackcap songs

We found strong acoustic differences both between populations and between groups. In the warble part, the temporal parameters were different, as the migratory population had longer songs, lower tempos, and longer syllable durations. In the whistle part, we also found that temporal parameters were different between populations and groups. It has been suggested that the difference in song duration in the whistle and warble parts of the blackcap song could be related to different sexual pressures of selection (Collins *et al.* 2009, but see Byers 2011). We found significant frequency differences between the songs of birds belonging to different groups but not between populations. This difference in acoustics parameters could be linked to the use of particular syllables specific to each group. This hypothesis is confirmed by our analysis of syllable sharing. Our results indicate that blackcaps belonging to the same group or population not only have more syllables but also more sequences of syllables in common. We observed a strong group and population acoustic structure, especially based on phrases. We did not find any correlation between geographic distance and syllable and phrase sharing within groups, except for phrase sharing in Aitone. In this group, bird's territories are aligned on a longitudinal scale, thus maximizing the distances between individuals.

Studies of white-crowned sparrows show evidence that song dialect can regulate gene flow between populations (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton, 2001). However, most studies in birds fail to find any association between song and population structure (Lougheed & Handford, 1992; Wright & Wilkinson, 2001). In our study, the strong dialect divergence without population genetic structure suggests that assortative mating may not occur in blackcaps. However, this remains to be behaviorally studied, as population divergences may be too recent for the consequences of assortative mating on genetic structure to be detected. Our results are more consistent with the social hypothesis (Payne, 1981) or habitat matching (Hansen, 1979) for the functions and maintenance of dialect. Yet further studies are required in order to investigate whether singing the local



dialect can be advantageous for territory establishment or maintenance and/or for an acoustic adaptation to microhabitat characteristics.

Role of vocal learning

Although sedentary individuals stay in the same group year after year while migratory individuals have potentially new neighbors every year (pers. obs.), contrary to what we expected, sedentary groups do not share more syllables or phrases than migratory groups do. Learning strategy could play an important role in explaining the structure of dialects, but little is known about the learning process in blackcaps. If this species was a closed-ended learner restricted to the first year, the pronounced geographic variation might be due to short-distance natal dispersion. Our genetic analysis reveals that this species does not seem to return to its natal area to breed. Indeed, our analysis of pairwise relatedness between individuals of the same group shows that birds are not more related than random inside a group. Nevertheless, our sample size is small, making us unable to conclude about natal dispersal distance.

Blackcaps could be closed-ended learners but also able to learn new songs during the second year to adapt to their neighbors. They would then show high breeding-site fidelity afterwards. This post-dispersal acquisition is observed in the brown-headed, *Molothrus ater*, and bronzed cowbirds, *Molothrus aeneus* (O’Loghlen and Rothstein 2002; Warren 2002; O’Loghlen and Rothstein 2010; O’Loghlen and Rothstein 2012) as well as in the chowchilla, *Orthonyx spaldingii* (Koetz, Westcott, & Congdon, 2007). However, our observations do not support such a hypothesis, since the turnover of ringed individuals in the migratory population from year to year in the breeding site is higher than in a sedentary population (pers. obs.).

The song of the blackcap is versatile with a large repertoire; it can also contain imitations of other species (Bairlein *et al.*, 2006). The birds could be open-ended learners or they could learn many syllables in their first year but adapt their syllable repertoire every year to be more similar to their neighbors. This phenomenon, termed selective attrition, has been demonstrated in the white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys* (Nordby & Campbell, 1999; Hough, Nelson, & Volman, 2000; Nordby, Campbell, & Beecher, 2007).

In conclusion, the dialect of blackcaps is based on a sharing of syllables and sequences of syllables. In this species, the pattern of song sharing seems more related to cultural than to genetic divergence. As the song-learning strategy, like migration and dispersal patterns, influences the spatial pattern of song variation, further research is needed in order to determine the learning process in blackcaps from hatching to adult age and to study dialect maintenance and evolution in this species.

Acknowledgements



This study was supported by the CNRS and the University of Paris Sud. J.L. is funded by a grant from the French Minister of Research and Technology. We thank Arthur Auriol and Sophie Dupont for their help in the field. We are very grateful to Gilles Faggio and Jean-Pierre Moussus for their help in catching and ringing the birds. We also thank Sophie Thibault for her help in the genetic analysis.



BIBLIOGRAPHY

- Bairlein F, Alström P, Aymí R, Clement P, Dyrce A, Gargallo G, Hawkins F, Madge S, Pearson D, Svensson L. 2006.** Family Sylviidae. In: Hoyo J del, Elliott A, Christie DA, eds. *Handbook of the Birds of the World* volume 11. 693–694.
- Baptista LF. 1977.** Geographic variation in song and dialects of puget sound white-crowned sparrow. *Condor* **79**: 356–370.
- Beecher MD, Brenowitz EA. 2005.** Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in ecology & evolution* **20**: 143–9.
- Bensch S, Andersson T, Akesson S. 1999.** Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. *Evolution* **53**: 1925–1935.
- Berthold P, Wiltschko W, Miltenberger H, Querner U. 1990.** Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia* **46**: 107–108.
- Berthold P, Querner U. 1982.** Genetic basis of moult, wing length, and body weight in a migratory bird species, *Sylvia atricapilla*. *Experientia* **38**: 801–802.
- Berthold P, Terrill S. 1988.** Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses. *Ringed & Migration* **9**: 153–159.
- Bjerke TK, Bjerke TH. 1981.** Song Dialects in the Redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica* **12**: 40–50.
- Briefer E, Aubin T, Lehongre K, Rybak F. 2008.** How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of experimental biology* **211**: 317–26.
- Byers BE. 2011.** Birdsong, migration and sexual selection: a skeptical view. *Animal behaviour* **82**: 2–4.
- Camacho-Schlenker S, Courvoisier H, Aubin T. 2011.** Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*. *Behavioural processes* **87**: 260–7.
- Collins S. 2004.** Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong. In: Marler P, Slabbekoorn H, eds. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press, 39–79.
- Collins SA, de Kort SR, Pérez-Tris J, Tellería JL, Kort S De. 2009.** Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**: 585–590.
- Ewert DN, Kroodsma DE. 1994.** Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *Condor* **96**: 190–196.
- Fiedler W. 2005.** Ecomorphology of the external flight apparatus of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1046**: 253–63.
- Garamszegi LZ, Zsebok S, Török J. 2012.** The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *Journal of theoretical biology* **295**: 68–76.
- Handley HG, Nelson DA. 2005.** Ecological and Phylogenetic Effects on Song Sharing in Songbirds. *Ethology* **111**: 221–238.
- Hansen P. 1979.** Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* **27**: 1270–1271.
- Helbig AJ. 1991.** Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 9–12.
- Hough G, Nelson DA, Volman S. 2000.** Re-expression of songs deleted during vocal development in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. *Animal behaviour* **60**: 279–287.
- Hughes M, Nowicki S, Searcy W a., Peters S. 1998.** Song-type sharing in song sparrows: Implications for repertoire function and song learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**: 437–446.
- Irwin DE. 2009.** Speciation: new migratory direction provides route toward divergence. *Current biology* **19**: R1111–R1113.
- Koetz AH, Westcott DA, Congdon BC. 2007.** Spatial pattern of song element sharing and its implications for song learning in the chowchilla, *Orthonyx spaldingii*. *Animal Behaviour* **74**: 1019–1028.
- Kroodsma D, Sánchez J, Stemple D, Goodwin E, Da Silva ML, Vielliard J. 1999.** Sedentary life style of Neotropical sedge wrens promotes song imitation. *Animal behaviour* **57**: 855–863.



- Kroodsma DE, James FC. 1994.** Song variation within and among populations of red-winged blackbirds. *The Wilson Bulletin* **106**: 156–162.
- Linossier J, Courvoisier H, Aubin T. In press.** The two parts of the blackcap song: acoustic analysis and male responses to playbacks. *Behavioural Processes*
- Lougheed SC, Handford P. 1992.** Vocal dialects and the structure of geographic-variation in morphological and allozymic characters in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia-capensis*. *Evolution* **46**: 1443–1456.
- MacDougall-Shackleton EA, MacDougall-Shackleton SA. 2001.** Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution; international journal of organic evolution* **55**: 2568–2575.
- Mettler R, Schaefer HM, Chernetsov N, Fiedler W, Hobson KA, Ilieva M, Imhof E, Johnsen A, Renner SC, Rolshausen G, et al. 2013.** Contrasting patterns of genetic differentiation among blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with divergent migratory orientations in Europe. *PLoS ONE* **8**: e81365.
- Nelson DA, Khanna H, Marler P. 2001.** Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour* **138**: 1137–1160.
- Neto JM, Gordinho L, Belda EJ, Marín M, Monrós JS, Fearon P, Crates R. 2013.** Phenotypic divergence among west European populations of reed bunting emberiza schoeniclus: the effects of migratory and foraging behaviours. *PLoS ONE* **8**: e63248.
- Nordby J, Campbell S. 1999.** Ecological correlates of song learning in song sparrows. *Behavioral Ecology* **10**: 287–297.
- Nordby JC, Campbell SE, Beecher MD. 2007.** Selective attrition and individual song repertoire development in song sparrows. *Animal behaviour* **74**: 1413–1418.
- O’Loghlen AL, Rothstein SI. 2002.** Ecological effects on song learning: delayed development is widespread in wild populations of brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* **63**: 475–486.
- O’Loghlen AL, Rothstein SI. 2010.** Delayed sensory learning and development of dialect songs in brown-headed cowbirds, *Molothrus ater*. *Animal Behaviour* **79**: 299–311.
- O’Loghlen AL, Rothstein SI. 2012.** Delayed vocal ontogeny in songbirds: a laboratory study validates a model for delayed development derived from field studies. *Journal of Ethology* **30**: 369–378.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD. 1998.** Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* **67**: 518–536.
- Payne R. 1981.** Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: Alexander RD, Tinkle DW, eds. *Natural selection and social behavior*. New York, 108–120.
- Peakall ROD, Smouse PE. 2006.** GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular ecology notes* **6**: 288–295.
- Peakall R, Smouse PE. 2012.** GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* **28**: 2537–2539.
- Pérez-Tris J, Bensch S, Carbonell R, Helbig AJ, Tellería JL. 2004.** Historical diversification of migration patterns in a passerine bird. *Evolution* **58**: 1819–1832.
- Pérez-tris J, Carbonell R, Luis J. 1999.** A method for differentiating between sedentary and migratory Blackcaps *Sylvia atricapilla* in wintering areas of southern Iberia. *Bird Study* **46**: 299–304.
- Pérez-Tris J, Tellería J. 2002.** Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology* **71**: 211–224.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D. 2007.** R Development Core Team. 2010. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version 3*: 1–97.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000.** Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945–959.
- Queller DC, Goodnight KF. 1989.** Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* **43**: 258–275.
- Reed DH, Frankham R. 2001.** How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* **55**: 1095–1103.



Rolshausen G, Segelbacher G, Hobson KA, Schaefer HM. 2009. Report contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. *Current Biology* **19**: 2097–2101.

Rolshausen G, Segelbacher G, Hermes C, Hobson K a., Schaefer HM. 2013. Individual differences in migratory behavior shape population genetic structure and microhabitat choice in sympatric blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Ecology and Evolution* **3**: 4278–4289.

Rousset F. 2008. GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**: 103–106.

Segelbacher G, Rolshausen G, Weis-Dootz T, Serrano D, Schaefer HM. 2008. Isolation of 10 tetranucleotide microsatellite loci in the blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Molecular ecology resources* **8**: 1108–10.

Sugiyama M, Idé T, Nakajima S, Sese J. 2010. Semi-supervised local Fisher discriminant analysis for dimensionality reduction. *Machine Learning* **78**: 35–61.

Valvo F, Verde G, Valvo M. 1988. Relationships among wing length, wing shape and migration in Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Ringing & Migration* **9**: 51–54.

Warren PS. 2002. Geographic variation and dialects in songs of the Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*). *The Auk* **119**: 349–361.

Węgrzyn E, Leniowski K. 2009. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* **151**: 255–267.

Wilson PL, Towner MC, Vehrencamp SL. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *The Condor* **102**: 355–363.

Wright TF, Wilkinson GS. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **268**: 609–616.



SUPPLEMENTARY MATERIAL

Location measurement	Acoustics parameters	Description
Max spectrum of entire element	Duration	
	Peak frequency (Hz)	
	Bandwidth (Hz)	
	Quartile 25 (Hz)	
	Quartile 50 (Hz)	
	Quartile 75 (Hz)	
	Frequency quartile 25/Bandwidth	
	Frequency quartile 75/Bandwidth	
21 points equally distributed along each syllable	Frequency differences (ΔF_j)	$\Delta F_j = F_{j+1} - F_j$ (where j ranges from 1 to 20)
	Slope (Fslope)	$F_{slope} = \sum(\Delta F_j)$
	Waviness (Fwaviness)	$F_{waviness} = \sum abs(\Delta F_j)$
	v-Shape (Fv-shape)	$F_{v-shape} = -\Delta F_1 - \Delta F_2 + \Delta F_3 + \Delta F_4$
	Mean peak freq 1/3	Peak frequency calculated on the first third
	Mean peak freq 2/3	Peak frequency calculated on the second third
	Mean peak freq 3/3	Peak frequency calculated on the last third
	Relative mean peak freq 1/3	Peak frequency calculated on the first third divided by peak frequency calculated on the entire syllable
	Relative mean peak freq 2/3	Peak frequency calculated on the second third divided by peak frequency calculated on the entire syllable
	Relative mean peak freq 3/3	Peak frequency calculated on the last third divided by peak frequency calculated on the entire syllable
	Slope 1/4	Slope calculated on the first quarter of the syllable
	Slope 2/4	Slope calculated on the second quarter of the syllable
	Slope 3/4	Slope calculated on the third quarter of the syllable
	Slope 4/4	Slope calculated on the fourth quarter of the syllable
	Waviness 1/4	Waviness calculated on the first quarter of the syllable
	Waviness 2/4	Waviness calculated on the second quarter of the syllable
	Waviness 3/4	Waviness calculated on the third quarter of the syllable



Waviness 4/4

Waviness calculated on the fourth quarter of the syllable

Mean peak amplitude

Mean bandwidth

Mean quartile 25 (Hz)

Mean quartile 50 (Hz)

Mean quartile 75 (Hz)



Chapitre 3

Song Evolution in migratory and sedentary populations

Juliette Linossier¹, Thierry Aubin¹, H  l  ne Courvoisier¹

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

En préparation



Synthèse

CONTEXTE :

Les individus des deux populations migratrices et sédentaires étudiées produisent des chants avec des paramètres acoustiques différents mais présentent des taux comparables de partage des phrases et des syllabes au sein des groupes (chapitre 2). La nature migratoire ou sédentaire de ces populations pourrait cependant avoir un impact sur la maintenance des dialectes au cours du temps. En effet, un plus grand renouvellement des individus d'une année sur l'autre dans les populations migratrices pourrait conduire à une moins grande stabilité des dialectes chez ces populations.

QUESTIONS :

- Les caractéristiques acoustiques des chants des 2 populations sont-elles constantes d'une année à l'autre ?
- Les taux de partage des syllabes et des phrases des 2 populations sont-ils constants d'une année à l'autre ?
- Les syllabes et les phrases partagées des 2 populations sont-elles les mêmes d'une année à l'autre ?

METHODES :

Deux groupes migrants en région parisienne et 3 groupes sédentaires en Corse ont été suivis sur 2 ans, en 2013 et en 2014. Soixante-deux mâles ont été enregistrés et 10 chants par individu ont été analysés. Afin d'étudier les taux de partage de phrases et de syllabes, nous avons utilisé une méthode de classification semi-automatique.

RESULTATS :

- La fidélité au territoire est moins importante dans les groupes d'oiseaux migrants. En effet 50% des individus bagués de Corse de 2013 ont été retrouvés en 2014, alors qu'aucun individu bagué de Paris ne l'a été.
- Les paramètres acoustiques mesurés n'ont pas varié d'une année à l'autre pour les deux populations
- On observe un changement dans les syllabes partagées dans les deux populations sur les deux années alors que les phrases partagées restent les mêmes.



- Comparée à la population sédentaire, la population migratrice a un répertoire de syllabes 2 fois plus grand, mais la taille de ce répertoire est demeurée constante d'une année à l'autre pour les deux populations.

- Comparée à la population migratrice, les groupes sédentaires ont un répertoire de phrases partagées deux fois plus grand mais la taille de ce répertoire est demeurée constante d'une année à l'autre pour les deux populations.

- Les individus migrateurs partagent plus de syllabes en 2014 qu'en 2013 contrairement aux individus sédentaires qui conservent un même taux de partage sur les deux années.

CONCLUSION :

Nos résultats mettent en évidence une stabilité d'une année à l'autre des caractéristiques acoustiques, du taux de partage de phrases et de la taille du répertoire des syllabes et des phrases, que ce soit pour les populations sédentaires ou migratrices. Il semblerait que pour les deux populations on observe un changement dans les syllabes partagées d'une année sur l'autre alors que les phrases partagées restent les mêmes. Les migrateurs possèdent un répertoire de syllabes 2 fois plus grand ce qui leur permet probablement de maximiser le partage de syllabes avec leur voisins. Néanmoins au sein des groupes migrateurs, les individus ont une diversité de phrases partagées 2 fois moins grande que les sédentaires. La mise en place des phrases partagées semble donc être plus difficile pour les migrateurs mais ils vont utiliser exclusivement les quelques phrases partagées qu'ils ont en commun avec les autres individus afin de maintenir un taux de partage de phrases équivalent aux sédentaires.

Chez cette espèce, le partage de syllabes et de phrases semble donc jouer un rôle important dans les interactions acoustiques entre voisins. Les résultats obtenus montrent que les populations migratrices maintiennent un taux de partage des phrases et de syllabes équivalent à celui retrouvé chez les populations sédentaires ce qui pourrait indiquer que les fauvettes à tête noire sont capables d'adapter rapidement leur répertoire à celui de leurs voisins.



Song Evolution in migratory and sedentary populations

Authors: Juliette Linossier¹, Thierry Aubin¹, H  l  ne Courvoisier¹

¹Universit   Paris-Saclay, Universit   Paris-Sud, CNRS, Neuro-PSI,   quipe communications acoustiques, UMR 9197, Orsay, F-91405, France

Corresponding author:

Juliette Linossier

E-mail address: juliette.linossier@u-psud.fr

Ph: +33169154964

Fax: +33168157726

En pr  paration





Introduction

Song in songbirds is a cultural trait subjected to geographical variation, leading to dialects. The presence and structuration of dialect has been studied in many species (Andrew, 1962; Marler & Tamura, 1962, 1964; Nottebohm, 1972; Hansen, 1979; Payne, 1981a; Catchpole & Slater, 2008), however the maintenance of dialects over time has received less attention. In some species, dialects are maintained during decades (Marler & Tamura, 1962; Nelson, Hallberg, & Soha, 2004; Wright, Dahlin, & Salinas-Melgoza, 2008; O’Loghlen, Merrill, & Rothstein, 2013), or they rapidly evolve (Trainer, 1989; Gammon & Baker, 2006). Theoretical studies have examined the impact of different factors (Williams & Slater, 1990; Ellers & Slabbekoorn, 2003; Planqué, Britton, & Slabbekoorn, 2014) on the maintenance of dialects. Song-learning strategy and individual dispersal appear as the main factors affecting dialect conservation (Goodfellow & Slater, 1986; Slater, 1989). These parameters are nested together and can positively or negatively influence the dialect’s maintenance. The song-learning strategy is a species characteristic: some species, the open-ended learners, can learn songs all their life while others, the closed-ended learners, can only learn songs during their first or second year. However dispersal patterns can highly vary within a species. Migratory populations have often higher dispersal distances and lower return rates than sedentary population. The dialectal variation can impact the gene flow and the speciation (Ellers & Slabbekoorn, 2003; Lachlan & Servedio, 2004). Thus if migratory pattern is impacting the dialectal variation within a species, it could also promote speciation (Planqué *et al.*, 2014).

We study the maintenance of dialect in the blackcaps, *Sylvia atricapilla*. This species is mostly studied for the process of speciation linked to the evolution of different migratory patterns (Berthold and Terrill, 1988; Berthold *et al.*, 1990; Helbig, 1991; Pérez-Tris and Tellería, 2002; Rolshausen *et al.*, 2013, 2009). Indeed this species has three different roads of migration and a tendency to sedentarization in the south (Pérez-Tris and Tellería, 2002; Pérez-



Tris *et al.*, 2004). . Males display versatile continuous songs of 3-7 seconds with 2 parts which can be easily distinguished by ear. The first part, “the warble”, has lower amplitude and syllables with higher frequency than the second part, “the whistle” (Linossier and al. in press). Birds belonging to the same group share syllables and phrases (Linossier *et al.* in press). We studied two blackcap’s populations, one migratory (2 groups of neighbours studied) and the other sedentary (3 groups studied). We recorded each groups during 2 to 3 years between 2013 and 2015. We also ringed birds to be able to follow the dialect variation not only at the group scale but also at the individual scale. We hypothesized that sharing would be less conserved from year to year in the migratory population due to a lower return rate.



Materiel and methods

Study area, subjects and song recordings

This study was carried out in France during the breeding season, from March to July 2013, 2014.

Two migratory populations (Orsay and Gif) and 3 sedentary populations (Vallecalle, Nebbiu and Aitone) have been studied. Orsay, Gif, Nebbiu and Vallecalle are plain populations while Aitone is an isolated mountains population. The males ($n=50$) established in these 5 different groups (3-9 males with contiguous territories per group) were individually recorded between 0600 and 1200 hours Eastern Daylight Time using a Marantz PMD 661 numeric recorder (sampling rate: 44.1 kHz) connected to a Sennheiser MKH70 directional microphone (frequency response: 50Hz to 20 kHz ± 1 dB). To be able to individually identify the males during the breeding season and to follow them year after year, each male was caught in mist-nets, measured (wings length) and ringed with a unique combination of 3 plastic colour rings. We took GPS coordinates to locate the individual territory boundaries of each male.

Song analysis

For song analyse purposes, we used Avisoft SASLab pro v.5.2.07 software. Song files were first high-pass filtered (FFT filtering, cut-off frequency: 1600 Hz) to remove the low-frequency background noise. Then, we selected 10 songs per individual with the highest signal to noise ratio. Songs were visualized on a sound spectrogram (FFT-length: 1024; Frame: 100%; Hamming window). A syllable was defined as a continuous trace on the sound spectrogram or a group of continuous traces spaced out by less than 25 ms. The start and the end of each syllable was marked manually on the spectrogram.

For each individual and each syllable, we measured the following eight frequency parameters: the frequency of maximum amplitude (peak frequency, measured on the mean spectrum of the



entire syllable), the frequency values at the upper limit of the first (25%), second (50%) and third (75%) quartiles of energy, the minimum frequency, the maximum frequency, the bandwidth (difference between maximum frequency and minimum frequency) and the Wiener entropy based on the width and uniformity of the power spectrum. As temporal parameters, we measured the duration of syllables (duration), the duration of gaps between two consecutive syllables (gap) and the duration of each syllable plus the following gap (interval). We then used the temporal parameters to calculate the rhythm (ratio of syllable duration per gap duration) and the tempo (number of syllable by units of time). We only analysed the whistle part of the song to study syllable and phrase sharing, as previous study showed that the dialect could be encoded in this part (Linossier *et al.* 2015). For each parameter of each individual, we then calculated an average value.

We used a semi-supervised method to classify all syllables into syllables types. First, we extracted 31 acoustics parameters (see supplementary material) from each syllable. We measured the peak frequency of each syllable at the maximum spectrum of entire element and at 21 points equally distributed along the syllable. Then, we manually classified only a part of the syllables measured (2000 out of 13561 syllables) (Garamszegi *et al.* 2012). Based on the manual classification results, we conducted a Local Fisher Discriminant Analysis (Sugiyama *et al.*, 2010) to built 4 new parameters. Finally, by using the 4 new parameters, we conducted a k-means classification on all 13561 syllables.

We estimated the syllable repertoire sharing as $sRS = 1 - 0.5 * \sum |O_{is} - O_{js}|$ where O_{is} is the relative occurrence of syllable s (measured as the number of times syllable s is detected in the song record/total number of syllables analyzed in the song record) in individual i , while O_{js} is the relative occurrence of the same syllable in individual j (Garamszegi, Zsebok, and Török 2012).



We also examined the sequential matching of songs between individuals, taking into account 10 songs from each individual. We considered that two songs share a phrase when at least three consecutive syllables were matching. For that, we used a custom-made program in Matlab (The MathWorks, Natick, MA, USA). The frequency curve for each syllable (with FFT length 512 points, Hamming window, 80% overlap) was first calculated, using the peak frequency for each time point. Then, the frequency curve of the whole song (leaving out the pause between syllables) was constructed and the best frequency alignment between two songs based on at least three syllable length was assessed. We considered a sequence as a shared phrase when the maximum frequency difference between the two sequences was less than 175 Hz. Next, we generated sonograms for all individuals' pairs and we checked manually phrases classified as similar to be able to construct the phrase repertoire. We again manually checked all the individuals' pairs using the phrase repertoire library that we found in the precedent steps.

Statistical analyses used:

As acoustic measurements are likely to be correlated, we performed a principal component analysis. We then used linear mixed models implemented in R3.1.2 and the add-on package nlme (Pinheiro *et al.*, 2007) on the PC scores to test acoustics differences between populations and groups. For each individual, 10 songs were included in the model, and intra-individual variation was taken into account by including the individual as a random factor. Population and group were included as fixed factors. We examined the residuals to ensure the normal distribution of error. We performed a Wilcoxon signed-rank test using the Monte Carlo method to compare the syllable and phrase sharing. All results are given as mean $\pm$ SE.

RESULTS

Turnover of the birds



In Corsica, on the 17 birds ringed in 2013, 50% of the birds were also recovered in 2014. In Paris, we never recorded the same birds in 2013 and 2014.

Acoustic characteristics of songs

We first used a PCA on both warble and whistle part to compare the acoustics characteristics of the two populations in 2013 and 2014. Concerning the warble part, we extracted 3 principal components (PCs) explaining 75% of the variance (Table 1). The frequency parameters loaded most strongly on PC1, while the temporal parameters loaded on PC2. Maximum frequency, and rhythm loaded on PC3.

Warble	PC1	PC2	PC3
Bandwidth (Hz)	0.200448	0.177955	-0.52853
Syllable duration (s)	0.007452	0.441554	0.376497
Entropy	0.269249	0.12414	-0.45734
Minimum frequency (Hz)	0.404079	-0.05345	-0.0525
Maximum frequency (Hz)	0.328886	-0.2071	0.359204
Peak frequency (Hz)	0.391853	-0.11408	0.13487
Quartile 25 (Hz)	0.371398	-0.11065	0.195957
Quartile 50 (Hz)	0.411043	-0.08064	0.072504
Quartile 75 (Hz)	0.352107	0.021702	-0.08586
Rhythm	0.067216	0.287709	0.338926
Number of syllables/song	0.121096	0.415756	-0.12566
Song duration	0.1099	0.489395	-0.05158
Tempo	-0.012	-0.42992	-0.18822
Eigenvalue	2.35	1.63	1.25
Cumulative % variance explained	43	63	75



Table 1 Factor loadings of the acoustic parameters of the warble song part on the first (PC1), second (PC2), and third (PC3) principal components, and related eigenvalue and cumulative variance explained.

Concerning the whistle part, we also extracted three PCs explaining 76% of the variance (Table 2). The frequency parameters loaded most strongly on PC1, while the temporal parameters loaded on PC2. Entropy, Number of syllable per song and song duration loaded on PC3.

Whistle	PC1	PC2	PC3
Bandwidth (Hz)	-0.23847	0.232037	-0.23359
Syllable duration (s)	-0.03237	0.574209	-0.10384
Entropy	-0.27555	0.019053	-0.33955
Minimum frequency (Hz)	-0.40755	0.049974	0.080124
Maximum frequency (Hz)	-0.34994	-0.12281	0.298046
Peak frequency (Hz)	-0.38364	0.011401	0.204194
Quartile 25 (Hz)	-0.38033	-0.03271	0.258201
Quartile 50 (Hz)	-0.41841	-0.01468	0.053949
Quartile 75 (Hz)	-0.28581	-0.03276	-0.1968
Rhythm	-0.0012	0.480942	-0.09147
Number of syllables/song	-0.10598	-0.36339	-0.47682
Song duration	-0.12048	-0.17266	-0.55902
Tempo	0.057159	-0.45038	0.160844
Eigenvalue	2.32	1.62	1.37
Cumulative % variance explained	41	61	76

Table 2 Factor loadings of the acoustic parameters of the whistle song part on the first (PC1), second (PC2), and third (PC3) principal components, and related eigenvalue and cumulative variance explained.



		Populations	Year	Population*Year
Warble	PC1	p-value = 0.040	p-value =0.98	p-value =0.29
	PC2	p-value =0.05	p-value =0.41	p-value =<0.001
	PC3	p-value =0.0028	p-value =0.23	p-value=0.0026
Whistle	PC1	p-value=0.07	p-value =0.97	p-value =0.52
	PC2	p-value <0.001	p-value =<0.001	p-value =0.013
	PC3	p-value =0.12	p-value =0.1	p-value =0.1

Table 3: Results of the fitting linear mixed models with statistics (p-values). Population and year was included as a fixed factor and individual as a random factor. Significant values are in bold.

The two populations show differences in the acoustic characteristics of their songs, which are conserved from one year to the other (table 3). PC2 of the whistle was the only component significantly different between 2013 and 2014.

Syllable repertoire

The size of the syllable repertoire of migratory birds is twice as big as sedentary birds (Wilcoxon signed rank test: 2013 $t=406$, $n=28$, $p<0.001$; 2014 $t=528$, $n=32$, $p<0.001$), both in 2013 and 2014 (Wilcoxon rank sum test: Corsica 2013= 44 ± 5.5 , 2014 = 46 ± 2.7 , $w=129.5$, $n=34$, $p=0.62$; Paris 2013= 80 ± 4.5 2014= 84.4 ± 2.7 , $w=68.5$, $n=26$, $p=0.48$).

Syllable and phrase sharing

The amount of syllable sharing in both population is the same in 2014 (Corsica 0.37 ± 0.0206 Paris 0.39 ± 0.006 Wilcoxon rank sum test $w=1242$ $pvalue=0.051$) but sharing is higher in Corsica in 2013 (Corsica 0.37 ± 0.008 Paris 0.33 ± 0.008 Wilcoxon rank sum test $w=1027$ $p-value=0.008$).

The amount of phrase sharing is the same in both population in 2013 and in 2014 (intra year sharing 2013 Corsica 0.33 ± 0.025 Paris 0.35 ± 0.042 Wilcoxon rank sum test $w=710$ $p-$



value=0.6283; intra year sharing 2014 Corsica 0.35 ± 0.02 Paris 0.36 ± 0.02 Wilcoxon rank sum test $w=1531$ $pvalue=0.7751$).

Syllables and phrases shared between years

In Paris and in Corsica, birds belonging to a same group share more syllables intra year than between years (Wilcoxon signed rank test Paris : intra-year= 0.36 ± 0.006 , inter-year= 0.34 ± 0.006 , $w=2544$, $p<0.01$; Corsica: intra-year= 0.37 ± 0.005 , inter-year= 0.35 ± 0.004 , $w=5686$, $p=0.02$). Moreover, Corsica birds shared more syllables between years than Paris birds (Wilcoxon rank sum test $w=6698$, $p=0.02$).

Concerning shared phrases, birds belonging to the same group share the same amount of phrases intra year than between years (Wilcoxon rank sum test Paris: intra-year= 0.36 ± 0.02 , inter-year= 0.39 ± 0.002 , $w=3432$, $p=0.43$; Corsica: intra-year= 0.35 ± 0.01 , inter-year= 0.34 ± 0.02 , $w=7197$, $p=0.62$). The two populations shared as many phrases between years (Wilcoxon rank sum test $w=5050$, $p=0.2$).

Repertoire of shared phrases

Within each group, 2 individuals can share a phrase which is not necessarily shared with the other neighbours. If we compare the total number of different phrases shared (the repertoire of shared phrases) within groups of comparable sample size in each population (i.e. Orsay vs Aitone, Gif vs Vallecalle), we found that sedentary groups tend to have a larger repertoire of shared phrases than migratory groups. Between 78% and 100% of the phrases shared within a group in 2013 are still shared in 2014 (table 4). There is no phrase sharing between populations, but one phrase is shared between groups in Paris while no phrase is shared between groups in Corsica.



			N	Repertoire size of shared phrase	Shared phrases kept from 2013 to 2014
Paris	Orsay	2013	8	8	
		2014	9	10	100%
	Gif	2013	3	8	
		2014	5	8	87.50%
Corse	Nebbiu	2013	3	9	
		2014	2	7	78%
	Vallecalle	2013	5	9	
		2014	4	13	88.90%
	Aitone	2013	9	17	
		2014	11	17	94%

Table 4: Phrase repertoire size and percentage of phrase types kept for each group and each population from 2013 to 2014. N is the number of individual in each group.

DISCUSSION

As shown by differences in acoustic profiles, syllable and phrase sharing, a clear structuration of songs between groups and populations, is found and persists between years.

The syllable repertoire size is twice as big in migratory population as in sedentary population and this difference remains constant over the two successive years studied. Some studies showed that birds belonging to long-distance migratory populations produce more complex songs (i.e. larger repertoire size) than those belonging to short distance migratory or sedentary populations (Read and Weary 1992, Mountjoy and Leger 2001). However, other studies did not show any correlation (Kroodsma and Verner 1987, Kroodsma *et al.* 1999), or even a negative correlation (Ewert and Kroodsma 1994, Peters *et al.* 2000). A first hypothesis suggests that there is a relationship between song complexity and reproductive success,



female showing preference for males with larger repertoire size (review in Collins 2004). Thus, because migratory birds would be under stronger selection pressure as they have less time for territory establishment, pairing and breeding, it could explain why migratory birds produce more complex song. A second hypothesis suggests that the repertoire size would be positively correlated to the proportion of immigrants in populations. Indeed, a study showed that immigration was associated with an increase in repertoire size in great tits, *Parus major* (Fayet *et al.*, 2014).

Contrary to the syllable repertoire size, the phrase repertoire is twice as large in sedentary population as in migratory population for groups with comparable size in 2013 and in 2014. We could hypothesize that phrase sharing is more difficult to achieve between neighbors. Indeed the process of learning new syllables or new phrases could be different (Chaiken & Böhner, 2007). Because sedentary birds spent more time together, they have more time to learn phrases from each other's. This also indicates that in this species, it is not only the sharing of syllables or phrases between neighbors that is important, but also the diversity of what is shared. This diversity could allow birds to switch to another shared phrase for “song switching” purpose when vocally interacting, in order to de-escalate the aggressive intent (Searcy & Beecher, 2009).

The difference in repertoire size does not affect the amount of phrase shared in both populations, since migratory and sedentary birds shared as many phrases with their neighbors.

To explain song or syllable sharing among neighbors, two situations can be envisioned: 1) males acquire their songs in a locality and then settle to breed nearby or 2) males disperse somewhere else and then must acquire songs or syllables of the new locality. In our populations, birds are not more genetically related inside a group than between groups, indicating that birds do not settle where they hatch (pers. obs.). Moreover in the migratory population, territory fidelity is low and thus males are likely to have new neighbors every



year. The finding that the amount of shared syllables or phrases is the same for both populations in both years while the turnover of individuals is different suggests that blackcaps are able to adjust their repertoire to neighbours' ones. In order to do that, blackcaps are either open-ended learners and can learn new songs every year in contact with their neighbors, or closed ended learners but learned a huge amount of syllables during their first or second breeding season and selectively used the ones that are shared with their neighbors every year. This finding could be compared to the selective attrition process (Marler & Peters, 1982).

In our results, a factor of the PCA (PC2) for the whistle, representing aspects of temporal parameters, was significantly different between years. It could indicate a change in syllables contents between years. For this reason, we have investigated the conservation of syllables and phrases from one year to the other. In migratory and sedentary populations, there is more syllable sharing within year than between years, showing a certain degree of turnover in the syllable repertoire of birds in both populations. The change in syllable repertoire of sedentary birds could indicate plasticity in their vocal production, such as selective attrition or open-ended learning. However, it has to be noted that, given the high degree of versatility in the songs of this species, our sampling size is too small to cover the entire repertoire of each individual. Thus, the observed syllable turnover may be only due to sampling and we cannot conclude on this point.

Nonetheless, in migratory and sedentary populations, phrases are conserved between years. This finding is especially surprising for the migratory population, where individuals are likely to be different from one year to another. Nevertheless additional studies on site fidelity on a larger scale should be undertaken. Indeed, it cannot be excluded that migratory birds do not return at the exact same territory but, still, return in the same broader area, where the shared phrases would be maintained.



In conclusion, in blackcaps, despite the higher individual turnover in migratory population, song characteristics remain stable in migratory and sedentary population. There is some turnover in shared syllables but shared phrases are conserved in both populations. These findings suggest that blackcaps can probably adapt their songs to maintain sharing with their neighbors while dealing with different constraints such as shorter breeding seasons.

Bibliography

- Andrew RJ. 1962.** Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science* **137**: 585–589.
- Berthold P, Wiltschko W, Miltenberger H, Querner U. 1990.** Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia* **46**: 107–108.
- Berthold P, Terrill S. 1988.** Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses. *Ringing & Migration* **9**: 153–159.
- Catchpole CK, Slater PJB. 2008.** *Bird Song: Biological Themes and Variations [Hardcover]*. Cambridge University Press; 2 edition.
- Chaiken M, Böhner J. 2007.** Song Learning After Isolation in the Open-Ended Learner the European Starling: Dissociation of Imitation and Syntactic Development. *The Condor* **109**: 968–976.
- Collins S. 2004.** Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong. In: Marler P, Slabbekoorn H, eds. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press, 39–79.
- Ellers J, Slabbekoorn H. 2003.** Song divergence and male dispersal among bird populations: a spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal Behaviour* **65**: 671–681.
- Ewert DN, Kroodsma DE. 1994.** Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *Condor* **96**: 190–196.
- Fayet a. L, Tobias J a., Hintzen RE, Seddon N. 2014.** Immigration and dispersal are key determinants of cultural diversity in a songbird population. *Behavioral Ecology* **25**: 744–753.
- Gammon D, Baker M. 2006.** Persistence and change of vocal signals in natural populations of chickadees: annual sampling of the gargle call over eight seasons. *Behaviour* **143**: 1473–1509.
- Goodfellow DJ, Slater PJB. 1986.** A model of bird song dialects. *Animal Behaviour* **34**: 1579–1580.
- Hansen P. 1979.** Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* **27**: 1270–1271.
- Helbig J. 1991.** SE- and SW-migrating populations in Central in the contact zone Blackcap (*Sylvia atricapilla*) Europe : Orientation of birds. *Middle East* **670**: 657–670.



- Irwin DE. 2000.** Song variation in an avian ring species. *Evolution; international journal of organic evolution* **54**: 998–1010.
- Kroodsma D, Sánchez J, Stemple D, Goodwin E, Da silva ML, Vielliard J. 1999.** Sedentary life style of Neotropical sedge wrens promotes song imitation. *Animal behaviour* **57**: 855–863.
- Kroodsma DE, Verner J. 1987.** Use of Song Repertoires among Marsh Wren Populations. *The Auk* **104**: 63–72.
- Lachlan RF, Servedio MR. 2004.** Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution; international journal of organic evolution* **58**: 2049–2063.
- Marler P, Peters S. 1982.** Developmental overproduction and selective attrition: new processes in the epigenesis of birdsong. *Developmental psychobiology* **15**: 369–378.
- Marler P, Tamura M. 1962.** Song 'dialects' in three populations of White-crowned Sparrows. *The Condor* **64**: 368–377.
- Marler P, Tamura M. 1964.** Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* **146**: 1483–1486.
- Mountjoy DJ, Leger DW. 2001.** Vireo song repertoires and migratory distance : three sexual selection hypotheses fail to explain the correlation. *Behavioral Ecology* **12**: 98–102.
- Nelson D a., Hallberg KI, Soha J a. 2004.** Cultural evolution of Puget Sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology* **110**: 879–908.
- Nelson DA, Khanna H, Marler P. 2001.** Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour* **138**: 1137–1160.
- Nottebohm F. 1972.** The origins of vocal learning. *The American naturalist* **106**: 116–140.
- O'Loughlen A, Merrill L, Rothstein S. 2013.** Fidelity of Song Imitation and Stability of Dialect Songs in Brown-Headed Cowbirds. *The Condor* **115**: 677–686.
- Payne R. 1981.** Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: Alexander RD, Tinkle DW, eds. *Natural selection and social behavior*. New York, 108–120.
- Pérez-Tris J, Tellería J. 2002.** Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology* **71**: 211–224.
- Peters S, Searcy W a, Beecher MD, Nowicki S. 2000.** Geographic variation in Song Sparrow repertoires. *Auk* **117**: 936–942.
- Planqué R, Britton NF, Slabbekoorn H. 2014.** On the maintenance of bird song dialects. *Journal of Mathematical Biology* **68**: 505–531.
- Rolshausen G, Segelbacher G, Hobson KA, Schaefer HM. 2009.** Report contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. *Current Biology* **19**: 2097–2101.



Rolshausen G, Segelbacher G, Hermes C, Hobson K a., Schaefer HM. 2013. Individual differences in migratory behavior shape population genetic structure and microhabitat choice in sympatric blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Ecology and Evolution* **3**: 4278–4289.

Searcy W a., Beecher MD. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal behaviour* **78**: 1281–1292.

Slater PJB. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology & Evolution* **1**: 19–46.

Trainer JM. 1989. Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama. *Ethology* **80**: 190–204.

Williams JM, Slater PJB. 1990. Modelling bird song dialects: The influence of repertoire size and numbers of neighbours. *Journal of Theoretical Biology* **145**: 487–496.

Wright TF, Dahlin CR, Salinas-Melgoza A. 2008. Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon. *Animal Behaviour* **76**: 1017–1027.

Chapitre 4

Learning experiments in the field with adult blackcaps.

Juliette Linossier¹, Thierry Aubin¹, H  l  ne Courvoisier¹

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

En préparation



Synthèse

CONTEXTE :

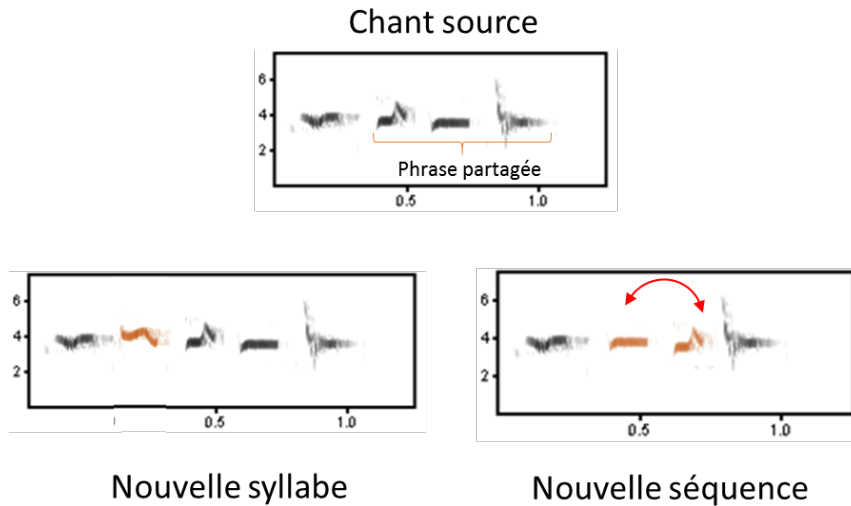
Les populations migratrices et sédentaires de fauvettes à tête noire présentent un taux de partage de syllabes et de phrases équivalent (chapitre 2) et le dialecte est relativement stable d'une année sur l'autre (chapitre 3) alors même que le turn-over des individus est très important dans la population migratrice. Une des hypothèses expliquant ces résultats serait que la fauvette appartiendrait à la catégorie des oiseaux chanteurs toujours capables d'apprendre de nouveaux chants à l'âge adulte (apprentissage dit ouvert). Ceci leur permettrait d'adapter leur répertoire à celui de leurs voisins. De nos jours, peu d'études ont étudié l'apprentissage du chant chez l'adulte, encore moins en milieu naturel. C'était l'objectif de cette dernière partie de travail de thèse.

QUESTIONS :

- Les fauvettes à tête noire sont-elles capables d'apprendre de nouvelles syllabes et/ou de nouvelles phrases à l'âge adulte ?
- Existe-t-il des périodes sensibles à l'âge adulte pour l'apprentissage chez la fauvette à tête noire ?

METHODES :

-Les expériences se sont déroulées en 2013- 2014 et 2015 dans une population migratrice à Paris et dans une population sédentaire en Corse. Nous avons diffusé des stimuli construits avec les chant d'individus du groupe testé contenant soit de nouvelles syllabes ou soit des phrases partagées dont l'ordre des syllabes était inversé.



-Nous avons aussi testé si les stimuli étaient réalistes en évaluant la réponse comportementale des mâles à leur diffusion (chant normal, nouvelles syllabes, nouvelles phrases).

-Au total, 985 heures ont été analysées dont 905 heures enregistrées avec des enregistreurs automatiques (SM2) et 80 heures enregistrées manuellement.

RESULTATS :

Lors des tests de diffusion, les individus ont réagi de la même façon aux trois stimuli.

Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence l'incorporation des nouvelles syllabes ou des nouvelles phrases dans le chant des individus testés.

CONCLUSION :

Les fauvettes à tête noire n'ayant pas produit les syllabes et les phrases utilisées lors des expériences d'apprentissages, nous pouvons proposer deux hypothèses. Soit notre protocole n'a pas permis de mettre en avant cet apprentissage, soit la fauvette à tête noire n'appartient pas à la catégorie des oiseaux chanteur à apprentissage ouvert. Concernant la première hypothèse, tous nos stimuli ont bien provoqué une réponse territoriale équivalente démontrant qu'ils étaient bien perçus comme des chants de l'espèce. Néanmoins, les périodes de diffusion, le manque d'interactivité et de stimulus visuel ont peut-être fait défaut au protocole. Concernant la deuxième hypothèse, cette espèce pourrait être capable de mémoriser pendant sa première ou deuxième année de vie une très grande quantité de syllabes et de phrases mais utiliser sélectivement celles partagées avec les voisins à chaque saison de reproduction.



1 Introduction

Chez les oiseaux chanteurs, le partage de certaines parties du chant avec les voisins, une conséquence de l'apprentissage, est un phénomène bien documenté. Plusieurs études ont montré que ce partage était avantageux en terme de fitness (résumé dans Planqué *et al.*, 2014; Podos and Warren, 2007). Par exemple, chez le bruant chanteur, *Melospiza melodia*, le nombre de chants partagés avec les voisins est corrélé positivement à la conservation du territoire et à la survie (Beecher, Campbell, & Nordby, 2000; Wilson *et al.*, 2000). Les chants sont habituellement composés de successions de sons de structure acoustique simple, appelés syllabes, séparés par des intervalles de silence et organisés en séquences appelées phrases qui constituent la syntaxe du chant. Le partage d'éléments du chant peut reposer sur le partage de syllabes ou de phrases entre individus d'un même groupe. Durant le processus d'apprentissage, répertoire de syllabes et syntaxe ne sont pas acquis en même temps (Geberzahn & Hultsch, 2004) et leur apprentissage fait appel à des processus cognitifs différents. (Berwick *et al.*, 2011; Lipkind & Tchernichovski, 2011; Lipkind *et al.*, 2013).

L'ajustement des chants entre individus appartenant à un groupe pour augmenter le partage d'éléments sonores a été étudié chez plusieurs espèces. Chez beaucoup d'oscines, cet ajustement s'effectue majoritairement entre la première et la deuxième année : mésange charbonnière (McGregor & Krebs, 1989); paruline flamboyante, *Setophaga ruticilla* (Lemon, Perreault, & Weary, 1994); *Setophaga petechia*, *Dendroica petechia* (Cosens & Sealy, 1986); vacher à tête brune, *Molothrus ater* (O'Loughlen & Rothstein, 1995); rossignol philomèle, (Kiefer *et al.*, 2010). Cet ajustement peut se faire soit par « sélective attrition » soit par apprentissage de novo (Marler, 1997). Une étude sur le rossignol philomèle a par exemple montré que les individus ajustaient la deuxième année leurs chants en conservant majoritairement dans leur répertoire les types de chant qui étaient les plus communs et fréquemment chantés dans leur groupe de voisins la première année (Kiefer *et al.*, 2010). Chez le vacher à tête brune, les oiseaux conservent la capacité d'apprendre de nouveaux chants lors de leur deuxième année (O'Loughlen & Rothstein, 2002, 2010, 2012). Cette prolongation de la période d'apprentissage serait due au fait que c'est une espèce parasitaire et que la période post-éclosion où ils peuvent entendre chanter les mâles adultes de leur propre espèce est très courte. La deuxième période d'apprentissage au début de leur première saison de reproduction leur permet ensuite d'acquérir leur répertoire de l'adulte et le dialecte de leur aire de reproduction.

Le mode d'apprentissage, restreint à la première année (« closed ended learners ») ou possible tout au long de la vie (« open ended learners ») peut contraindre l'ajustement du chant. Chez des espèces où la fidélité au territoire est faible entre deux saisons de reproduction, un mode d'apprentissage ouvert pourraient avantageusement permettre une modification du répertoire afin de s'ajuster aux chants de leurs voisins. A ce jour les seules espèces où un apprentissage ouvert a été démontré, sont l'étourneau sansonnet (Adret-Hausberger, Güttinger, & Merkel, 1990; Chaiken,



Böhner, & Marler, 1994), le serin des Canaries (Nottebohm, Nottebohm, & Crane, 1986) et le rossignol philomèle (Todt & Geberzahn, 2003). Cependant il a aussi été montré que, chez une même espèce, il pouvait y avoir des variations dans l'apprentissage du chant dues à différentes histoires de vie. Ainsi, chez le bruant à couronne blanche, *white-crowned sparrow*, une population sédentaire a une phase sensitive, où l'oiseau est capable d'apprendre de nouveaux chants, plus longue que les populations migratrices (Nelson, Marler, & Palleroni, 1995).

L'apprentissage vocal des Oscines a été rarement étudié dans leur environnement naturel. Cependant, l'histoire de vie des populations ne peut s'étudier qu'en milieu naturel. La majorité de ce qui est actuellement connu sur les processus d'apprentissage chez les oiseaux chanteurs vient d'études conduites dans les conditions standardisées du laboratoire (Hultsch & Todt, 2004), principalement chez le canari et le diamant mandarin, avec des individus souvent soumis à des conditions artificielles d'apprentissage. Dans la nature, les oiseaux vivent dans des environnements physiques et sociaux complexes et la pertinence des recherches menées en laboratoire sur ces processus d'apprentissage est sujette à caution (Kroodsma, 1996; Slabbekoorn & Smith, 2002; Beecher & Burt, 2004). En effet en laboratoire, l'accès aux tuteurs est limité en termes de temps et de nombres. De plus les interactions sont souvent contraintes et peuvent donc représenter une source de stress. Or des études ont démontré que le stress pouvait négativement influencer l'apprentissage (Brumm, Zollinger, & Slater, 2009; Grunst & Grunst, 2014). Etudier en conditions naturelles les mécanismes d'apprentissage des vocalisations chez les oiseaux chanteurs apparaît donc comme une nécessité.

Etudier l'apprentissage en milieu naturel peut s'effectuer de deux manières : sous forme « passive » en suivant l'évolution du répertoire des individus sur plusieurs années ou sous forme « active » en réalisant des expériences de diffusion. Concernant la première, une étude menée pendant 4 années chez le merle fauve, *Turdus grayi* a montré un changement important dans la composition du répertoire entre les saisons de reproduction (Vargas-Castro, Sánchez, & Barrantes, 2015). Concernant la seconde, Eriksen, Slagsvold, & Lampe, (2011) ont diffusé les chants d'individus inconnus à des gobemouches noirs, *Ficedula hypoleuca*. Ils ont montré l'incorporation par le groupe de nouvelles syllabes, mais ils n'ont cependant pas réussi à montrer que les oiseaux ajustaient leur chant pour augmenter le partage avec les stimuli diffusés. Une autre étude sur la mésange charbonnière, *Parus major*, a conduit aux mêmes résultats (Franco & Slabbekoorn, 2009). Des stimuli plus réalistes et des périodes de diffusion plus longues auraient peut-être conduit à des résultats différents.

Les expériences de diffusions présentent l'avantage de pouvoir mieux contrôler ce qui est appris et à quelle période, même en milieu naturel. La fauvette à tête noire semblait un bon modèle pour étudier plus en détails les mécanismes d'apprentissage du chant chez l'adulte. Des indices circonstanciés suggèrent que cette espèce est à apprentissage ouvert. Tout d'abord la fauvette à tête noire est connue pour être une espèce imitatrice. Les ornithologues au cours des siècles ont relevé des imitations de rossignols, merles, grives musiciennes, rouges-gorges, fauvettes des jardins, pouillot fitis, pic épeichette et de torcols fourmilier (*Jynx torquilla*) (Mason, 1995). De plus, le chant de la



fauvette est extrêmement complexe et semble se modifier au cours des saisons (observations personnelles). Enfin chez cette espèce, il existe une forte pression pour partager une certaine partie du chant avec les voisins comme nous l'avons montré chapitre 2 et 3. Une plasticité vocale pourrait leur permettre d'augmenter, ou au moins de maintenir le niveau de partage des éléments du chant avec leurs voisins, même si ces derniers changent d'une année à l'autre comme c'est probable pour les populations migratrices.

Nous avons choisi de réaliser les expériences d'apprentissage sur une population migratrice et une population sédentaire, présentant donc différentes histoires de vie et pouvant par conséquent présenter des modalités d'apprentissage différentes. Chez la fauvette à tête noire, le suivi des répertoires étant très compliqué nous avons choisi de réaliser des expériences de diffusion. Le dialecte chez cette espèce reposant sur le partage de syllabes et de phrases (Linossier *et al.*, in press), l'objectif de notre étude a donc été de simuler l'installation de nouveaux voisins possédant des chants avec de nouvelles syllabes et de nouveaux arrangements syntaxiques dans un groupe et de suivre l'évolution des chants des oiseaux des groupes étudiés.

2 Matériels et méthodes

2.1 Localités et sujets d'études

Les expériences de diffusions se sont déroulées en 2013, 2014 et 2015 sur une population migratrice à Paris sur le campus de l'Université Paris Sud et sur une population sédentaire en Corse (Saint Florent, Evisa). Afin de pouvoir reconnaître et suivre les individus, chaque mâle adulte a été capturé avec des filets et bagué avec une combinaison unique de trois bagues de couleur en plastique. Nous avons également noté les coordonnées GPS de chaque mâle afin de localiser les limites des territoires. Six individus à Paris et 7 en Corse ont été testés en 2013, 9 individus à Paris et 20 en Corse en 2014 et enfin 12 individus en Corse en 2015. En Corse, 50% des individus testés en 2013 ont été retrouvés en 2014 et 35% en 2015. A Paris aucun individu de 2013 n'a été retrouvé en 2014.



2.2 *Choix des syllabes et des syntaxes testées lors des expériences d'apprentissage*

Deux types de stimuli ont été utilisés lors des expériences de diffusions. Un premier constitué de nouvelles séquences et un second constitué de nouvelles syllabes. Ces nouvelles syllabes ou ces nouvelles séquences ont uniquement été introduites dans la deuxième partie du chant, le whistle contenant la signature de groupe. Pour construire le stimulus « séquence », nous avons utilisé quatre phrases partagées par tous les individus du groupe testé. En 2013, l'ordre de la phrase partagée a été inversé tandis qu'en 2014 nous avons seulement inversé l'ordre de deux syllabes de la phrase partagée, tout en conservant la longueur des silences inter-syllabes (voir figure 1 et 2).

Pour construire le stimulus « syllabe », nous avons ajouté 1 syllabe appartenant au groupe éloigné (Corse ou Paris) dans des chants du groupe d'étude, avant une séquence partagée par le groupe. Afin d'éviter le phénomène de pseudo-réplication (Hurlbert, 1984), nous avons construit 4 signaux différents, contenant chacun une syllabe introduite différente. Nous avons vérifié que les syllabes choisies n'étaient pas présentes dans les chants des individus du groupe testé en vérifiant manuellement les enregistrements précédant la période de diffusion (voir matériel supplémentaire).

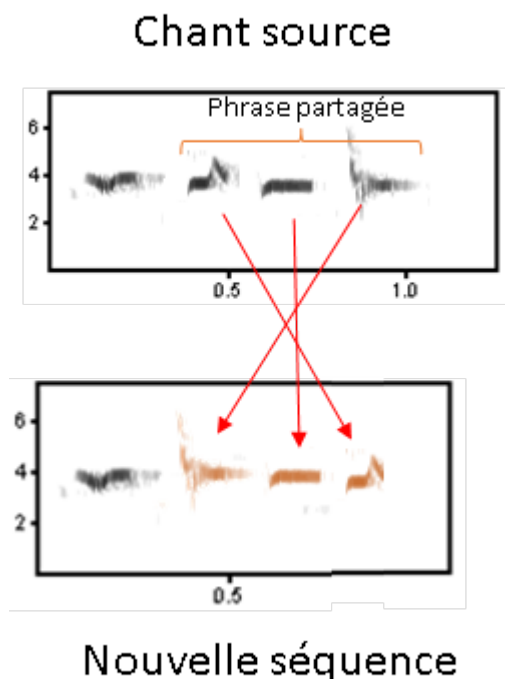


Fig 1 : Schéma de la construction du stimulus utilisé lors des expériences d'apprentissage des séquences en 2013.

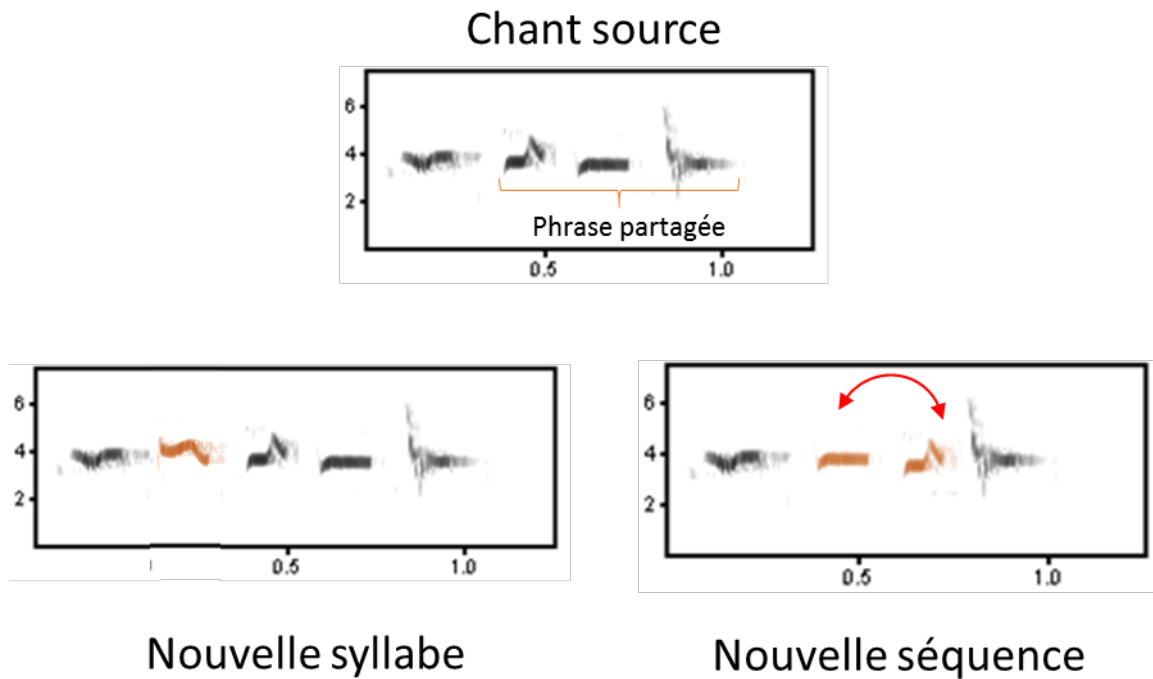


Fig 2 : Schéma de la construction des deux types de stimulus utilisés lors des expériences d'apprentissage des syllabes et des séquences en 2014.

2.3 Pré apprentissage

Avant de commencer les expériences d'apprentissage proprement dites, nous avons testé les réponses des individus à la diffusion de ces deux catégories de signaux expérimentaux. Nous avons donc préalablement vérifié si les fauvettes réagissaient de manière similaire aux chants modifiés et aux chants naturels émis dans les groupes testés. Nous avons donc diffusé de façon aléatoire chaque stimulus (naturel, séquence modifiée, nouvelle syllabe) pendant 1min30. Une pause de 10min été effectuée entre chaque stimulus. Les chants étaient émis avec un haut-parleur amplificateur télécommandé FoxproFury GX7 à l'intensité estimée normale pour la fauvette à tête noire (85 dB, (Mathevon & Dabelsteen, 2002)). Le haut-parleur était placé dans la végétation entre 50cm et 1.5m de hauteur, à l'intérieur du territoire de l'individu testé. Les comportements des individus étaient enregistrés pendant la diffusion et durant les 5 minutes suivant l'arrêt des stimuli.

L'intensité des réponses aux stimuli était quantifiée suivant les mêmes critères comportementaux que ceux décrits dans le chapitre 1. Afin d'analyser les réponses, nous avons utilisé une analyse en composantes principales (ACP). Nous avons ensuite comparé les réponses aux stimuli à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM). Le facteur individuel était codé comme un facteur aléatoire et le type de stimuli comme un facteur fixe. Nous avons aussi vérifié que l'ordre de diffusion des stimuli n'avait pas d'effet.



2.3.1.1 *Apprentissage*

Les expériences d'apprentissage se sont déroulées en 2013, 2014 et 2015. En 2013, nous avons diffusé uniquement les nouvelles séquences et en 2014 et 2015, les nouvelles syllabes et les nouvelles séquences. Pour chaque groupe étudié, Les diffusions s'effectuaient en mode automatique par l'intermédiaire de deux Foxpro, chacun en limite de 2 à 3 territoires, de façon à ce que les différents propriétaires des territoires entendent la diffusion et de façon à couvrir l'ensemble des territoires d'un groupe. Les diffusions commençaient pendant le chœur matinal des fauvettes et se terminaient à 12h. Ces diffusions consistaient en la diffusion de signaux expérimentaux émis avec une densité moyenne de 150 chants/heure. Chaque jour la séquence des différents stimuli (4 stimuli nouvelles syllabes et 4 stimuli nouvelles séquences) était réarrangée de manière aléatoire, ainsi que les silences séparant deux chants, tout en restant dans des variations normales pour cette espèce.

En 2013, les nouvelles séquences ont été diffusées sur une journée et l'enregistrement des chants des individus testés ont été réalisés pendant cette journée et sur les trois journées qui ont suivi. En 2014, les diffusions se sont déroulées sur deux semaines, et les chants des individus ont été enregistrés pendant toute cette période et pendant la semaine suivant la diffusion. En 2015, nous avons uniquement testé pendant 2 semaines du 14/05/2015 au 28/05/2015 les individus préalablement testés en 2014 en Corse (6 individus).

2.4 *Calendrier de diffusions 2013 et 2014*





2.5 Enregistrement et analyse

Au total, 985 heures ont été analysées dont 905 heures enregistrées avec des enregistreurs automatiques (SM2) et 80 heures enregistrées manuellement.

Nous avons ensuite recherché les syllabes en utilisant la fonction « Scan for template spectrogram patterns » du logiciel Avisoft SASlab pro (bandpass 2100-6000 Hz, maximum de deviation fréquentielle acceptée 8Hz, indices de corrélation retenus : 0.7 à 1). Ces réglages ont été sélectionnés après avoir réalisé plusieurs tests de détection avec des réglages différents. Ceci nous permet de faire une inter-corrélation glissante entre les 8 modèles (4 nouvelles syllabes, 4 nouvelles séquences) et les chants enregistrés durant les phrases d'expérimentation. Nous avons ensuite vérifié manuellement toutes les détections faites par le programme.

3 Résultat

3.1 Playback pré apprentissage :

En 2013, les individus ont réagi avec la même intensité à la diffusion d'un chant normal ou d'un chant avec l'ordre des syllabes d'une séquence partagée inversé (GLM, $p > 0.05$, $n=14$). En 2014, les individus ont aussi réagi avec la même intensité à la diffusion d'un chant normal, d'un chant avec l'ordre de deux syllabes d'une séquence partagée inversé et d'un chant avec de nouvelles syllabes (GLM, $p > 0.05$, $n=20$).

3.2 Apprentissage

Le logiciel a détecté 9100 syllabes répondant aux critères de corrélation (0.7 à 1) dans tous les enregistrements analysés. Cependant, il est apparu qu'aucune syllabe ou séquence ne correspondait réellement aux nouvelles syllabes ou nouvelles séquences utilisées lors des expériences d'apprentissage.

4 Discussion

Même si nous supposons que la fauvette à tête noire était une espèce à apprentissage ouvert, nos expériences de playback n'ont pas réussi à le montrer. Nous pouvons alors faire deux hypothèses. Soit notre protocole n'a pas permis de mettre en avant cet apprentissage, soit la fauvette n'a pas la capacité d'apprendre à l'âge adulte.

Concernant la première hypothèse, plusieurs facteurs, tels que le manque d'interactivité sociale et visuelle et la période de diffusion, pourraient expliquer pourquoi nos expériences ont échoué à démontrer un apprentissage ouvert chez la fauvette.



En effet, les interactions sociales et visuelles peuvent être essentielles lors de l'apprentissage. Une étude chez l'étourneau sansonnet (Poirier *et al.*, 2004) a montré que l'interaction sociale joue un rôle primordial lors du choix du/des tuteurs. Les jeunes étourneaux apprennent majoritairement à partir des tuteurs avec lesquelles ils ont interagi. Le jeune passerin indigo, *Passerina cyanea*, apprend les chants du tuteur avec qui il a interagi mais pas les chants du tuteur dont il a été isolé visuellement (Payne, 1981b). Hultsch *et al.* 1999, ont montré lors des expériences d'apprentissages chez le rossignol philomèle que l'attention et l'éveil des sujets envers les stimuli présentés était importants (expérience avec un stroboscope flashant au même rythme que le stimulus présenté). Lors de nos expériences d'apprentissage, la diffusion des stimuli a entraîné des réactions (chants en réponse) tout au long de la période de l'expérience, mais ce n'était peut-être pas suffisant pour induire un apprentissage. Nous pouvons imaginer plusieurs expériences afin d'augmenter l'interactivité lors des expériences d'apprentissages. Premièrement, nous pourrions utiliser un robot oiseau, ce qui nous permettrait peut-être d'augmenter l'intérêt des fauvettes à tête noire en ajoutant un stimulus visuel au stimulus vocal. La fauvette à tête noire est par ailleurs capable de retenir une association entre un stimulus visuel et auditif pour une période de 8 mois (Matyjasiak, 2005). Un stimulus visuel pourrait donc être indispensable. Nous pourrions aussi envisager de connecter artificiellement deux populations éloignées, en utilisant le réseau téléphonique ou internet. En effet, éthiquement, nous ne pouvons pas prélever un oiseau dans une population afin de l'introduire dans une nouvelle population. Nous pouvons cependant enregistrer et diffuser les vocalisations en direct d'une population à une autre et faire interagir ainsi des oiseaux éloignés géographiquement. Ceci nous permettrait de reproduire les interactions vocales quasiment normales, avec la modulation des chants des individus.

De plus, les syllabes et les séquences choisies ne présentaient peut-être que peu d'intérêt pour les mâles. Eriksen *et al.* 2011, après avoir réalisé des expériences d'apprentissage chez l'adulte chez le gobemouche noir, ont posé l'hypothèse que la fonction principale de l'apprentissage chez l'adulte pourrait être non pas d'agrandir la taille du répertoire, mais d'apprendre des éléments particulièrement attractifs pour les femelles (par exemple des « sexy syllabes ») (Eriksen *et al.*, 2011). Nous n'avons donc peut-être pas choisi des syllabes suffisamment attractives pour motiver un apprentissage.

Enfin, la fenêtre où la mémorisation de nouvelles syllabes et de nouvelles syntaxes est possible pourrait être très limitée. Or la diffusion des stimuli lors des expériences d'apprentissage a eu lieu uniquement à 3 périodes de l'année : en début de saison de reproduction, mais après l'installation des territoires des mâles ; en milieu de saison de reproduction et en décembre pour la population sédentaire. Nous n'avons pas réalisé de diffusions en tout début de saison de reproduction (février/mars), lorsque la frontière des territoires des mâles est encore variable et en fin de saison de reproduction (août/septembre) ainsi qu'à d'autres périodes hivernales. Ces périodes pourraient correspondre aux périodes d'apprentissage chez la fauvette à tête noire. Le canari mémorise de nouveaux éléments en fin de saison de reproduction (Nottebohm & Nottebohm E., 1978) tandis que l'étourneau peut apprendre (et produire) de nouveaux éléments toute l'année. De même, il semblerait



que la période hivernale puisse être une saison importante pour l'apprentissage. En effet, chez les oscines, plusieurs espèces continuent à vocaliser en dehors de la saison de reproduction (Mammen & Nowicki, 1981; Kelsey, 1988; Holmes, Sherry, & Reitsma, 1989; Kriner & Schwabl, 1991; Bates, 1992; Dewolfe & Baptista, 1995; Katti, 2001; Warren, 2003). En Afrique de l'Est, quelques fauvettes à tête noire redeviennent territoriales à la fin de l'hiver et se remettent à chanter régulièrement (Mason, 1995). De plus, nous avons observé que les des populations sédentaires vocalisaient également pendant cette période. Il serait donc nécessaire d'effectuer d'autres expériences d'apprentissages en tout début, en fin de saison de reproduction et pendant une plus longue période en hiver.

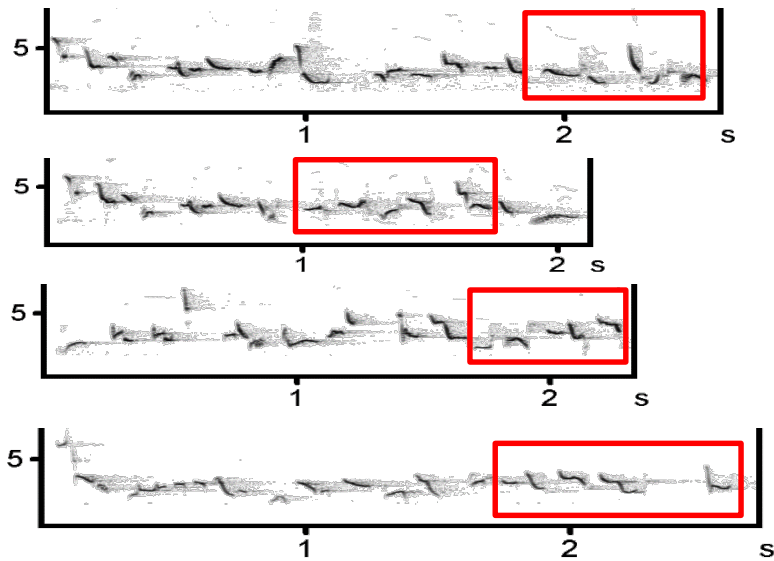
Concernant la deuxième hypothèse, nous ne pouvons pas exclure que la fauvette à tête noire est une espèce à apprentissage fermé ou semi-fermé. Elle pourrait mémoriser de très nombreuses syllabes et arrangements de syllabes pendant sa première ou deuxième année de vie et sélectionner ensuite spécifiquement les syllabes et phrases qu'elle possède en commun avec ses voisins lors de la saison de reproduction. On appelle ce phénomène la « selective attrition » (Marler & Peters, 1982). Une étude chez le rossignol philomèle a par exemple montré que des chants appris une année mais non produits étaient spécifiquement « réactivés » l'année suivante lors d'expériences de playback (Geberzahn, Hultsch, & Todt, 2002; Geberzahn & Hultsch, 2003). Une autre étude sur le bruant à couronne blanche a montré les mêmes résultats (Hough *et al.*, 2000).

Pour conclure, il reste encore de nombreuses pistes et expériences à réaliser pour étudier l'apprentissage chez l'adulte en milieu naturel. Pourquoi certaines espèces sont encore capables d'apprendre à l'âge adulte est une question fondamentale. Ce phénomène est difficile à mettre en évidence mais est particulièrement intéressant à étudier car il permet de comprendre les paramètres influençant l'apprentissage en milieu naturel.



5 Matériels supplémentaires

Paris : Gif



Corse : Vallecalle

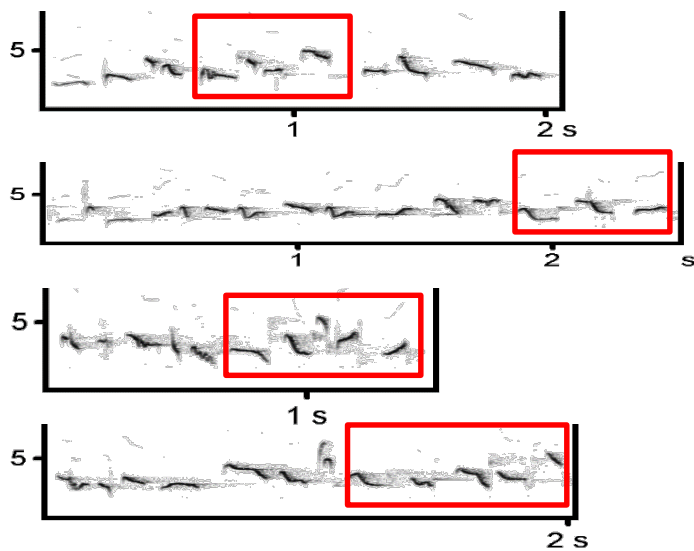
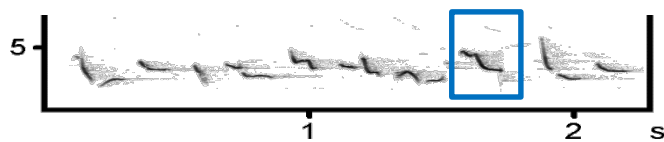
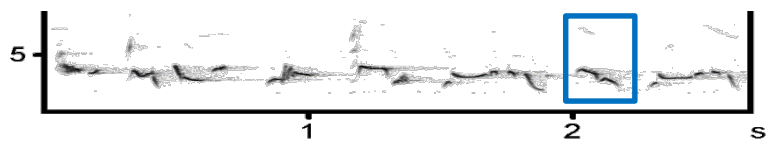
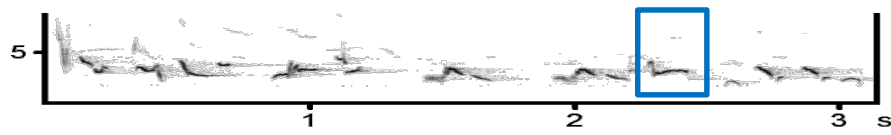
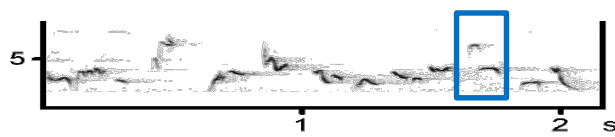
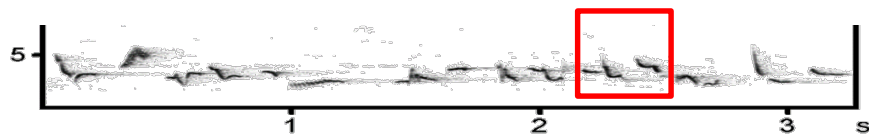
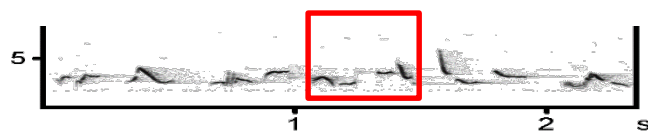
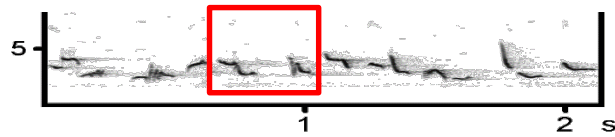
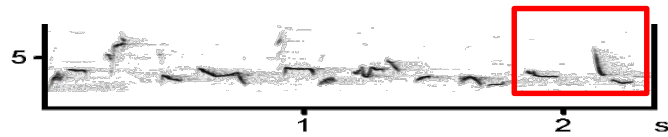


Fig 3 : Stimuli utilisés en 2013 lors des expériences d'apprentissages en Corse et à Paris. Les rectangles rouges encadrent les séquences dont l'ordre des syllabes a été inversé.

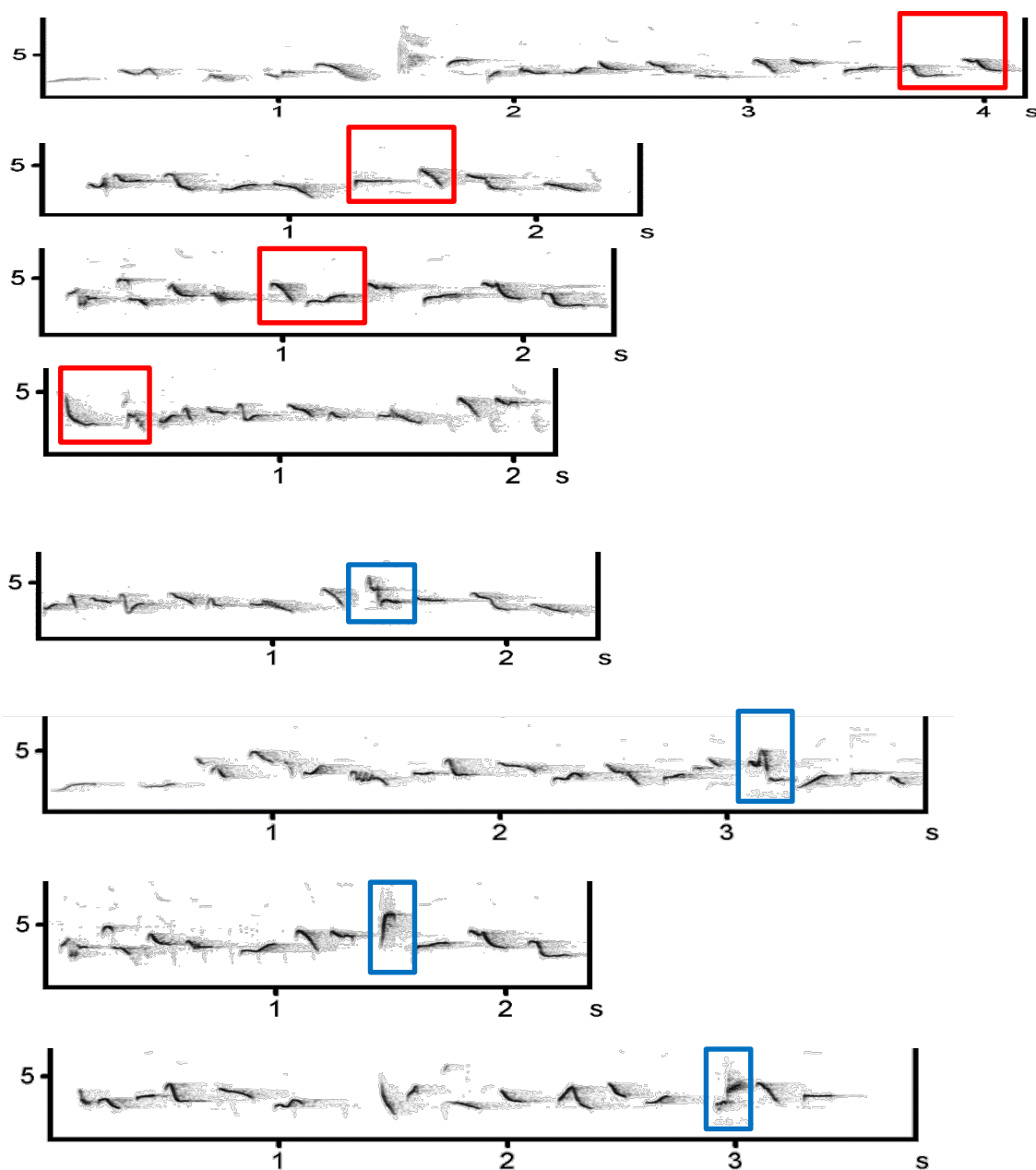


Paris : Gif





Corse : Vallecalle





Corse : Aïtone

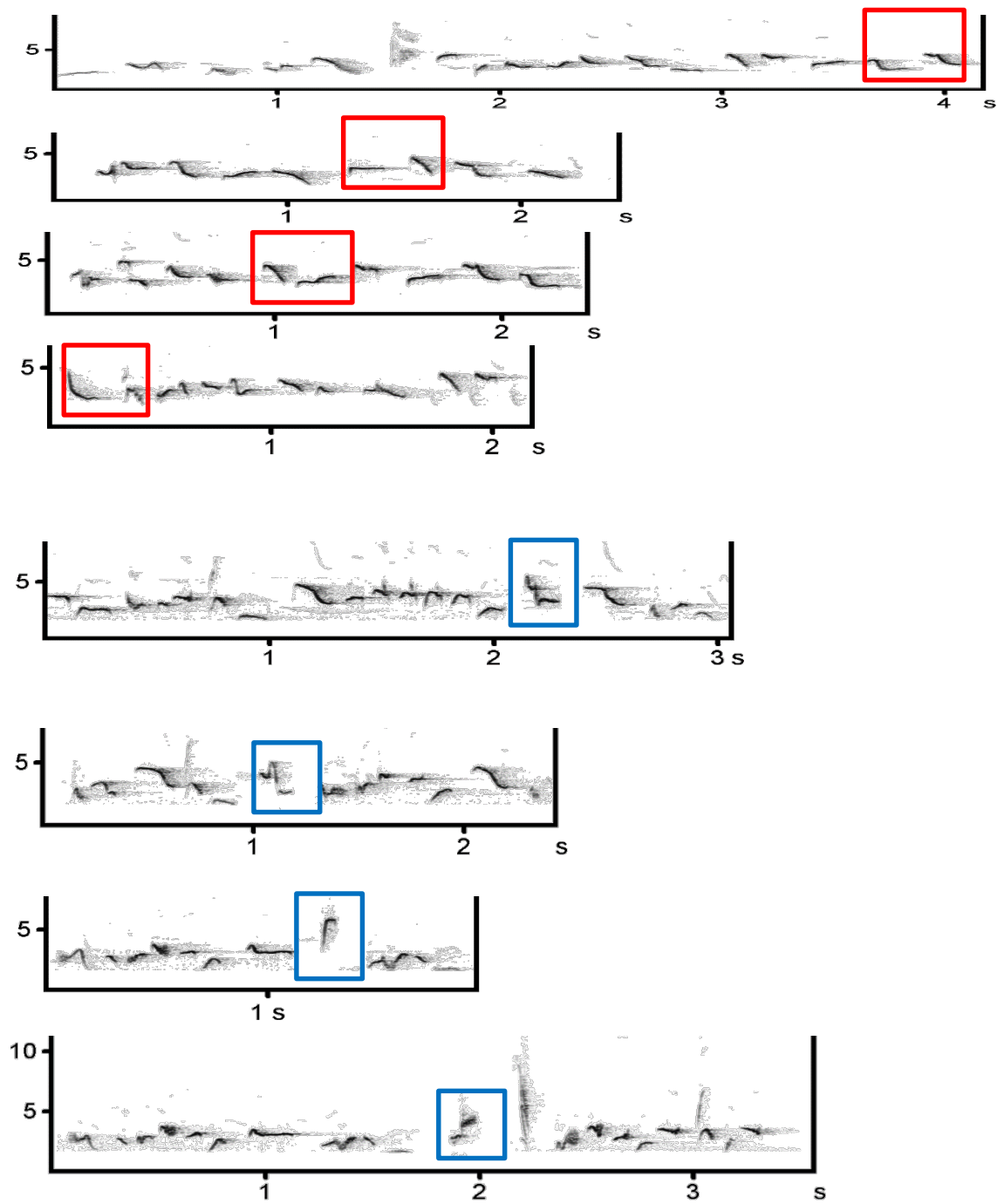


Fig 4 : Stimuli utilisés en 2014 lors des expériences d'apprentissages à Paris et en Corse (Vallecalle et Aïtone). Les rectangles rouges encadrent les séquences dont l'ordre des syllabes a été inversé et les rectangles bleus les syllabes ajoutées.



Bibliographie

- Adret-Hausberger M, Güttinger HR, Merkel FW. 1990.** Individual Life History and Song Repertoire Changes in a Colony of Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ethology* **84**: 265–280.
- Bates JM. 1992.** Winter territorial behavior of Gray Vireos. *The Wilson Bulletin* **104**: 425–433.
- Beecher MD, Burt JM. 2004.** The role of social interaction in bird song learning. *Current Directions in Psychological Science* **13**: 224–228.
- Beecher M, Campbell S, Nordby J. 2000.** Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal behaviour* **59**: 29–37.
- Berwick RC, Okanoya K, Beckers GJL, Bolhuis JJ. 2011.** Songs to syntax: the linguistics of birdsong. *Trends in cognitive sciences* **15**: 113–21.
- Brumm H, Zollinger SA, Slater PJB. 2009.** Developmental stress affects song learning but not song complexity and vocal amplitude in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**: 1387–1395.
- Chaiken M, Böhner J, Marler P. 1994.** Repertoire turnover and the timing of song acquisition in European starlings. *Behaviour* **128**: 1–2.
- Cosens SE, Sealy SG. 1986.** Age-related variation in song repertoire size and repertoire sharing of yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Canadian Journal of Zoology* **64**: 1926–1929.
- Dewolfe BB, Baptista LF. 1995.** Singing behavior, song types on their wintering grounds and the question of leap-frog migration in puget sound white-crowned sparrows. *The Condor* **97**: 376–389.
- Eriksen A, Slagsvold T, Lampe HM. 2011.** Vocal Plasticity - are Pied Flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, Open-Ended Learners? *Ethology* **117**: 188–198.
- Franco P, Slabbekoorn H. 2009.** Repertoire size and composition in great tits: a flexibility test using playbacks. *Animal behaviour* **77**: 261–269.
- Geberzahn N, Hultsch H. 2003.** Long-time storage of song types in birds: evidence from interactive playbacks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **270**: 1085–90.
- Geberzahn N, Hultsch H. 2004.** Rules of song development and their use in vocal interactions by birds with large repertoires. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **76**: 209–218.
- Geberzahn N, Hultsch H, Todt D. 2002.** Latent song type memories are accessible through auditory stimulation in a hand-reared songbird. *Animal Behaviour* **64**: 783–790.
- Grunst ML, Grunst AS. 2014.** Song complexity, song rate, and variation in the adrenocortical stress response in song sparrows (*Melospiza melodia*). *General and comparative endocrinology* **200**: 67–76.
- Holmes RT, Sherry TW, Reitsma L. 1989.** Population Structure Territoriality and Overwinter Survival of Two Migrant Warbler Species in Jamaica. *The Condor* **91**: 545–561.
- Hough G, Nelson DA, Volman S. 2000.** Re-expression of songs deleted during vocal development in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. *Animal behaviour* **60**: 279–287.
- Hultsch H, Schleuss F, Todt D. 1999.** Auditory-visual stimulus pairing enhances perceptual learning in a songbird. *Animal behaviour* **58**: 143–149.
- Hultsch H, Todt D. 2004.** Learning to sing. *Nature's Music: The Science of Birdsong*: 80–107.
- Hurlbert S. 1984.** Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs* **54**: 187–211.
- Katti M. 2001.** Vocal communication and territoriality during the non-breeding season in a migrant warbler. *Current Science* **80**: 419–423.
- Kelsey MG. 1988.** Singing in the rains. The wintering ecology of marsh warblers in Zambia. *IBIS* **130**: 589.



- Kiefer S, Sommer C, Scharff C, Kipper S. 2010.** Singing the Popular Songs? Nightingales Share More Song Types with Their Breeding Population in Their Second Season than in Their First. *Ethology* **116**: 619–626.
- Kriner E, Schwabl H. 1991.** Control of Winter Song and Territorial Aggression of Female Robins (*Erithacus rubecula*) by Testosterone. *Ethology* **87**: 37–44.
- Kroodsmma DE. 1996.** Ecology of passerine song development. In: Kroodsmma DE, Miller EH, eds. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca, 3–20.
- Lemon RE, Perreault S, Weary DM. 1994.** Dual strategies of song development in American redstarts, *Setophaga ruticilla*. *Animal Behaviour* **47**: 317–329.
- Lipkind D, Marcus GF, Bemis DK, Sasahara K, Jacoby N, Takahasi M, Suzuki K, Feher O, Ravbar P, Okanoya K, et al. 2013.** Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature* **498**: 1–6.
- Lipkind D, Tchernichovski O. 2011.** Quantification of developmental birdsong learning from the subsyllabic scale to cultural evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108 Suppl**: 15572–9.
- Mammen DL, Nowicki S. 1981.** Behavioral Ecology Individual Differences and Within-Flock Convergence in Chickadee Calls and temperal characteristics of Chick-a-dee calls given Time (s). *Behavioral Ecology and Sociobiology*: 179–186.
- Marler P. 1997.** Three models of song learning: evidence from behavior. *Journal of neurobiology* **33**: 501–16.
- Marler P, Peters S. 1982.** Developmental overproduction and selective attrition: new processes in the epigenesis of birdsong. *Developmental psychobiology* **15**: 369–378.
- Mason CF. 1995.** *The Blackcap (Hamlyn Species Guides)*. London.
- Mathevon N, Dabelsteen T. 2002.** Why do songbirds sing intensively at dawn? A test of the acoustic transmission hypothesis. *Acta ethologica* **4**: 65–72.
- Matyjasiak P. 2005.** Birds associate species-specific acoustic and visual cues : recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology* **16**.
- McGregor PK, Krebs JR. 1989.** Song Learning in Adult Great Tits (*Parus Major*): Effects of Neighbours. *Behaviour* **108**: 139–159.
- Nelson DA, Marler P, Palleroni A. 1995.** A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour* **50**: 83–97.
- Nottebohm F, Nottebohm ME, Crane L. 1986.** Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Behavioral and neural biology* **46**: 445–471.
- Nottebohm F, Nottebohm E. M. 1978.** Relationship between Song Repertoire and Age in the Canary, *Serinus canarius*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **46**: 298–305.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 1995.** Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **36**: 251–259.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 2002.** Ecological effects on song learning: delayed development is widespread in wild populations of brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* **63**: 475–486.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 2010.** Delayed sensory learning and development of dialect songs in brown-headed cowbirds, *Molothrus ater*. *Animal Behaviour* **79**: 299–311.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 2012.** Delayed vocal ontogeny in songbirds: a laboratory study validates a model for delayed development derived from field studies. *Journal of Ethology* **30**: 369–378.
- Payne RB. 1981.** Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour* **29**: 688–697.
- Planqué R, Britton NF, Slabbekoorn H. 2014.** On the maintenance of bird song dialects. *Journal of Mathematical Biology* **68**: 505–531.
- Podos J, Warren PS. 2007.** The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. *Advances in the Study of Behavior* **37**: 403–458.



Poirier C, Henry L, Mathelier M, Lumineau S, Cousillas H, Hausberger M. 2004. Direct Social Contacts Override Auditory Information in the Song-Learning Process in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology* **118**: 179–193.

Slabbekoorn H, Smith TB. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **357**: 493–503.

Todt D, Geberzahn N. 2003. Age-dependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. *Animal Behaviour* **65**: 971–979.

Vargas-Castro LE, Sánchez N V., Barrantes G. 2015. Song plasticity over time and vocal learning in clay-colored thrushes. *Animal Cognition* **18**: 1113–1123.

Warren PS. 2003. Winter dialects in the bronzed cowbird and their relationship to breeding-season dialects. *Animal Behaviour* **65**: 1169–1178.

Wilson PL, Towner MC, Vehrencamp SL. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *The Condor* **102**: 355–363.



Discussion générale



Au cours de ma thèse, je me suis intéressée aux chants complexes en deux parties de la fauvette à tête noire. Mon objectif était d'étudier les fonctions de ce chant, l'impact de la migration sur sa structure acoustique et ses variations géographiques ainsi que son mode d'apprentissage.

1 Pourquoi un chant complexe en deux parties ?

Le chant des oiseaux chanteurs a deux fonctions principales : repousser les mâles rivaux et attirer les femelles. Certaines espèces d'oiseaux produisent deux chants différents, l'un destiné aux mâles et l'autre aux femelles. C'est le cas du rufipenne morio (Houdelier *et al.* 2012), de l'attila à croupion jaune (Leger *et al.* 2003), du junco ardoisé, *Junco hyemalis* (Reichard *et al.*, 2011), du pouillot brun, *Phylloscopus fuscatus* (Forstmeier 2002), et de l'étourneau sansonnet (Adret-Hausberger & Jenkins, 1988). D'autres produisent un seul chant, constitué de différentes parties destinées spécifiquement aux mâles ou aux femelles (lusciniolle à moustaches, *Acrocephalus melanopogon*, (Fessl and Hoi, 1996), grive mauvis (Lampe & Espmark, 1987), fauvette babillarde, *Sylvia curruca* (klit 1999), merle noir (Hesler, Mundry, & Dabelsteen, 2011). Ces différents chants ou différentes parties se distinguent par leurs caractéristiques acoustiques. C'est le cas du chant de la fauvette, avec une partie « warble » suivie d'une partie « whistle ». **Dans la première partie, les syllabes présentent une modulation de fréquence plus forte, et sont d'une fréquence plus élevée et d'une durée plus courte que celle de la seconde partie. De plus, par rapport au whistle, le warble est plus versatile, plus complexe et plus variable d'un chant à l'autre pour un même individu.** Ces deux parties aux caractéristiques acoustiques si singulières pourraient donc avoir deux fonctions différentes.

Deux études (Collins *et al.*, 2009; Leedale, Collins, & de Kort, 2015) ont proposé que la première partie du chant détiendrait une fonction intersexuelle tandis que la deuxième détiendrait une fonction intra-sexuelle. Collins *et al.* (2009) ont observé que la deuxième partie devient plus courte lors d'interactions territoriales entre mâles (Sauer 1955), tandis que la première partie s'allonge en cas d'interactions avec les femelles et disparaît après la première ponte. Cependant, par des expériences de diffusions, Leedale *et al.* (2015) ont montré que la seconde partie s'allongeait lors d'intrusions territoriales tandis que la première avait tendance à se raccourcir. De même, **en réponse à nos diffusions, nous avons observé que le warble était moins présent (plus court voir absent) que le whistle.** Cependant, nos expériences de diffusion ne permettent pas de conclure que chaque partie serait destinée à un sexe en particulier. En effet, les mâles ont répondu vocalement à tous les stimuli que nous avons diffusés (chant complet, uniquement warble, uniquement whistle) en produisant les deux parties du chant. Même si nous ne pouvons pas exclure une fonction intra-sexuelle prédominante du whistle et une fonction intersexuelle prédominante du warble, nos résultats montrent au moins que **les deux parties du chant sont perçues par les mâles et que chaque partie déclenche chez ces derniers des réponses d'ordre territorial.**



Pourquoi produire un chant en deux parties ?

Les caractéristiques acoustiques de ces deux parties pourraient permettre le codage d'informations différentes utilisables par les deux sexes. En effet, le codage de l'information spécifique ou de groupe requiert l'utilisation de paramètres acoustiques communs tandis que le codage de l'information individuelle, de la motivation et de la condition physique requiert l'utilisation de paramètres acoustiques individualisés. Nos analyses montrent que les mâles appartenant à un groupe partagent des syllabes et des phrases dans la seconde partie (chapitre 2). La deuxième partie pourrait donc contenir des informations sur l'identité de groupe utilisables par les mâles et les femelles. Au contraire, le warble diffère grandement dans son contenu syllabique d'un individu à un autre et chez un même individu (un individu ne produit quasiment jamais la même première partie). De plus, il présente de grandes fluctuations de durée, allant de quelques secondes à quelques minutes. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que ce sont les informations individuelles, de motivations ou de conditions physiques qui pourraient être encodées dans le warble. Les informations encodées dans les chants, qu'elles soient spécifiques, de groupe, individuelles, relatives à la motivation et la condition physique de l'émetteur, peuvent être décodées et utilisées différemment par les deux sexes. Par exemple, les mâles peuvent utiliser l'information de groupe pour ajuster leur agressivité envers un mâle voisin ou étranger et les femelles peuvent l'utiliser pour se reproduire avec un mâle de leur groupe. Les informations sur la motivation et la condition physique peuvent aussi être utilisées par les mâles pour estimer la qualité d'un rival et par la femelle pour choisir un mâle de bonne qualité (voir tables 2.1 et 2.2, Collins 2004). De plus, la première partie a une amplitude deux fois moins élevée que la deuxième partie. Cette caractéristique pourrait permettre à la fauvette à tête noire de transmettre des informations destinées à deux auditoires différents. Les informations contenues dans la première partie seraient destinées à un auditoire proche, ou privé, la partie de faible amplitude se dégradant rapidement dans l'environnement. Les informations contenues dans la deuxième partie, résistant mieux à une propagation à distance de par son amplitude plus forte, seraient au contraire destinées à un auditoire plus large, ou public.

Pourquoi un chant si complexe ?

Il a été suggéré qu'une forte pression intersexuelle entraîne un élargissement du répertoire (Catchpole, 1982; Catchpole & Leisler, 1996; Mountjoy & Lemon, 1996; Buchanan & Catchpole, 1997; Gil & Slater, 2000) tandis qu'une forte pression intra-sexuelle entraîne des chants plus courts et plus stéréotypés (Catchpole, 1982, 1983; Forstmeier & Balsby, 2002; Collins, 2004). La première partie, qui aurait une fonction intersexuelle prédominante a un répertoire très grand et semble s'allonger lors de la présence d'une femelle (pers. Obs.). La deuxième partie du chant, probablement avec une fonction intra-sexuelle prédominante, s'allonge aussi lors d'interactions territoriales tout en gardant la même complexité (Leedale *et al.*, 2015). Ainsi les deux pressions de sélections semblent dirigées vers une augmentation du répertoire. Ce phénomène a déjà été observé chez le pinson des



arbres, (Leitão, ten Cate, & Riebel, 2006). La pression intersexuelle pourrait entraîner une évolution vers un plus grand répertoire chez les mâles car chez de nombreuses espèces, la femelle montre une préférence pour les mâles à grand répertoire (revue dans Collins 2004). La femelle utiliserait la taille du répertoire pour choisir un mâle de meilleure qualité, ces deux paramètres pouvant être liés (Nowicki, Peters, & Podos, 1998; Nowicki *et al.*, 2000; Balsby, 2000; Spencer *et al.*, 2004; Pfaff *et al.*, 2007; Balsby & Hansen, 2010; Kipper & Kiefer, 2010). Un large répertoire peut aussi être un avantage lors de la compétition intra-sexuelle (Krebs *et al.* 1978, Hiebert *et al.* 1989, Leitão *et al.* 2006, Searcy et Beecher 2009). Une expérience chez la mésange charbonnière où les mâles étaient remplacés par des haut-parleurs diffusant 1 seul type de chant ou plusieurs types de chants, a montré que les mâles étaient moins susceptibles de s'introduire dans les territoires où les mâles avaient un plus grand répertoire (Kreb *et al.* 1978). Il pourrait soit permettre aux mâles d'évaluer leurs rivaux, si taille de répertoire et qualité physique sont liées, soit permettre d'effectuer du « song-matching » (Brémond 1968, Krebs *et al.* 1981), du « song switching » (Kramer *et al.* 1985, Stoddard *et al.* 1988) ou du « song-sharing » (Fisher, 1954) en leur permettant d'adapter leurs vocalisations lors d'interactions territoriales. Développer et maintenir un grand répertoire a vraisemblablement un coût métabolique (Devoogd *et al.*, 1993; Szekely *et al.*, 1996; Airey & DeVoogd, 2000; Gil & Slater, 2002). Or les deux parties du chant ont un très grand répertoire (+ de 100 syllabes différentes par partie pour les différents chants d'un individu). Il a même été évoqué dans la littérature que la fauvette à tête noire pourrait produire un répertoire de plus de 1000 éléments (Bergmann, 1973; Devoogd *et al.*, 1993). Cette espèce fait donc partie des Oscines produisant un chant complexe tout comme le moqueur roux, *Toxostoma rufum* (Kroodsma & Parker 1977), le moqueur polyglotte (Howard 1974) ou le rossignol philomèle (Kipper *et al.* 2004). Une telle exagération de ce trait pourrait être due chez la fauvette à tête noire à une très forte pression intra et intersexuelle. Les soins parentaux sont partagés chez cette espèce. La femelle devrait donc choisir un mâle de bonne qualité qui pourra prodiguer des bons soins parentaux. Ceci pourrait être un des facteurs en faveur d'une pression intersexuelle forte. De plus, comme chez de nombreux oiseaux, la monogamie n'est qu'apparente, et il se produit de nombreuses copulations extra-paires (Mason 1995). Les mâles défendent donc activement leur territoire contre des mâles à la recherche de partenaires, évitant ainsi de prodiguer des soins parentaux à une progéniture qui n'est pas la leur. Ceci pourrait être un des facteurs qui explique pourquoi la pression intra-sexuelle est forte.

Néanmoins les pressions sexuelles ne sont pas les seuls paramètres exerçant des contraintes sur l'évolution des chants. En effet, d'autres contraintes environnementales peuvent également influencer les caractéristiques des chants. Les groupes vivant sous de hautes latitudes ont tendance à être migrateurs tandis que les groupes vivant à basses latitudes ont tendance à être sédentaires. Ces différents modes de migration pourraient se refléter dans les chants.



2 *Un impact de la migration sur le partage ?*

L'étude des chants dans deux populations (Paris et Corse) a permis de révéler l'existence de ***variations micro-géographiques au niveau de la structure acoustique et de la composition en syllabes et en séquences de syllabes chez la fauvette à tête noire***. En effet, les résultats de l'article 2 montrent, sur deux échelles géographiques, que les individus d'un même groupe ou d'une même population partagent plus de syllabes et de phrases que les individus appartenant à des groupes ou populations différents. Chez la fauvette à tête noire, une caractéristique qui pourrait impacter la mise en place et le maintien du dialecte est le mode de migration, surtout lorsqu'il est associé à des différences en termes de fidélité au site et de renouvellement des individus. Nous avons pu mettre en évidence que ***la fidélité au site était moins grande et que le renouvellement des individus était plus important pour les deux groupes de la population migratrice*** à Paris par rapport aux individus sédentaires des groupes Corses. Ainsi les individus des groupes parisiens ont potentiellement de nouveaux voisins chaque année lors de la saison de reproduction contrairement à la population sédentaire Corse où le renouvellement d'individus est essentiellement lié au facteur mortalité.

Chez des espèces présentant un mode migratoire et sédentaire, il a été montré que les populations migratrices partagent peu (ou pas) de chants avec leurs voisins contrairement aux populations sédentaires (bruant à couronnes blanches Nelson *et al.* 2001 ; Tohi à flancs roux, *Pipilo erythrophthalmus*, Ewert et Kroodsma 1994). Une étude chez le troglodyte à bec court, *Citothorus platensis*, et le troglodyte des marais, *Cistothorus palustris*, a montré que même si ces deux espèces sont très proches phylogénétiquement, la première, migratrice, ne partage pas de chants avec ses voisins, contrairement à la deuxième. Dans une étude comparative sur 65 espèces, Handley et Nelson (2005), ont par ailleurs montré que le partage de chants était plus commun chez les sédentaires que chez les migrants. Cependant, en ce qui concerne la fauvette à tête noire, il ressort de nos analyses que ***les populations migratrices présentent un taux de partage et un maintien des dialectes équivalent à celui de la population sédentaire (article 2 et 3)***, suggérant que le partage d'éléments, syllabes et phrases, est aussi important pour les populations migratrices que pour les sédentaires.

Toutefois, des analyses plus fines indiquent que les chants des deux populations présentent des différences. Les analyses réalisées dans l'article 3 indiquent que les ***individus migrants ont un répertoire de syllabes appartenant au whistle deux fois plus grand que les individus sédentaires***. Un chant plus complexe associé à des distances de migration plus grandes a déjà été trouvé chez d'autres espèces (Read et Weary 1992, Mountjoy et Leger 2001, Nelson *et al.* 2001, Irwin 2000, Kroodsma *et al.* 2001). Un répertoire plus grand chez les espèces migratrices est généralement associé à une pression intersexuelle plus forte que chez les espèces sédentaires. Catchpole (1982) a proposé que les individus migrants ont moins de temps disponible lors de la période de reproduction. Les individus doivent donc s'accoupler plus rapidement que les individus sédentaires et la pression intersexuelle



serait donc plus grande. Cependant, la corrélation entre distance de migration et complexité des répertoires ne semble pas évidente chez de nombreuses espèces (Peters *et al.* 2000 ; Medina et Francis, 2012 ; Byers, 2015, Handley et Nelson, 2005). Ainsi, la complexité du chant est la même chez les populations migratrices et sédentaires chez le troglodyte des marais (Kroodsma and Verner 1987) et chez le troglodyte à bec court (Kroodsma *et al.* 1999). Les répertoires sont même plus petits chez les populations migratrices que chez les populations sédentaires chez le tohi à flancs roux et chez le bruant chanteur (Ewert and Kroodsma 1994, Peters *et al.* 2000). Chez la fauvette à tête noire, la diversité du répertoire de syllabes pourrait permettre aux mâles d'adapter leur chant afin de maximiser le partage. En effet, les migrateurs ayant potentiellement de nouveaux voisins chaque année, un plus grand répertoire pourrait leur permettre de sélectionner les syllabes partagées avec les autres mâles de leur groupe. Les sédentaires, au contraire, ont les mêmes voisins années après années et ont théoriquement moins la nécessité d'avoir un répertoire de syllabes étendu. Nos résultats montrent en effet que les populations migratrices présentent un taux de partage des syllabes et une diversité des syllabes partagées équivalent à la population sédentaire (article 2 et 3), appuyant notre hypothèse.

Nos analyses concernant **le répertoire de phrases partagées** montrent qu'il **est deux fois moins diversifié chez les individus migrants que chez les individus sédentaires**. Ainsi malgré un réservoir de syllabes partagées équivalent, la mise en place d'un nombre conséquent de phrases partagées semble demander plus de temps. Ce niveau syntaxique est peut-être plus difficile à mettre en place (Geberzahn & Hultsch, 2004; Chaiken & Böhner, 2007; Lipkind *et al.*, 2013), surtout pour des migrateurs présents sur les lieux de reproduction pendant une période de temps limitée par rapport aux sédentaires. Néanmoins au sein des groupes migrants, les individus compensent cette difficulté en utilisant exclusivement les quelques phrases partagées qu'ils ont en commun avec les autres individus. **Cette stratégie chez les migrants permet de maintenir un taux de partage de phrases équivalent aux sédentaires**. C'est ainsi que logiquement nous observons une diversité moins grande des phrases partagées au sein des groupes migrants que des groupes sédentaires. Les individus sédentaires passent plus de temps ensemble et ont donc plus de temps pour mettre en place des phrases partagées différentes de façon volontaire ou involontaire.

Ce taux de partage, équivalent chez les deux populations de la fauvette à tête noire alors que le renouvellement des individus est important chez les migrants, suggère que les individus peuvent adapter leur chant chaque année afin de partager un taux minimum d'éléments avec leurs voisins. Pour cela, ils doivent être capables soit d'avoir appris un grand nombre de syllabes et de phrases lors de la période sensorielle d'apprentissage, soit de pouvoir apprendre de nouveaux éléments chaque année.



3 *L'adulte est-il capable d'apprendre des éléments du chant en milieu naturel?*

Nos résultats ont montré que partager des phrases et des syllabes avec ses voisins était important chez la fauvette à tête noire, quelle que soit la population, migratrice ou sédentaire. Lors de notre étude génétique (article 2), nous avons démontré que les mâles voisins n'étaient pas apparentés. Le maintien du micro dialecte au sein des groupes ne peut donc s'expliquer que si la fauvette conserve la capacité d'adapter son chant à ceux de ses voisins lors de l'installation dans un nouveau groupe qui n'est pas son groupe natal. Sinon, nous observerions une corrélation entre structure génétique et structure acoustique comme c'est le cas chez d'autres espèces (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton, 2001). ***Cela démontre l'origine culturelle et non génétique du dialecte chez cette espèce, par apprentissage après la première dispersion.*** C'est pourquoi nous avons souhaité étudier si cette adaptation aux chants des voisins était possible chez l'oiseau adulte, sachant que la fauvette à tête noire est capable d'apprendre de nouveaux éléments tout au long de sa vie, ou si cette espèce adapte son chant en utilisant le mécanisme de « selective attrition ».

La mise en place de phrases partagées semblant demander plus de temps que la mise en place de syllabes partagées (article 3), nous avons choisi de dissocier l'apprentissage de nouvelles syllabes et l'apprentissage de nouveaux arrangements de syllabes lors de nos expériences. ***Nos expériences d'apprentissage n'ont pas réussi à démontrer que la fauvette était capable, à l'âge adulte, d'adapter son chant face à l'arrivée de nouveaux voisins, en incorporant de nouvelles syllabes ou en modifiant ses séquences de syllabes.*** Il est à noter que les autres études, utilisant la méthode de diffusion en milieu naturel, n'ont pas réussi non plus à mettre en évidence un phénomène d'apprentissage à l'âge adulte chez les espèces étudiées comme le gobemouche noir (Eriksen *et al.*, 2011) et la mésange charbonnière (Rivera-Gutierrez *et al.*, 2011).

De nombreux paramètres pouvant avoir influencé la réussite de nos expériences d'apprentissage, nous ne pouvons pas rejeter l'une ou l'autre de nos hypothèses, apprentissage ouvert ou « selective attrition ». En effet, la période de diffusion ne correspondait peut-être pas à la période où les fauvettes à tête noire étaient capables de mémoriser de nouveaux éléments (Adret-Hausberger *et al.*, 1990; Nelson, Whaling, & Marler, 1996). Si les individus ont besoin de plus de temps pour apprendre, il aurait peut-être fallu diffuser nos stimuli sur une plus grande durée. L'absence d'interactivité a aussi pu grandement impacter la réussite de nos expériences. En effet de nombreuses études ont montré qu'un stimulus social était important, voir indispensable, lors des phases d'apprentissage (Payne, 1981b; Hultsch, Schleuss, & Todt, 1999; Nordby *et al.*, 2000; Beecher & Burt, 2004; Cousillas *et al.*, 2006; Burt *et al.*, 2007).



Néanmoins, nous ne pouvons pas exclure que la fauvette à tête noire n'appartient pas aux espèces à apprentissage ouvert et qu'elle procéderait donc par sélective attrition pour renouveler son répertoire. La réexpression d'éléments non produits après la première phase de cristallisation a aussi été montrée chez le bruant à couronne blanche (Hough *et al.*, 2000). Mais comment imaginer que le répertoire déjà extrêmement complexe de la fauvette à tête noire cacherait un répertoire non exprimé tout aussi grand ? Nous pourrions envisager que malgré une fidélité aux sites faible chez les populations migratrices, les individus soient fidèles à une zone géographique restreinte. Ainsi le répertoire caché nécessaire à l'adaptation aux voisins serait limité au répertoire de la région. Le mâle sélectionnerait ensuite les syllabes et les phrases correspondant au groupe où il s'installe.

Malgré les difficultés discutées dans le chapitre 4, étudier l'apprentissage en milieu naturel, surtout pour les espèces territoriales, est essentiel. En effet, les études en laboratoire permettent, dans des conditions contrôlées mais plus ou moins artificielles, de déterminer si les oiseaux ont la capacité d'apprendre à une période déterminée. Cependant, elles ne nous permettent pas de mettre les oiseaux en conditions réelles, où ils doivent défendre ou s'installer dans un territoire et « choisissent » donc quoi apprendre et de qui. Comme nous l'avons vu, des facteurs environnementaux influencent ces paramètres de façon non négligeable. Les études en laboratoire peuvent nous permettre de savoir de quoi les oiseaux peuvent être capables, mais pas ce qu'ils font normalement. De plus, les études en milieu naturel permettent de comparer le mode d'apprentissage chez des populations d'une même espèce mais présentant des histoires de vie différentes. Nous pourrions alors en apprendre plus sur les facteurs écologiques qui ont influencé le mode d'apprentissage des oiseaux. Pourquoi certaines espèces cristallisent leur chant après une certaine période ? Pourquoi d'autres conservent la capacité d'apprendre de nouveaux chants toute leur vie ? Ceci ne peut être étudié qu'en prenant en compte l'ensemble des aspects écologiques des espèces.



Conclusion



Pourquoi un chant complexe en deux parties ?

La fauvette à tête noire produit un chant en deux parties aux caractéristiques acoustiques singulières qui lui permettent probablement de transmettre des informations différentes, destinées à différents auditoires, proches et lointains, mâles et femelles. De plus, il semblerait que le chant complexe chez cette espèce puisse avoir évolué sous les pressions de sélections intra et intersexuelles.

Un impact de la migration sur le partage ?

Les populations sédentaires et migratrices ont un taux de partage, de syllabes et de phrases, équivalent au sein des groupes alors que le renouvellement des individus est plus important chez les migrateurs. Ceux-ci possèdent un répertoire de syllabes 2 fois plus grand ce qui leur permet probablement de maximiser le partage de syllabes avec leur voisins. Néanmoins au sein des groupes migrateurs, les individus ont une diversité de phrases partagées 2 fois moins grande que les sédentaires. La mise en place des phrases partagées semble donc être plus difficile pour les migrateurs mais ils vont utiliser exclusivement les quelques phrases partagées qu'ils ont en commun avec les autres individus afin de maintenir un taux de partage de phrases équivalent aux sédentaires. Les individus sédentaires semblent aussi adapter leur répertoire vocal chaque année même s'ils ont les mêmes voisins car on observe un plus grand partage de syllabes et de phrases intra année qu'inter année.

L'adulte est-il capable d'apprendre des éléments du chant en milieu naturel?

Nos expériences de diffusion n'ont pas permis de mettre en évidence un apprentissage de nouvelles syllabes ou de nouvelles phrases à l'âge adulte. Néanmoins de nombreux paramètres pouvant se révéler inadéquats (période, durée de l'apprentissage, environnement social) ont pu conduire à ce résultat négatif. Dans l'état présent, ces expériences ne nous permettent donc pas de savoir si la fauvette est une espèce à apprentissage ouvert ou si elle module son répertoire en fonction de ses voisins en utilisant la « selective attrition ».



Perspectives

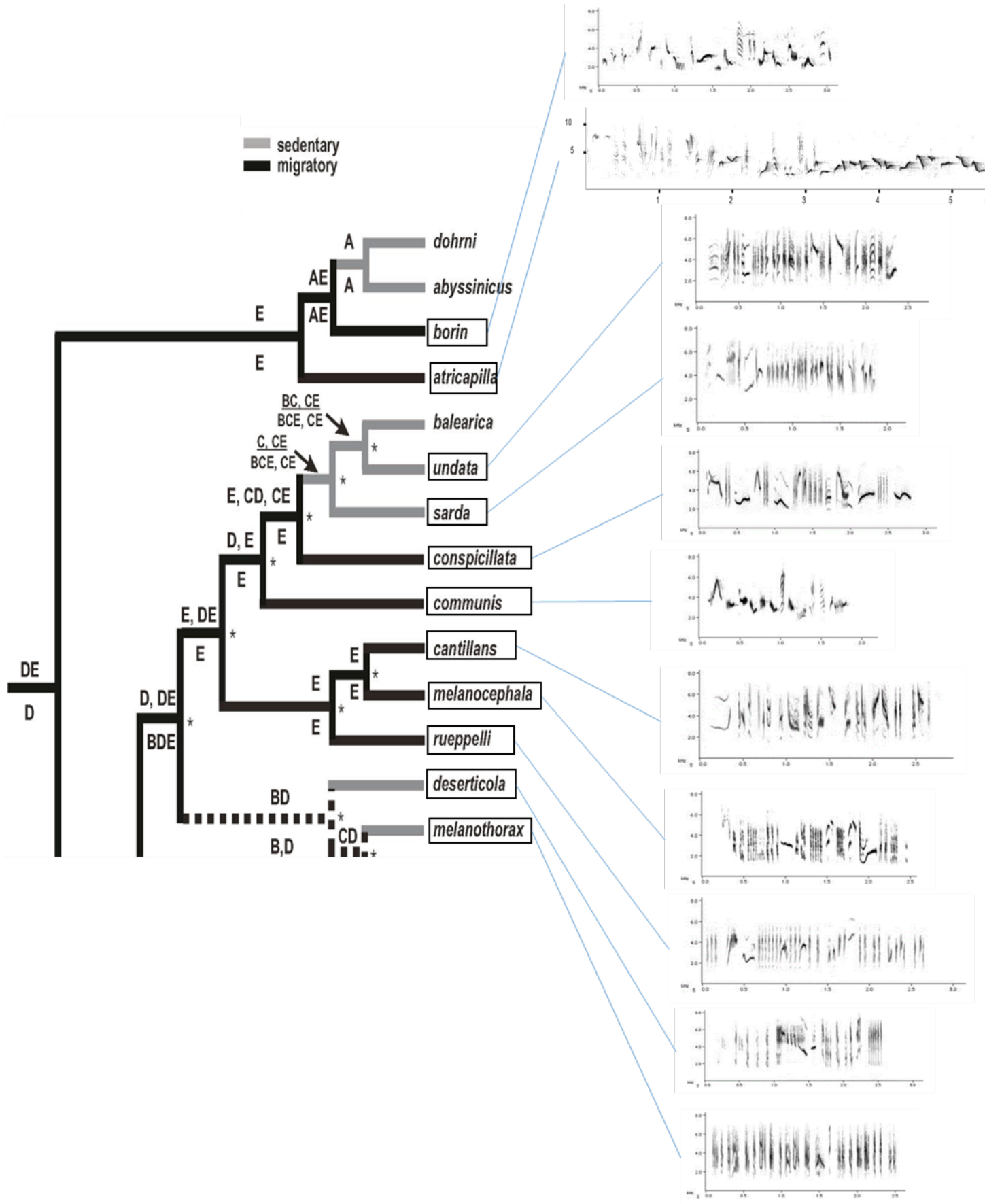


En ce qui concerne l'étude de la structure et de la fonction du chant de la fauvette à tête noire, d'autres expériences et analyses sont envisageables.

Afin de déterminer si le warble est majoritairement impliqué dans l'attraction des femelles, des expériences complémentaires seraient à réaliser. Par exemple, afin de tester la fonction de la première partie, nous pourrions observer si le mâle modifie son chant en présence d'une femelle et si la femelle réagit différemment à la diffusion de la première ou de la deuxième partie du chant du mâle. Pour tester les mâles, nous pourrions présenter un leurre visuel mâle ou femelle à un mâle en diffusant des cris de contact mâle et femelle et enregistrer ses réponses vocales. Si la première partie est spécifiquement adressée aux femelles, nous pourrions nous attendre à des changements dans la première partie (longueur, complexité, rythme) lors de la présentation d'un leurre visuel femelle et pas de changement lors de la présentation d'un leurre visuel mâle. En ce qui concerne les femelles, les fauvettes à tête noire ont l'avantage de présenter un dimorphisme sexuel prononcé contrairement à de nombreuses espèces d'oscines ce qui permet de les différencier facilement en milieu naturel. Nous pourrions alors réaliser une expérience de diffusion et observer si les femelles réagissent différemment à la diffusion de la première ou de la seconde partie du chant. Enfin la fauvette à tête noire vocalise généralement à partir de postes de chants exposés. Nous pourrions aussi, comme pour l'étude sur le phragmite des joncs, *Acrocephalus schoenobaenus* de Brumm *et al.* (2011), noter la direction dans laquelle l'oiseau émet ses vocalisations afin d'examiner à quels auditeurs elles sont destinées.

Afin d'étudier la fonction du dialecte, nous pourrions réaliser des expériences de diffusions similaires à celles réalisées par (Geberzahn & Aubin, 2013) afin de comparer ensuite les chants produits spontanément et les chants produits lors de la diffusion d'un chant d'un autre mâle. Cela permettrait de savoir si la fauvette à tête noire utilise la stratégie du « song-matching » ou celle du « song-switching ». Le « song-matching » encourage le partage entre individus alors que le « song-switching » va au contraire encourager une augmentation du répertoire. Ceci pourrait donc avoir une importance pour expliquer l'utilité du maintien du partage chez toutes les populations.

Nous pourrions aussi étudier les caractéristiques des chants des espèces phylogénétiquement proches. L'évolution des chants dépend de l'influence de mécanismes adaptatifs (adaptation à l'habitat, pressions sexuelles, sélection pour éviter l'hybridation interspécifique) et non-adaptatifs (effet fondateurs, caractéristiques morphologiques) (Mahler & Gil, 2009). En étudiant des espèces proches phylogénétiquement et avec des caractéristiques morphologiques similaires mais différentes histoires de vie nous pourrions en apprendre davantage sur l'impact des mécanismes adaptatifs sur l'évolution des caractéristiques du chant.



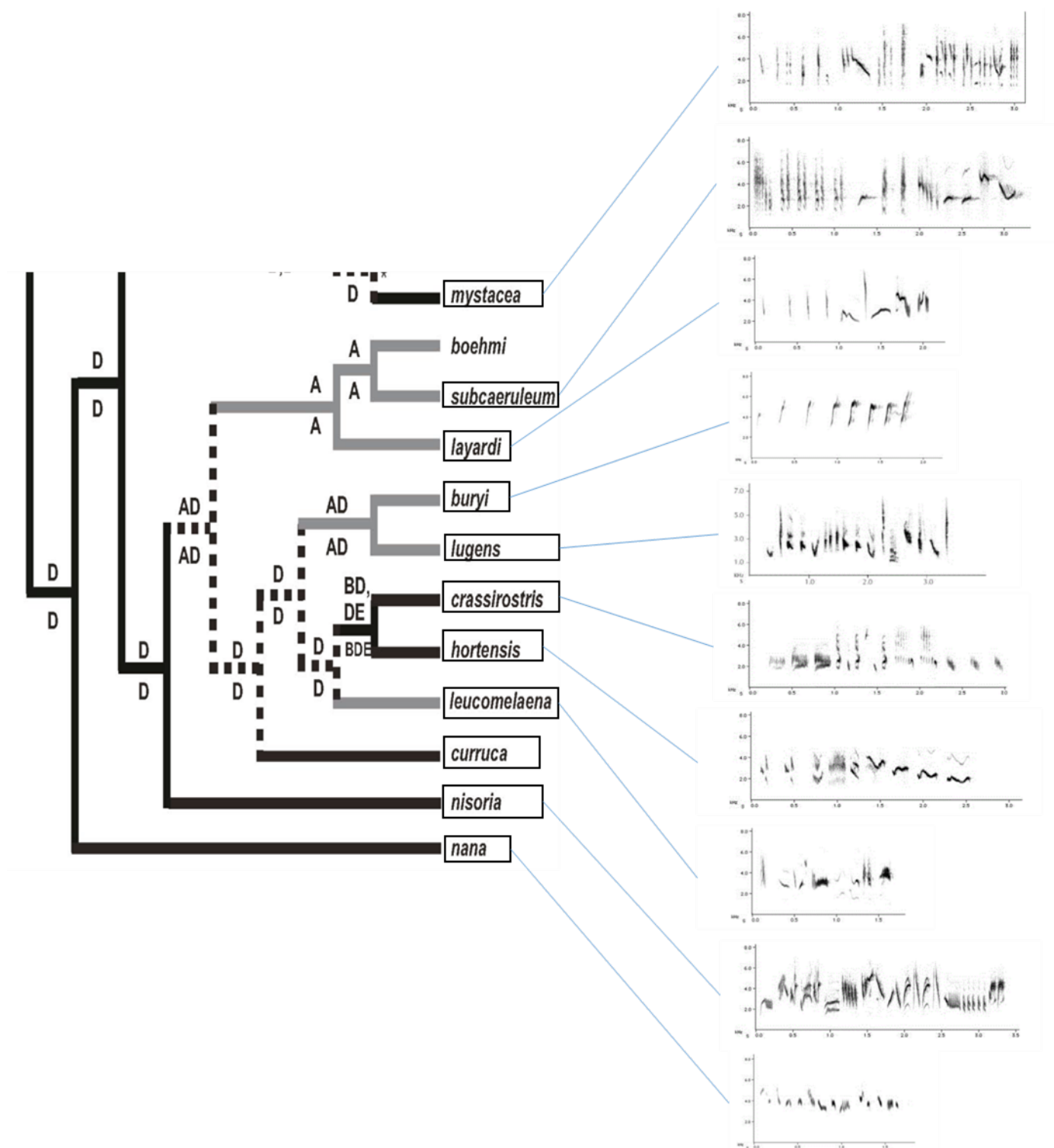


Fig 2 : Arbre phylogénétique (selon Voelker et light, 2011) et exemples de chants produits par les différentes espèces du genre *Sylvia*



La figure 2 indique qu'il existe dans l'ensemble du genre *Sylvia* une certaine complexité des chants. Très peu d'espèces produisent un chant simple (*S. buryi*, *S. layardi*). De plus certaines semblent aussi produire un chant en deux parties, comparable à celui de la fauvette (*S. communis*, *S. conspicillata*, *S. subcaeruleum*, *S. borin*). Ces espèces vivent dans des habitats semblables et sont parfois de morphologie assez similaire. Ces caractéristiques semblent par ailleurs indépendantes du mode de migration de l'espèce. Néanmoins, les modes migratoires peuvent évoluer rapidement, même au sein d'une même espèce comme la fauvette à tête noire, et cet aspect nécessiterait d'être réexaminé en détails.

En ce qui concerne l'impact de la migration sur le dialecte, nous pourrions également étudier d'autres populations sédentaires et migratrices se situant sous les mêmes latitudes ou plus proches géographiquement. Ceci nous permettrait de mettre en évidence que les différences observées entre nos populations sont dues aux différents modes de migrations et pas à un effet de la latitude comme proposé par d'autres auteurs (Handley & Nelson, 2005).

Concernant l'apprentissage nous pouvons imaginer plusieurs expériences afin d'augmenter l'interactivité lors des expériences d'apprentissages. Premièrement, nous pourrions utiliser un robot oiseau, ce qui nous permettrait peut-être d'augmenter l'intérêt des fauvettes à tête noire en ajoutant un stimulus visuel au stimulus vocal. La fauvette à tête noire est par ailleurs capable de retenir une association entre un stimulus visuel et auditif durant une période de 8 mois (Matyjasiak, 2005). Un stimulus visuel pourrait donc être indispensable. Nous pourrions aussi envisager de connecter deux populations éloignées en utilisant le réseau téléphonique ou internet. En effet, éthiquement, nous ne pouvons pas prélever un oiseau dans une population afin de l'introduire dans une nouvelle population. Nous pouvons cependant enregistrer et diffuser les vocalisations en direct d'une population à une autre et faire interagir ainsi des oiseaux éloignés géographiquement. Ceci nous permettrait de reproduire les interactions vocales quasiment naturelles.

Il serait aussi intéressant d'étudier la stabilité du chant au niveau individuel au cours de plusieurs années d'études. Nous pourrions peut-être ainsi voir si par exemple certaines syllabes ou séquences utilisées une année, disparaissent l'année suivante mais sont réutilisées lors de la troisième année. Ceci nous permettra de mettre en évidence l'existence d'un « répertoire caché » et une adaptation des répertoires des individus en fonction du contexte vocal du groupe.

Enfin lors de ma thèse, j'ai étudié uniquement la plasticité de la seconde partie du chant, en raison de la complexité de la première partie. Il est cependant possible que les deux parties du chant ne se mettent pas en place au même moment, ou ne présentent pas le même développement ontogénétique et la même évolution par la suite. Peut-être qu'à l'âge adulte, les fauvettes à tête noire sont capables d'apprendre uniquement des syllabes appartenant à la première partie. En effet, c'est dans cette



première partie que les fauvettes à tête noire incluent des imitations d'autres espèces et qu'elles semblent aussi faire de « l'improvisation » (pers. obs.). L'étourneau sansonnet produit également deux types de chants qui pourraient s'apparenter au warble et au whistle de la fauvette à tête noire. Chez l'étourneau, il semblerait que le warble se développe progressivement alors que le whistle apparaît brusquement lors de l'ontogénèse (Adret-Hausberger et Jenkins, 1988). Le whistle semble se développer en fonction du taux d'hormones chez cette espèce. Nous pourrions réaliser un suivi en laboratoire du développement du chant des jeunes fauvettes à tête noire afin d'étudier si les deux parties du chant de la fauvette à tête noire se développent effectivement à des rythmes différents.



Bibliographie



- Adret-Hausberger M, Güttinger HR, Merkel FW. 1990.** Individual Life History and Song Repertoire Changes in a Colony of Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ethology* **84**: 265–280.
- Adret-Hausberger M, Jenkins PF. 1988.** Complex organization of the warbling song in the European starling *Sturnus vulgaris*. *Behaviour* **107**: 138–156.
- Airey DC, DeVoogd TJ. 2000.** Greater song complexity is associated with augmented song system anatomy in zebra finches. *Neuroreport* **11**: 2339–2344.
- Andrew RJ. 1962.** Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science* **137**: 585–589.
- Aubin T, Bremond JC. 1983.** The Process of Species-specific Song Recognition in the Skylark *Alauda arvensis*. An Experimental Study by Means of Synthesis. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **61**: 141–152.
- Bairlein F. 1983.** Habitat Selection and Associations of Species in European Passerine Birds during Southward, Post-Breeding Migrations. *Ornis Scandinavica* **14**: 239–245.
- Baker MC, Cunningham MA. 1985.** The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* **8**: 85–100.
- Ball G, Auger C, Bernard DJ, Charlier TD, Sartor JJ, Ritters L V., Balthazart J. 2004.** Seasonal plasticity in the song control system: multiple brain sites of steroid hormone action and the importance of variation in song behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**: 586–610.
- Balsby TJS. 2000.** Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis*. *Journal of Avian Biology* **31**: 56–62.
- Balsby T, Hansen P. 2010.** Element repertoire: change and development with age in Whitethroat *Sylvia communis* song. *Journal of Ornithology* **151**: 469–476.
- Baptista LF. 1977.** Geographic variation in song and dialects of puget sound white-crowned sparrow. *Condor* **79**: 356–370.
- Baptista LF, Petrinovich L. 1984.** Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour* **32**: 172–181.
- Baptista LF, Petrinovich L. 1986.** Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Animal Behaviour* **34**: 1359–1371.
- Barrington D. 1773.** Experiments and Observations on the Singing of Birds. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. **63**: 249–291.
- Bearhop S, Fiedler W, Furness RW, Votier SC, Waldron S, Newton J, Bowen GJ, Berthold P, Farnsworth K. 2005.** Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science (New York, N.Y.)* **310**: 502–4.
- Becker PH. 1982.** The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: Kroodsma DE, Miller EH, eds. *Acoustic Communication in Birds*. New Y: Academic Press, 213–252.
- Beecher MD, Burt JM. 2004.** The role of social interaction in bird song learning. *Current Directions in Psychological Science* **13**: 224–228.



- Beecher M, Campbell S, Nordby J. 2000.** Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal behaviour* **59**: 29–37.
- Belda EJ, Barba E, Monrós JS. 2007.** Resident and transient dynamics, site fidelity and survival in wintering Blackcaps *Sylvia atricapilla*: evidence from capture-recapture analyses. *Ibis* **149**: 396–404.
- Bergmann VH heiner. 1973.** Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). *Journal of Ornithology* **114**: 317–338.
- Berthold P, Wiltschko W, Miltenberger H, Querner U. 1990.** Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia* **46**: 107–108.
- Bertram B. 1970.** The vocal behaviour of the Indian hill myna, *Gracula religiosa*. *Animal behaviour monographs* **3**: 79–192.
- Bjerke TK, Bjerke TH. 1981.** Song Dialects in the Redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica* **12**: 40–50.
- Brainard MS, Doupe AJ. 2002.** What songbirds teach us about learning. *Nature* **417**: 351–358.
- Bremond JC. 1968.** Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). *Terre Vie* **2**: 109–220.
- Brenowitz E a, Beecher MD. 2005.** Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. *Trends in neurosciences* **28**: 127–32.
- Briefer E, Aubin T, Lehongre K, Rybak F. 2008.** How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of experimental biology* **211**: 317–26.
- Brooks R, Falls J. 1975.** Song features used in individual recognition. *Canadian Journal of Zoology* **53**: 1749–1761.
- Brumm H. 2004.** Male–male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *Animal Behaviour* **67**: 281–286.
- Brumm H, Robertson K a., Nemeth E. 2011.** Singing direction as a tool to investigate the function of birdsong: An experiment on sedge warblers. *Animal Behaviour* **81**: 653–659.
- Buchanan KL, Catchpole CK. 1997.** Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **264**: 521–526.
- Burt JM, O'Loughlen AL, Templeton CN, Campbell SE, Beecher MD. 2007.** Assessing the Importance of Social Factors in Bird Song Learning: A Test Using Computer-Simulated Tutors. *Ethology* **113**: 917–925.
- Byers BE. 2015.** Migration and song elaboration in wood-warblers (*Geothlypis*). *The Auk* **132**: 167–179.
- Camacho-Schlenker S, Courvoisier H, Aubin T. 2011.** Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*. *Behavioural processes* **87**: 260–7.



Catchpole CK. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: Kroodsmas DE, Miller EH, eds. *Acoustic communication in birds*. New York, NY: Academic Press, 297–319.

Catchpole CK. 1983. Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour* **31**: 1217–1225.

Catchpole CK, Leisler B. 1996. Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* **133**: 1153–1164.

Catchpole CK, Slater PJB. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations [Hardcover]*. Cambridge University Press; 2 edition.

Cate C Ten, Slabbekoorn H, Ballintijn MR. 2002. Birdsong and male—male competition: Causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). In: *Behavior BTA in the S of*, ed. Academic Press, 31–75.

Chaiken M, Böhner J. 2007. Song Learning After Isolation in the Open-Ended Learner the European Starling: Dissociation of Imitation and Syntactic Development. *The Condor* **109**: 968–976.

Chaiken M, Böhner J, Marler P. 1994. Repertoire turnover and the timing of song acquisition in European starlings. *Behaviour* **128**: 1–2.

Collins S. 2004. Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong. In: Marler P, Slabbekoorn H, eds. *Nature's Music: The Science of Birdsong*. Academic Press, 39–79.

Collins SA, de Kort SR, Pérez-Tris J, Tellería JL, Kort S De. 2009. Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**: 585–590.

Cousillas H, George I, Mathelier M, Richard JP, Henry L, Hausberger M. 2006. Social experience influences the development of a central auditory area. *Die Naturwissenschaften* **93**: 588–96.

Cramp S. 1992. *The Birds of the Western Palearctic, Vol. VI* (S Cramp, Ed.). Oxford Univ Press.

Devoogd TJ, Krebs JR, Healy SD, Purvis a. 1993. Relations between Song Repertoire Size and the Volume of Brain Nuclei Related to Song: Comparative Evolutionary Analyses amongst Oscine Birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **254**: 75–82.

Dooling R, Searcy M. 1980. Early perceptual selectivity in the swamp sparrow. *Developmental psychobiology* **13**: 499–506.

Dowsett-Lemaire F. 1979. the Imitative Range of the Song of the Marsh Warbler *Acrocephalus Palustris*, With Special Reference To Imitations of African Birds. *Ibis* **121**: 453–468.

Eales L a. 1987. Do zebra finch males that have been raised by another species still tend to select a conspecific song tutor? *Animal Behaviour* **35**: 1347–1355.

Eens M, Pinxten R, Verheyen RF. 2008. No overlap in song repertoire size between yearling and older Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* **134**: 72–76.



- Elfström TS. 1990.** Individual and species-specific song patterns of Rock and Meadow Pipits: physical characteristics and experiments. *Bioacoustics* **2**: 277–301.
- Ellers J, Slabbekoorn H. 2003.** Song divergence and male dispersal among bird populations: a spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal Behaviour* **65**: 671–681.
- Eriksen A, Slagsvold T, Lampe HM. 2011.** Vocal Plasticity - are Pied Flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, Open-Ended Learners? *Ethology* **117**: 188–198.
- Eriksson D, Wallin L. 1986.** Male bird song attracts females - a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**: 297–299.
- Ewert DN, Kroodsma DE. 1994.** Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *Condor* **96**: 190–196.
- Falls JB. 1988.** Does song deter territorial intrusion in White-throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*)? *Canadian Journal of Zoology* **66**: 206–211.
- Fessl B, Hoi H. 1996.** The significance of a two part song in the moustached warbler (*Acrocephalus melanopogon*). *Ethology Ecology & Evolution* **8**: 265–278.
- Fiedler W. 2005.** Ecomorphology of the external flight apparatus of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1046**: 253–63.
- Fisher J. 1954.** Evolution and bird sociality. In: Huxley J, Hardy A, Ford E, eds. *Evolution as a Process*. London : Allen und Unwin, 71–83.
- Forstmeier W, Balsby T. 2002.** Why Mated Dusky Warblers Sing So Much: Territory Guarding and Male Quality Announcement. *Behaviour* **139**: 89–111.
- Frankl-Vilches C, Kuhl H, Werber M, Klages S, Kerick M, Bakker A, de Oliveira EHC, Reusch C, Capuano F, Vowinckel J, et al. 2015.** Using the canary genome to decipher the evolution of hormone-sensitive gene regulation in seasonal singing birds. *Genome Biology* **16**: 1–25.
- Gahr M. 2014.** How Hormone-Sensitive Are Bird Songs And What Are The Underlying Mechanisms? *Acta Acustica united with Acustica* **100**: 705–718.
- Garamszegi LZ, Zsebok S, Török J. 2012.** The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *Journal of theoretical biology* **295**: 68–76.
- Gaunt AS, Bucher TL, Baptista LF. 1996.** Is singing costly? *The Auk* **113**: 718–721.
- Geberzahn N, Aubin T. 2013.** How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Geberzahn N, Hultsch H. 2004.** Rules of song development and their use in vocal interactions by birds with large repertoires. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **76**: 209–218.
- Gibson R. 1989.** Field playback of male display attracts females in lek breeding sage grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**: 439–443.



- Gil D, Slater PJB. 2000.** Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): Correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**: 319–326.
- Gil D, Slater PJB. 2002.** Song and age or the latitude of longitudinal studies. *Animal Behaviour* **64**: F13–F14.
- Godard R. 1991.** Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* **350**: 228–229.
- Goller F, Suthers R a. 1996.** Role of syringeal muscles in controlling the phonology of bird song. *Journal of neurophysiology* **76**: 287–300.
- Göransson G, Högstedt G, Karlsson J, Källander H, Ulfstrand S. 1974.** Sångensroll för revirhållandet hos näktergal *Luscinia luscinia*–Några experiment med play-back-teknik. *Vår fågelvärld* **33**: 20–209.
- Green S, Marler P. 1979.** The Analysis of Animal Communication. In: Marler P, Vandenbergh JG, eds. *Social Behavior and Communication*. Springer US, 73–158.
- Groschupf K. 1985.** Changes in five-striped sparrow in intra- intersexual contexts. *Wilson Bull.* **97**: 102–106.
- Handford P, Loughheed SC. 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. *The Condor* **93**: 644–658.
- Handley HG, Nelson DA. 2005.** Ecological and Phylogenetic Effects on Song Sharing in Songbirds. *Ethology* **111**: 221–238.
- Hansen P. 1979.** Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* **27**: 1270–1271.
- Hartigan JA, Wong MA. 1979.** Algorithm AS 136: A K-Means Clustering Algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* **28**: 100–108.
- Helbig AJ. 1991.** Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 9–12.
- Hesler N, Mundry R, Dabelsteen T. 2011.** Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra-sexual context? *Journal of Ornithology* **152**: 591–601.
- Hiebert SM, Stoddard PK, Arcese P. 1989.** Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* **37**: 266–273.
- Hinde RA. 1958.** Alternative motor patterns in chaffinch song. *Animal Behaviour* **6**: 211–218.
- Hindmarsh AM. 1984.** Vocal Mimicry in Starlings. *Behaviour* **90**: 302–324.
- Hoelzel RA. 1986.** Song characteristics and response to playback of male and female Robins *Erithacus rubecula*. *Ibis* **128**: 115–127.



- Hoi-Leitner M, Nechtelberger H. 1995.** Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and* **37**: 399–405.
- Holland J, Dabelsteen T, Paris A. 2000.** Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal behaviour* **60**: 463–470.
- Houdelier C, Hausberger M, Craig AJFK. 2012.** Songs of two starling species: common traits versus adaptations to the social environment. *Die Naturwissenschaften* **99**: 1051–1062.
- Hough G, Nelson DA, Volman S. 2000.** Re-expression of songs deleted during vocal development in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. *Animal behaviour* **60**: 279–287.
- Howard RD. 1974.** The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottus*). *Evolution* **28**: 428–438.
- Hultsch H. 1996.** Discontinuous and incremental processes in the song learning of birds: evidence for a primer effect. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology*, **179**.
- Hultsch H, Schleuss F, Todt D. 1999.** Auditory-visual stimulus pairing enhances perceptual learning in a songbird. *Animal behaviour* **58**: 143–149.
- Hultsch H, Todt D. 1989.** Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evidence for package formation. *Journal of Comparative Physiology A* **165**: 197–203.
- Hurlbert S. 1984.** Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs* **54**: 187–211.
- Ince S a, Slater PJB, Weismann C. 1980.** Changes with time in the songs of a population of chaffinches. *The Condor* **82**: 285–290.
- Irwin DE. 2000.** Song variation in an avian ring species. *Evolution; international journal of organic evolution* **54**: 998–1010.
- Irwin DE. 2009.** Speciation: new migratory direction provides route toward divergence. *Current biology* **19**: R1111–R1113.
- Janik V, Slater P. 2000.** The different roles of social learning in vocal communication. *Animal behaviour* **60**: 1–11.
- Jenkins PF. 1978.** Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* **26**: 50–78.
- Johnson LS, Searcy WA. 1996.** Female Attraction To Male Song in House Wrens (*Troglodytes Aedon*). *Behaviour* **133**: 357–366.
- Kipper S, Mundry R, Hultsch H, Todt D. 2004.** Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour* **141**: 371–390.
- Kipper S, Kiefer S. 2010.** *Age-Related Changes in Birds' Singing Styles*. Elsevier Inc.



- Klit I. 1999.** The function of song forms in the lesser whitethroat, *sylvia curruca*. *Bioacoustics* **10**: 31–45.
- Konishi M. 1965.** The Role of Auditory Feedback in the Control of Vocalization in the White-Crowned Sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **22**: 770–783.
- Konishi M. 2004.** The role of auditory feedback in birdsong. In: Zeigler, HP and Marler, P, ed. *Annals of the New York Academy of Sciences. BEHAVIORAL NEUROBIOLOGY OF BIRDSONG*. 2 EAST 63RD ST, NEW YORK, NY 10021 USA: NEW YORK ACAD SCIENCES, 463–475.
- Kopiec K, Ozarowska A. 2012.** The origin of Blackcaps *Sylvia atricapilla* wintering on the British Isles. *Ornis Fennica* **89**: 254–263.
- Kramer H, Lemon R, Morris M. 1985.** song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. *Animal Behavior* **33**: 135–149.
- Krebs JR, Ashcroft R, Orsdol K Van. 1981.** Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour* **29**: 918–923.
- Krebs J, Ashcroft R, Webber M. 1978.** Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature* **271**: 539–542.
- Kroodsma DE, Bereson RC, Byers BE, Minear E. 1989.** Use of song types by the Chestnut-sided Warbler: evidence for both intra- and inter-sexual functions. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 447–456.
- Kroodsma D, Sánchez J, Stemple D, Goodwin E, Da silva ML, Vielliard J. 1999.** Sedentary life style of Neotropical sedge wrens promotes song imitation. *Animal behaviour* **57**: 855–863.
- Kroodsma DE, Parker LD. 1977.** Vocal virtuosity in the Brown Thrasher. *Auk* **94**: 783–785.
- Kroodsma DE, Pickert R. 1984.** Sensitive phases for song learning: Effects of social interaction and individual variation. *Animal Behaviour* **32**: 389–394.
- Kroodsma DE, Verner J. 1987.** Use of Song Repertoires among Marsh Wren Populations. *The Auk* **104**: 63–72.
- De La Hera I, Pérez-tris J, Tellería JL. 2007.** validity of discriminant function analyses based on bird morphology: the case of migratory and sedentary blackcaps *Sylvia atricapilla* wintering in southern Iberia. *Ardeola* **54**: 81–91.
- Lampe HM, Espmark YO. 1987.** Singing Activity and Song Pattern of the Redwing *Turdus iliacus* during the Breeding Season. *Ornis Scandinavica* **18**: 179–185.
- Langslow DR. 1979.** Movements of Blackcaps ringed in Britain and Ireland. *Bird Study* **26**: 239–252.
- Leedale AE, Collins S a., de Kort SR. 2015.** Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) increase the whistle part of their song in response to simulated territorial intrusion (M Manser, Ed.). *Ethology*: n/a–n/a.
- Leger DW, Mountjoy DJ. 2003.** Geographic variation in song of the bright-rumped Attila (Tyrannidae: Attila spadiceus): Implications for species status. *The Auk* **120**: 69.



Leitão A, ten Cate C, Riebel K. 2006. Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers. *Animal Behaviour* **71**: 1289–1296.

Leitner S, Voigt C, Garcia-Segura LM, Van't Hof T, Gahr M. 2001. Seasonal activation and inactivation of song motor memories in wild canaries is not reflected in neuroanatomical changes of forebrain song areas. *Hormones and behavior* **40**: 160–8.

Lipkind D, Marcus GF, Bemis DK, Sasahara K, Jacoby N, Takahasi M, Suzuki K, Feher O, Ravbar P, Okanoya K, et al. 2013. Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature* **498**: 1–6.

MacDougall-Shackleton EA, MacDougall-Shackleton SA. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution; international journal of organic evolution* **55**: 2568–2575.

Mahler B, Gil D. 2009. Chapter 2 *The Evolution of Song in the Phylloscopus Leaf Warblers (Aves: Sylviidae)*. Elsevier Inc.

Marler P, Peters S. 1982. Developmental overproduction and selective attrition: new processes in the epigenesis of birdsong. *Developmental psychobiology* **15**: 369–378.

Marler P, Tamura M. 1962. Song 'dialects' in three populations of White-crowned Sparrows. *The Condor* **64**: 368–377.

Marler P, Tamura M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* **146**: 1483–1486.

Marler P, Waser MS. 1977. Role of auditory feedback in canary song development. *Journal of comparative and physiological psychology* **91**: 8–16.

Mason CF. 1995. *The Blackcap (Hamlyn Species Guides)*. London.

Mathevon N, Aubin T, Viellard J, da Silva ML, Sebe F, Boscolo D. 2008. Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PloS one* **3**: e1580.

Mathevon N, Aubin T. 2001. Sound-based species-specific recognition in the blackcap *Sylvia atricapilla* shows high tolerance to signal modifications. *Behaviour* **138**: 511–524.

Mathevon N, Dabelsteen T, Blumenrath SH. 2005. Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. *The Journal of the Acoustical Society of America* **117**: 442.

Matyjasiak P. 2005. Birds associate species-specific acoustic and visual cues : recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology* **16**.

McDonald MV. 1989. Function of song in Scott's seaside sparrow, *Ammodramus maritimus* peninsulae. *Animal Behaviour* **38**: 468–485.

Medina I, Francis CD. 2012. Environmental variability and acoustic signals: a multi-level approach in songbirds. *Biology Letters*: 928–931.



Mennill DJ, Ratcliffe LM, Boag PT. 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science (New York, N.Y.)* **296**: 873.

Mettler R, Schaefer HM, Chernetsov N, Fiedler W, Hobson KA, Ilieva M, Imhof E, Johnsen A, Renner SC, Rolshausen G, et al. 2013. Contrasting patterns of genetic differentiation among blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with divergent migratory orientations in Europe. *PLoS ONE* **8**: e81365.

Morton ES. 1975. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American naturalist* **109**: 17–34.

Mountjoy DJ, Leger DW. 2001. Vireo song repertoires and migratory distance : three sexual selection hypotheses fail to explain the correlation. *Behavioral Ecology* **12**: 98–102.

Mountjoy DJ, Lemon RE. 1991. Song as an Attractant for Male and Female European Starlings, and the Influence of Song Complexity on Their Response. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 97–100.

Mountjoy DJ, Lemon RE. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**: 65–71.

Mueller JC, Pulido F, Kempenaers B. 2011. Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **278**: 2848–56.

Nelson D a., Hallberg KI, Soha J a. 2004. Cultural evolution of Puget Sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology* **110**: 879–908.

Nelson DA, Khanna H, Marler P. 2001. Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour* **138**: 1137–1160.

Nelson DA, Marler P, Palleroni A. 1995. A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour* **50**: 83–97.

Nelson DA, Nelson DA. 1997. *Social interaction and sensitive phases for song learning: A critical review*. Cambridge University Press.

Nelson DA, Poesel A. 2007. Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in white-crowned sparrow song. *Animal behaviour* **74**: 1073–1084.

Nelson DA, Whaling C, Marler P. 1996. The capacity for song memorization varies in populations of the same species. *Animal Behaviour* **52**: 379–387.

Nicholls J a., Goldizen AW. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* **75**: 549–558.

Nordby JC, Campbell SE, Burt JM, Beecher MD. 2000. Social influences during song development in the song sparrow: a laboratory experiment simulating field conditions. *Animal Behaviour* **59**: 1187–1197.

Nottebohm F. 1972. The origins of vocal learning. *The American naturalist* **106**: 116–140.

Nottebohm F. 1989. From bird song to neurogenesis. *Scientific American* **260**: 74–9.



- Nottebohm F, Stokes TM, Leonard CM. 1976.** Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *The Journal of comparative neurology* **165**: 457–86.
- Nowicki S, Hasselquist D, Bensch S, Peters S. 2000.** Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **267**: 2419–2424.
- Nowicki S, Peters S, Podos J. 1998a.** Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist* **38**: 179–190.
- Nowicki S, Peters S, Podos J. 1998b.** Song Learning, Early Nutrition and Sexual Selection in Songbirds. *Integrative and Comparative Biology* **38**: 179–190.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 2002.** Ecological effects on song learning: delayed development is widespread in wild populations of brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* **63**: 475–486.
- O’Loughlen AL, Rothstein SI. 2010.** Delayed sensory learning and development of dialect songs in brown-headed cowbirds, *Molothrus ater*. *Animal Behaviour* **79**: 299–311.
- Payne R. 1981a.** Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: Alexander RD, Tinkle DW, eds. *Natural selection and social behavior*. New York, 108–120.
- Payne RB. 1981b.** Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour* **29**: 688–697.
- Payne RB. 1985.** Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **70**: 1–44.
- Peakall ROD, Smouse PE. 2006.** GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular ecology notes* **6**: 288–295.
- Peek FW. 1972.** An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour* **20**: 112–118.
- Pérez-Tris J, Tellería J. 2002.** Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology* **71**: 211–224.
- Pérez-Tris J, Tellería J. 2003.** Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology* **32**: 207–213.
- Peters S, Searcy W a, Beecher MD, Nowicki S. 2000.** Geographic variation in Song Sparrow repertoires. *Auk* **117**: 936–942.
- Pfaff J a, Zann L, MacDougall-Shackleton S a, MacDougall-Shackleton E a. 2007.** Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**: 2035–2040.
- Podos J, Warren PS. 2007.** The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. *Advances in the Study of Behavior* **37**: 403–458.



- Poirier C, Henry L, Mathelier M, Lumineau S, Cousillas H, Hausberger M. 2004.** Direct Social Contacts Override Auditory Information in the Song-Learning Process in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology* **118**: 179–193.
- Ranjard L, Ross H a. 2008.** Unsupervised bird song syllable classification using evolving neural networks. *The Journal of the Acoustical Society of America* **123**: 4358–68.
- Read AF, Weary DM. 1992.** The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **338**: 165–187.
- Reichard DG, Rice RJ, Vanderbilt CC, Ketterson ED. 2011.** Deciphering information encoded in birdsong: male songbirds with fertile mates respond most strongly to complex, low-amplitude songs used in courtship. *The American naturalist* **178**: 478–87.
- Riede T, Goller F. 2010.** Peripheral mechanisms for vocal production in birds - differences and similarities to human speech and singing. *Brain and language* **115**: 69–80.
- Rivera-Gutierrez HF, Pinxten R, Eens M. 2011a.** Difficulties when assessing birdsong learning programmes under field conditions: a re-evaluation of song repertoire flexibility in the great tit. *PloS one* **6**: e16003.
- Rivera-Gutierrez HF, Pinxten R, Eens M. 2011b.** Songs differing in consistency elicit differential aggressive response in territorial birds. *Biology letters* **7**: 339–42.
- Rolshausen G, Segelbacher G, Hobson KA, Schaefer HM. 2009.** Report contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. *Current Biology* **19**: 2097–2101.
- Rousset F. 2008.** GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**: 103–106.
- Sauer F. 1955.** Über variationen der Artgesänge bei Grasmucken. Ein beitrag zur Frage des 'Leierens' des Monchsgrasmucke. *Journal of Ornithology* **96**: 129–146.
- Searcy WA. 1996.** Sound-pressure Levels and Song Preferences in Female Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) (Aves, Emberizidae). *Ethology* **102**: 187–196.
- Searcy W a., Beecher MD. 2009.** Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal behaviour* **78**: 1281–1292.
- Segelbacher G, Rolshausen G, Weis-Dootz T, Serrano D, Schaefer HM. 2008.** Isolation of 10 tetranucleotide microsatellite loci in the blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Molecular ecology resources* **8**: 1108–10.
- Shannon CE, Weaver W. 1949.** The Mathematical Theory of Communication. *The mathematical theory of communication* **27**: 117.
- Slater PJB, Ten Cate C, Jones A. 1992.** Can Lack of Experience Delay the End of the Sensitive Phase for Song Learning? *Netherlands Journal of Zoology* **43**: 80–90.



- Smith GT, Brenowitz EA, Beecher MD, Wingfield JC. 1997.** Seasonal changes in testosterone, neural attributes of song control nuclei, and song structure in wild songbirds. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* **17**: 6001–10.
- Snowdon CT, Hausberger M. 1997.** *Social Influences on Vocal Development* (CT Snowdon and M Hausberger, Eds.). Cambridge University Press.
- Spencer K a, Buchanan KL, Goldsmith a R, Catchpole CK. 2004.** Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **271 Suppl** : S121–3.
- Stoddard PK, Beecher MD, Willis MS. 1988.** Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**: 125–130.
- Stowell D, Plumbley M. 2010.** Birdsong and C4DM: A survey of UK birdsong and machine recognition for music researchers. : 1–24.
- Sugiyama M, Idé T, Nakajima S, Sese J. 2010.** Semi-supervised local Fisher discriminant analysis for dimensionality reduction. *Machine Learning* **78**: 35–61.
- Szekely T, Catchpole CK, Devoogd A, Marchl Z, Devoogd TJ. 1996.** Evolutionary Changes in a Song Control Area of the Brain (HVC) are Associated with Evolutionary Changes in Song Repertoire among European Warblers (*Sylviidae*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **263**: 607–610.
- Thorpe W. 1958.** The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*: 535–570.
- Todt D, Geberzahn N. 2003.** Age-dependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. *Animal Behaviour* **65**: 971–979.
- Todt D, Naguib M. 2000.** Vocal Interactions in Birds: The Use of Song as a Model in Communication. In: Peter J.B. Slater Charles T. Snowdon and Timothy J. Roper BT - *Advances in the Study of Behavior JSR*, ed. Academic Press, 247–296.
- Tramontin a D, Brenowitz E a. 2000.** Seasonal plasticity in the adult brain. *Trends in neurosciences* **23**: 251–8.
- Vallet E, Beme I, Kreutzer M. 1998.** Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal behaviour* **55**: 291–7.
- Vehrencamp SL. 2000.** Handicap, index, and conventional signal elements of bird song. *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*: 277–300.
- Voelker G, Light JE. 2011.** Palaeoclimatic events, dispersal and migratory losses along the Afro-European axis as drivers of biogeographic distribution in *Sylvia* warblers. *BMC evolutionary biology* **11**: 163.
- Voigt C, Leitner S. 2008.** Seasonality in song behaviour revisited: Seasonal and annual variants and invariants in the song of the domesticated canary (*Serinus canaria*). *Hormones and Behavior* **54**: 373–378.



Węgrzyn E, Leniowski K. 2009. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* **151**: 255–267.

Wesołowski T. 2011. Blackcap *Sylvia atricapilla* numbers , phenology and reproduction in a primeval forest – a 33-year study. *Journal of Ornithology* **2**: 319–329.

Wildenthal JL. 1965. Structure in Primary Song of the Mockingbird (*Mimus polyglottos*). *The Auk* **82**: 161–189 CR – Copyright 1965 American Ornith.

Wilson PL, Towner MC, Vehrencamp SL. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *The Condor* **102**: 355–363.

Woolley SMN, Rubel EW. 2002. Vocal memory and learning in adult Bengalese Finches with regenerated hair cells. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* **22**: 7774–87.

Annexe



Annexe 1

Tableau 1 : Quantité utilisées des différents composés lors de l'extraction d'ADN

Extraction ADN

protéinase K	20 µl	
PBS	200 µl	
Buffer AI	200 µl	
Ethanol	200 µl	
Dneasy mini spin column		1
Buffer AW1	500 µl	
Buffer AW2	500 µl	
Buffer AE	200 µl	

Annexe 2

Tableau 2 : Caractéristiques des microsatellites utilisés lors des PCR.

Locus	Accession No.	Séquence de primer	Motif répété
Syla1	JQ283445	F: GTGTGACCAGAGAATGTGG R: TGGGTATGGTAGTACTGGGC	(AGGT) ₅
Syla2	JQ283446	F: CCACTGGGAAGATCGGC R: TGCTTGAGTGTGAAGCTTTGG	(ACTC) ₁₂
Syla3	JQ283447	F: GCAGGAGCCTTGAAATGCC R: GTAGGTGAGTCCCAGTAGCC	(CTGT) ₅
Syla12	JQ283448	F: CAGAAAGTGCTTCTAAATGAGTGG R: TCTAGAGTCACCTTGGCTGTC	(GAT) ₁₀
Syla14	JQ283449	F: ACACCCTGGAGCCTCTTTG R: GAACTGAGCTCCTCACCCG	(CCT) ₆
Syla15	JQ283450	F: GCTCGCTCAGGAGGCAC R: CAAGAAGCCCAAGTCACGC	(ATC) ₆
Syla18	JQ283451	F: GCTGTGCCTCTGCCTAAAC	(CCT) ₆



		R: CTGCACAGGTTCTCTTCAGC	
		F:	
Syla19	JQ283452	TGAGAGACTGGAATGTTAATGGTTAG	(AC) ₁₀
		R: CTGTCTCAGAGCCCAGC	
Syla20	JQ283453	F: CGCACACAGGATTTGAGATG	(AC) ₈
		R: CTTGATGTCATGCAGATTAGAGC	
Syl1	EU304338	F: TTGCTTTTGGCAAAGATATAGATG	(GATA) ₁₄
		R: CCTGGGTTGTTTTACCAGATTC	
Syl2	EU304344	F: GTCCCACTAATGGGTTTTCC	(CTAT) ₇
		R:	
		GTTGTCAGAATTCAACTACTTACTGC	
Syl6	EU304342	F: TCAGCAGCAACAAGATGAGC	GATACATA(GATA) ₁₀
		R: GGAACCTGCAAACTGTGAATTG	
Syl9	EU304343	F: AGGCATTTAAAGAAGGCAGTG	(CTAT) ₁₂
		R: GCCAAGAAAGAGGGAGGTTC	
Syl10	EU304345	F: TCTTCAGAGGTGAAGGTGTGC	(CTAT) ₁₁
		R: GCTGGGGAGTGTAAGGTGG	
Syl3	EU304336	F: CACGTTACCGTCTTTATATTCCATC	(GATA) ₂ (GAGA) ₃ GATA
		R: TTTTTCACATGGGTGCAGTC	
Syl4	EU304337	F: ACCCATATGGAATAAATTGTGG	(GTAT) ₁₀
		R: GAGCTGGCAGGGAATTTTG	(CTAT) ₁₂
Syl5	EU304341	F: CAAAAATTTGGTATAAACTTCCAAC	(CTAT) ₃ AT(CTAT) ₁₄
		R: GCCCTTGAAAAACAAACACC	
Syl7	EU304339	F: CTTGTTCTTTCTTCTGCATTGG	GATAGATTTA
		R: GGAGTTTGGCTTTTGTGG	
Syl8	EU304340	F: CAATGCCCATCTACCCATCT	(CTAT) ₂ (GTATCTAT) ₂
			(CTAT) ₂ (GTATCTAT) ₂ (C
		R: TTTCTAAATATGCACAGGTGCTG	TAT) ₉
Syl10	EU304345	F: TCTTCAGAGGTGAAGGTGTGC	(CTAT) ₁₁
		R: GCTGGGGAGTGTAAGGTGG	

Titre : La plasticité et la structure du chant de la fauvette à tête noire étudiées chez des populations migratrices et sédentaires

Mots clés : analyse acoustique, Oscine, expérience d'apprentissage

Résumé : L'objectif de la thèse a été d'étudier la structure, la fonction et la plasticité au cours du temps du chant d'un oiseau mâle adulte, la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*. L'influence de différents comportements migratoires sur les caractéristiques du chant, sur la maintenance des dialectes et sur l'apprentissage a également été étudiée chez deux populations, une migratrice (représentée par 2 groupes à Paris) et une sédentaire (représentée par 3 groupes en Corse). Le chant de cette espèce est constitué de deux parties aux caractéristiques acoustiques bien distinctes, le warble et le whistle. Nos expériences de diffusion montrent que chacune des deux parties peut provoquer une réponse territoriale des mâles. Ce chant en deux parties permet probablement aux fauvettes de transmettre des informations différentes, destinées à différents auditoires, proches et lointains, mâles et femelles. Nos analyses génétiques par microsatellites ne montrent pas de structure génétique des groupes et populations.

Néanmoins, nous avons montré l'existence de variations micro-géographiques au niveau de la composition en syllabes et en séquences de syllabes de cette seconde partie du chant. Bien que le renouvellement des individus soit plus important chez les migrateurs que chez les sédentaires, les 2 populations ont un taux de partage de syllabes et de phrases équivalent au sein des groupes. Nous avons cependant observé que les individus migrateurs ont un répertoire de syllabes 2 fois plus grand mais une diversité de phrases partagées 2 fois moins grande que les sédentaires. Le suivi d'individus sédentaires sur plusieurs années consécutives a permis de montrer que l'espèce faisait preuve d'une plasticité vocale puisqu'on observe un plus grand partage de syllabes et de phrases intra année qu'inter année au sein des groupes. Même si les individus semblent modifier le contenu de leurs chants chaque année, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence par des expériences de diffusion en milieu naturel un apprentissage à l'âge adulte de nouvelles syllabes ou de nouvelles phrases.

Title : Plasticity and structure of the blackcap song studied in migratory and sedentary population

Keywords : Acoustic analysis, Oscine, learning experiment

Abstract : The aim of the thesis was to study the structure, function and plasticity over time of the song of a male adult bird, the blackcap *Sylvia atricapilla*. The influence of different migratory behaviors on the song characteristics, on the dialect maintenance and on learning has also been studied in two populations, a migratory one (represented by two groups in Paris) and a sedentary one (represented by 3 groups in Corsica).

The song of this species consists of two parts with distinct sound characteristics, the warble and the whistle. Our playback experiments show that both parts trigger male territorial response. Such a song in two parts probably allows blackcaps to transmit different information for different audiences, close and distant, males and females. Genetic analyzes with microsatellites show no genetic structure of groups and populations.

Nevertheless, we have shown the existence of micro-geographical variations in the composition of syllables and sequences of syllables in the whistle part. Although the turnover of individuals is higher among migrants than among sedentary populations, the two populations have similar syllables and phrases sharing within groups. However, migratory birds, compared to sedentary ones, have a syllable repertoire size twice as large and a repertoire of phrase sharing much smaller. The survey of sedentary individuals over several consecutive years has shown that the species show a vocal plasticity since a greater sharing of syllables and of phrases is observed intra year than between years within groups. Although individuals seem able to modify their songs every year, we didn't succeed in showing with playback experiments in natural environment that adults males were able to learn new syllables or new phrases.