



HAL
open science

Distribution spatiale, stabilité et perception des dialectes chez deux espèces d'oiseaux guyanais (*Cacicus cela* et *Cacicus haemorrhous*)

Hélène Thieltges

► **To cite this version:**

Hélène Thieltges. Distribution spatiale, stabilité et perception des dialectes chez deux espèces d'oiseaux guyanais (*Cacicus cela* et *Cacicus haemorrhous*). Biologie animale. Université de Rennes, 2013. Français. NNT : 2013REN1S169 . tel-01002164

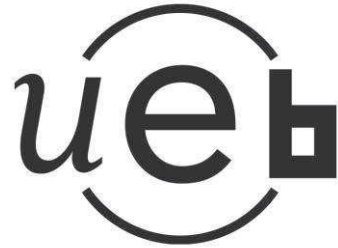
HAL Id: tel-01002164

<https://theses.hal.science/tel-01002164>

Submitted on 5 Jun 2014

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.



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie Agro Santé

présentée par

Hélène THIELTGES

Préparée à l'unité de recherche UMR 6552 EthoS
Laboratoire d'Ethologie Animale et Humaine
UFR S.V.E.

**Distribution spatiale,
stabilité et perception
des dialectes chez
deux espèces
d'oiseaux guyanais
(*Cacicus cela* et
Cacicus haemorrhous)**

**Thèse soutenue à Rennes
le 17 Décembre 2013**

devant le jury composé de :

Pierre DELEPORTE

Chargé de recherche, Université de Rennes 1 /
directeur

Laurence HENRY

Maître de conférences, Université de Rennes 1 /
co-directrice

Thierry AUBIN

Directeur de recherche, Université de Paris Sud /
rapporteur

Adrian CRAIG

Professeur, Rhodes University / *rapporteur*

Didier DEMOLIN

Professeur, Université Stendhal / *examineur*

Alban LEMASSON

Professeur, Université de Rennes 1 / *examineur*

Le Rossignol

*Comme un vol criard d'oiseaux en émoi,
Tous mes souvenirs s'abattent sur moi,
S'abattent parmi le feuillage jaune
De mon coeur mirant son tronc plié d'aune
Au tain violet de l'eau des Regrets,
Qui mélancoliquement coule auprès,
S'abattent, et puis la rumeur mauvaise
Qu'une brise moite en montant apaise,
S'éteint par degrés dans l'arbre, si bien
Qu'au bout d'un instant on n'entend plus rien,
Plus rien que la voix célébrant l'Absente,
Plus rien que la voix - ô si languissante! -
De l'oiseau qui fut mon Premier Amour,
Et qui chante encor comme au premier jour;
Et, dans la splendeur triste d'une lune
Se levant blafarde et solennelle, une
Nuit mélancolique et lourde d'été,
Pleine de silence et d'obscurité,
Berce sur l'azur qu'un vent doux effleure
L'arbre qui frissonne et l'oiseau qui pleure.*

Paul Verlaine
Paysages tristes
Poèmes saturniens

Remerciements

Que serait une thèse sans les fameux remerciements... Comme tout le monde le sait, c'est la partie la plus lue et la plus appréciée! J'espère donc que ces remerciements seront à la hauteur de ce dont j'ai pu bénéficier au cours de cette thèse. Et surtout ne m'en voulez pas pour les oublier, tout le monde sait aussi qu'on fait les remerciements au dernier moment, non?

Tout d'abord, je remercie mon directeur de thèse Pierre Deleporte pour son aide et son humanité. Notre collaboration a débuté par notre séjour commun d'un mois en Guyane où il m'a fait découvrir ces beaux et bavards oiseaux que sont les caciques. Ses aides ont été multiples au cours de la thèse et je pense que je vais avoir du mal à toutes les citer. Je sais maintenant qu'il faut formuler les hypothèses avant toutes choses ! Je ne pourrais assez le remercier pour son aide (intellectuelle, rédactionnelle, pratique) tout au long de la thèse mais aussi et surtout pour son soutien dans la dernière ligne droite. Il a su m'écouter quand il le fallait et m'accompagner tout au long de ce projet de thèse. J'espère avoir répondu à ses attentes même si la globalité du sujet de base n'a pu être traitée.

Je remercie aussi ma co-directrice Laurence Henry d'avoir répondu présente souvent dans l'urgence. Je la remercie pour sa compréhension et son écoute. Notre collaboration s'est étendue aux encadrements de travaux pratiques et a été plus qu'agréable. J'ai beaucoup appris à ses côtés.

Je suis très honorée que Thierry Aubin et Adrian Craig aient accepté d'être rapporteurs de ce travail. Je remercie également Alban Lemasson (qui m'aura suivi tout au long de mon parcours en éthologie à Rennes 1) et Didier Demolin d'avoir accepté d'être examinateurs au sein de mon jury de thèse.

Je remercie également Martine Hausberger, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire Ethos mais aussi pour son aide et ses réflexions plus que perspicaces en fin de thèse.

J'ai une pensée pour l'ensemble du laboratoire avec lequel j'ai pris plaisir à travailler/collaborer/rigoler (certes avec une nuance grisée pour l'ambiance de cette dernière année un peu particulière). Impossible de ne pas mentionner les secrétaires et gestionnaires qui se sont succédés au cours de ma thèse et qui ont tous été d'une gentillesse et d'une efficacité hors-paire : un grand MERCI à Sylvie Dufresne, Isabelle Simier, Nadine Eberhardt, Michèle Leguennec et Antoine Lazou. Que ferait-on sans vous ?

Merci aux multiples collègues des enseignements lors des TP pour m'y avoir initiée et m'avoir fait y prendre goût : Hugo Cousillas, Laurence Henry, Séverine Henry (merci pour tous les conseils et ta bonne humeur malgré l'horaire matinal de ces TP !), Cécilia Houdelier (merci d'avoir partagé tes fiches avec moi)... Je me souviens aussi de la sortie zoo accompagnée par Séverine Henry et Marie Trabalon qui nous a permis d'échanger de longues discussions.

Merci à Véronique Biquand pour ses conseils avisés en statistiques.

Je remercie également Marion Coulon, Audrey Perret, Audrey Maille, Agnès Candiotti, et Océane Le Bot pour les bons moments échangés au colloque de la SFECA (pensée aussi pour

Remerciements

Ludivine Glas et Laure Deruti retrouvées à ce même colloque). Sacrés souvenirs ce colloque à St Etienne !

Et puis je souris rien qu'en repensant à l'IEC à Newcastle ! « Ya un mec tout nu en train de gerber dans le couloir » dixit Célin. Que de souvenirs... Et là-bas encore la team m'a aidé pour ma présentation. Donc merci à tous les participants de ce colloque pour ces bons moments : Dorothee Kremers (my roommate), Céline Rochais, Audrey Perret, Vanessa André, Laurine Belin, Séverine Henry, Isabelle George et Martine Hausberger.

Toujours au sein du laboratoire Ethos merci également à Florent Pittet pour m'avoir équipée télévisuellement parlant à mon arrivée en thèse. Je suis également ravie d'avoir pu côtoyer Agathe Laurence au cours de cette thèse. Elle a toujours été d'une écoute et d'un soutien sans faille depuis mon master à Rennes.

Je pense également à Audrey Perret, ma binôme du conseil d'unité. Cette aventure n'aurait pas été la même sans toi. Et nos fous rires et confidences ont égayé mes journées.

Je remercie aussi les étudiants qui m'ont aidé de près ou de loin dans cette étude des petits et grands caciques : Kévin Brémont, Camille Laurent et Anna Lieby.

J'ai une grosse pensée émue pour l'aide reçue en Guyane Française. Tout d'abord merci à Daniel St Jean pour son hospitalité. Un énorme merci à Patrick Maasie (et Pauline, Abéna et Gabrielle) pour m'avoir fait découvrir l'Approuague et la cuisine locale. Merci aussi pour son aide au cours de mes manips et enregistrements. Je suis reconnaissante au GEPOG et en particulier à Nyls de Pracontal et Thomas Luglia de m'avoir permis d'accéder à leur base de donnée (et à leur photos). Merci à Laurine Belin pour son aide lors de mes manips de repasses en 2012. Merci aussi à Séverine Fontan pour nos balades (Ilet la mère, sentier de la Mirande), nos discussions dans la bonne humeur ainsi que pour son accueil à Mana.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Marek Spinka (et sa fille pour l'hébergement), grâce à qui j'ai pu me rendre dans deux zoos pour étudier de plus près les grands caciques. Merci à Pavel Linhart pour son accueil à l'aéroport de Prague et son aide précieuse pour mes valises (ultra lourdes). Merci à Pavel Shromazdil pour son accueil et sa gentillesse au zoo de Zlin (République Tchèque). Et à Enrique Sanchez pour m'avoir laissé entrer à Terra Natura (Benidorm, Espagne).

Et que serais-je devenue sans « mes copines de bureau » ? Cette partie vous est dédiée les filles. MERCI ! Tout d'abord merci Audrey Maille et Agnès Candiotti. Votre accueil a été très chaleureux dès le début de ma thèse. Et ça a commencé par un réaménagement total du bureau. Vous avez grandement contribué à ce que je m'y sente bien et « chez moi ». Les filles merci pour tout, on a passé des moments géniaux ensemble et vous avez toujours été là. Agnès merci de m'avoir fait découvrir le latin training, le mardi soir c'était sacré pour nous. Merci pour tes corrections d'anglais de dernières minutes dans le train pour mon premier colloque (ah le stress). Et Audrey, tu as vu tu ne coupes pas aux remerciements cette fois... D'autant plus que je ne peux pas ne pas te remercier pour tes suggestions de toutes dernières

Remerciements

minutes. Et donc je le répète ici, c'est impressionnant comme tes remarques sont toujours pertinentes (professionnellement parlant). Tu as une capacité de recul impressionnante sur tout sujet en éthologie.

Alors continuons, lorsque j'ai intégré le bureau une nouvelle tête était déjà installée, et cette personne c'est Dorothee Kremers. Dorothee, je referais ma thèse rien que pour te rencontrer. Nous avons tout partagé pendant 3 ans et nous sommes enfin au bout de notre petit « enfer ». Nous avons tout fait ensemble pendant ces 3 années et surtout connus de nombreuses galères. Une chose est sûre, la thèse se termine mais pas notre amitié. Et bien sûr comment ne pas mentionner tes talents culinaires, et ta capacité d'écoute. Sans toi, je ne suis pas sûre que j'aurais pu aller au bout. Ton soutien est sans faille. MERCI

Qui débarque dans le bureau ensuite ? Ma petite Célin (Céline Rochais bien sûr). Quelle joie quand on a su que tu allais faire partie des nôtres ! On aura passé toutes ces années à Rennes 1 côte à côte à traverser les mêmes galères. Merci de ton soutien sans faille. Pour toi l'amitié c'est plus qu'important, sache que je ne te lâcherai pas après ma thèse. Merci d'avoir contribué à mon amusement en soirée (sans tes goûts musicaux douteux je ne pourrais pas danser à chaque fois !).

En même temps que Célin, Jacques Prieur nous a rejoint. Nous n'avons pas pu se côtoyer tant que ça, c'est dommage. Mais nos débuts dans le bureau en mode construction de meubles ikéa sont de très bons souvenirs.

Et la dernière et pas des moindre qui nous a rejoint après le départ d'Agnès : Camille Coye. Camille c'est la gentillesse incarnée. Un bonheur de discuter avec elle de tout. Merci pour tout Camille : tes multiples services rendus, ta compréhension, ta gentillesse, tes rires et ta disponibilité dans les derniers moments pour la finition de ce manuscrit.

Et puis ce n'est pas parce que vous n'étiez pas dans mon bureau que vous n'avez pas été indispensables !

Merci Sandrine Camus pour les heures passées au téléphone et tes remontages de moral même quand je fais la morte! Merci Margarita Briseño. On se connaît depuis longtemps déjà, tu es une personne exceptionnelle. Tu as su apaiser les tensions quand il le fallait et je t'en serais toujours reconnaissante. Merci Charlène Briard, pour de nombreuses raisons identiques à ce que j'ai déjà dit pour d'autres. Ta bonne humeur et ta mauvaise humeur ont rythmée ma thèse et elle n'aurait pas été aussi bien sans toi. Alexia Garnier tu es aussi un coup de cœur amical pour moi. Pensée aussi pour Hélène Bouchet qui a partagé avec moi les galères de terrain et qui sait mieux que personne remonter le moral des autres.

Et puis un merci énorme à Maxime Hervé pour ses qualités humaines, sa pédagogie, sa disponibilité et ses connaissances richissimes en statistiques. Merci aussi d'avoir été là au cours de ma deuxième année pour me motiver à bloc.

Il est temps maintenant de mentionner la team covoiturage qui permet d'en savoir beaucoup sur les uns et les autres et qui permet ainsi de créer des belles amitiés : Natacha Delaveau, Vanessa André, Audrey Maille, Dorothee Kremers, Hoël Hotte, Fabienne Perron et Eric Petit...

Remerciements

Attention maintenant place à la team toutouyou girls et spécial dédicace à l'orange bleue. Charlène Briard, Dorothee Kremers, Michael Kain et Maxime Hervé, grâce à vous mes séances de sport ont été très agréable et surtout drôles.

J'ai une tendre pensée pour la station biologique et surtout un grand merci. C'est un cadre idyllique pour faire une thèse. Les rencontres humaines et le paysage contribuent à créer cette ambiance de « petite famille ». Merci donc à tous les paimpontais.

Merci aux personnes emblématiques de la station : Daniel Cluzeau, Fabienne Perron et Catherine Racineux (notamment pour m'avoir accueillie en résidente en fin de thèse) et Léon Mba-Ngoua. Et comment ne pas mentionner la cantine et les cuisinières/cuisinier qui ont respecté mon régime alimentaire : Soizic Joly, Maryvonne Lefeuvre, Eric Chanut et Chantal Neige.

Et je veux une hola pour les thésards 53 : Charlène Briard, Mathieu Laparie (ton aide en stat, et tes blagues douteuses me manqueront), Céline Genton (toujours partante pour me rendre service, merci) et Thomas Foucart (sur qui on peut toujours compter, et que je qualifierais bien de « coq de la station »).

Merci à Hoël Hotte de nous convier à cette pause-café si chaleureuse de la 53 et impossible de ne pas mentionner tous ses participants : Eric Petit, Guénola Pérez, Eric Vallet, Nelly Ménard, Marc Lebouvier et Pascaline Le Gouar ...Merci à vous pour nos multiples échanges. Ce fut un plaisir de vous côtoyer pendant toutes ces années.

J'ai une tendre pensée pour Pierre Lenclos, merci de m'avoir accueillie et supportée pendant la rédaction de cette thèse.

Enfin merci à toute ma famille (les présents et les absents). J'étais à 800 kilomètres de vous pendant toutes ces années pour faire cette thèse. Merci de votre soutien, de votre aide et de votre compréhension. Merci Maman pour la dernière relecture.

Tout simplement merci parce que sans tout ce beau monde je n'en serais pas là...

SOMMAIRE

Chapitre 1. Introduction générale

1.1 Communication chez les vertébrés : Généralités et définitions	3
1.2 Vocalisations des oiseaux	5
1.2.1 Organe de production	5
1.2.2 Types de production	6
1.3 Diversité des chants	7
1.3.1 Variations interspécifiques	7
1.3.2 Variations intraspécifiques	9
1.3.2.1 Variations individuelles en fonction du sexe	9
1.3.2.2 Variations chez les individus du même sexe	9
1.3.2.3 Variations géographiques : les dialectes	10
1.3.2.3.1 Définitions et exemples	11
1.3.2.3.2 Origine, maintien et fonctions des dialectes	12
1.3.2.3.3 Perception des dialectes par les oiseaux	14
1.3.2.3.4 Stabilité temporelle et géographique des variantes	15
1.4 Différentes fonctions du chant des mâles	16
1.4.1 Chant inter sexuel : attraction de la femelle	16
1.4.2 Chant intra sexuel : reconnaissance des voisins et défense du territoire	17
1.5 Thématique de recherche	18
1.5.1 Hypothèses	18
1.5.2 Objectifs de cette étude	19

Chapitre 2. Matériel et méthodes

2.1 Espèces étudiées : le cacique cul-jaune et le cacique cul-rouge	23
2.1.1 Descriptions des espèces	24
2.1.1.1 Aire de répartition	24
2.1.1.2 Morphologie	24
2.1.1.3 Ecologie	25
2.1.2 Vie sociale	28
2.1.3 Description du répertoire vocal chez les mâles	29
2.2 Collecte des données	32

Sommaire

2.2.1	La Guyane Française	32
2.2.2	Observations comportementales et enregistrement des vocalisations	32
2.2.3	Expériences de diffusions de chants courts par haut-parleurs	35
2.3	Analyse des données	36
2.3.1	Comparaison des chants courts	36
2.3.1.1	Etude des sonagrammes	36
2.3.1.2	Analyses statistiques	38
2.3.2	Diffusion de chants courts par haut-parleur : analyses statistiques	38
Chapitre 3.		
<u>Article 1</u> : Dialects in short songs of two species of colonial caciques (<i>Cacicus</i>)		41
Chapitre 4.		
<u>Article n°2</u> : Short-term variations of dialects in short songs of two species of colonial caciques (<i>Cacicus</i>).		69
Chapitre 5.		
<u>Article n°3</u> : Hush-up and abbreviated song: reply of a songbird to unfamiliar social vocalizations.		97
Chapitre 6. Discussion générale et conclusions		
6.1	Présence de dialectes de colonie dans les chants courts à fonction sociale	115
6.2	Mise en place et maintien des dialectes	117
6.3	Fonction des dialectes	119
6.4	Intérêt des caciques pour l'étude de l'évolution des vocalisations à fonction sociale	121
Conclusions		128
Chapitre 7. Bibliographie		131

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE



La communication vocale est un acte social essentiel pour de nombreuses espèces de vertébrés supérieurs (Snowdon & Hausberger 1997). Chez beaucoup d'oiseaux chanteurs, mais aussi chez certaines espèces de mammifères (incluant l'Homme), ce comportement est particulièrement complexe à la fois en termes de structures vocales, de fonctions et de développement. Les nombreux parallèles établis entre le langage humain et le chant des oiseaux font de ces derniers des modèles pertinents notamment pour aborder le rôle joué par l'environnement social dans la mise en place des moyens de communication. Dans cette démarche, les dialectes sont des exemples de convergences évolutives classiquement proposés. En effet, les variations locales des chants chez les oiseaux chanteurs sont très répandues mais présentent des patterns parfois bien différents : larges variations géographiques chez certaines espèces ou bien variations locales concernant quelques individus vivant dans un même groupe social pour d'autres. La comparaison de ces différentes formes de partage vocal offre donc la possibilité d'explorer les causes et les fonctions de cette flexibilité comportementale. Nous proposons ici une étude approfondie de la communication vocale chez deux espèces d'oiseaux chanteurs sociaux tropicaux. Cette étude de terrain a pour objectif de caractériser le partage vocal chez deux espèces d'ictéridés du genre *Cacicus* ainsi que la stabilité temporelle des patterns de dialectes, et de tester la signification sociale de ces variations en observant la réaction des oiseaux à la diffusion de différentes variantes. L'objectif ultime est de discuter les différentes hypothèses proposées pour expliquer l'origine, le maintien et la fonction des dialectes.

1.1 Communication chez les vertébrés : Généralités et définitions

La communication est classiquement définie comme un partage d'informations depuis une source impliquant l'utilisation de signaux spécialisés (Smith 1969). Elle s'effectue entre un individu émetteur qui produit un signal et un ou plusieurs individus receveurs qui perçoivent

ce signal (Smith 1963, 1965). L'émetteur, alors source d'information, envoie des messages par le biais de différentes modalités. La principale fonction de la communication pour l'émetteur serait d'influencer le comportement du receveur, aboutissant ainsi à la régulation de la relation sociale entre ces deux protagonistes (Guyomarc'h 1995). Dans les systèmes de communication animale, le transfert d'information est présumé intentionnel et entraîne un bénéfice mutuel pour l'émetteur et le receveur (Simmons et al. 2003). La communication est un prérequis pour la vie sociale (Goldberg 1998) et elle est aussi considérée comme un acte social par définition (Locke & Snow 1997). Elle permet aussi le déroulement d'un ensemble d'actes sociaux engageant la participation de plusieurs individus, comme la reproduction, l'élevage des jeunes, la recherche de nourriture ou l'évitement des prédateurs. La nature des signaux échangés est diverse, ils peuvent être : électriques, chimiques, tactiles, visuels ou acoustiques (vocaux ou non). L'émission et la nature de ces signaux dépendent des contraintes morpho-anatomiques, du mode de vie et des contraintes environnementales. La communication est souvent multimodale, et chaque modalité sensorielle a ses avantages et ses inconvénients. Les vertébrés évoluant dans des environnements où la visibilité est réduite utilisent davantage les signaux vocaux (oiseaux : Catchpole & Slater 1995; cétacés : Tyack & Sayigh 1997; primates non-humains : Marler 1965, Gautier 1988). L'utilisation de la communication de type vocal possède plusieurs avantages : elle est multidirectionnelle (360°) et elle peut être entendue à de longues distances. Ce canal de communication est soumis à la distorsion des signaux pendant la propagation (Richards & Wiley 1980; Brown et al. 1995; Mathevon et al. 2008). Ceci est particulièrement vrai lors de la propagation à longue distance, cependant, la distorsion est négligeable pour la communication sociale à courte distance, qui est le sujet de cette thèse.

1.2 Vocalisations des oiseaux

1.2.1 Organe de production

La syrinx est l'organe qui produit les sons chez les oiseaux (Brackenbury 1982). Elle est située à la jonction entre la trachée et les deux bronches primaires (Figure 1).

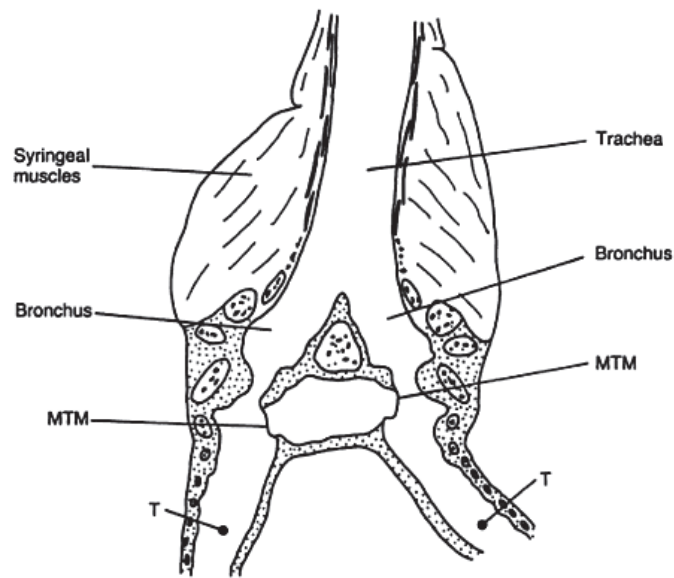


Figure 1 : Section frontale de la syrinx d'un moqueur roux (*Toxostoma rufum*). T : termistors, MTM : membrane tympaniforme médiane. D'après Suthers 1990, dans Catchpole & Slater 2008.

La syrinx est constituée de deux membranes qui vibrent et produisent donc des sons lorsque l'air provenant des sacs aériens antérieurs passe à travers le conduit respiratoire. La présence chez les Oscines (« oiseaux chanteurs ») de 7 paires de muscles permet la modulation rapide et précise de cette structure. Les deux hémisphères cérébraux peuvent délivrer des programmes moteurs différents aux parties droite et gauche de la syrinx, ce qui permet la production de deux sons indépendants l'un de l'autre (Suthers 1990). C'est le phénomène « deux voix » caractéristique des oiseaux.

1.2.2 Types de production

La communication acoustique est particulièrement développée chez les oiseaux. Les vocalisations produites sont traditionnellement séparées en deux grandes classes : les cris et les chants. La distinction la plus courante entre cris et chants semble reposer à la fois sur des différences de fonctions et sur des différences de structure entre ces vocalisations. Catchpole & Slater (1995) définissent les cris comme des vocalisations qui ont tendance à être courtes et simples, produites tout au long de l'année et associées à des contextes particuliers (comme les cris d'alarme ou de quémante alimentaire). Tous les oiseaux, mâles, femelles et jeunes, produisent des cris. Pour Thorpe (1961), les cris ont pour fonction immédiate la coordination du comportement entre membres de la même espèce, essentiellement dans des situations qui ne sont pas principalement sexuelles. A l'inverse, le chant a été défini comme une vocalisation sociale, longue ou courte, simple ou complexe, spécifique, émise par un sexe ou les deux, dont les fonctions principales sont la défense du territoire et l'attraction de partenaires sexuels (Smith 1969 ; Catchpole et Slater, 1995). Thorpe (1961) donne une définition du chant davantage basée sur la structure : le chant est une séquence reconnaissable de notes de plus d'une sorte qui existe rarement ailleurs que chez les Oscines et qui est spécifique.

Il est admis depuis les expériences pionnières de Thorpe (1958) que le chant des Oscines est une vocalisation apprise. Selon les espèces, le développement des chants se fait par imitation du chant produit par un ou plusieurs tuteurs (modèles extérieurs) ou par improvisation à partir du chant des tuteurs avec un minimum de référence aux chants modèles (Beecher & Brenowitz 2005). L'apprentissage par imitation est le plus fréquent et nécessite deux étapes successives : une phase de mémorisation (le jeune écoute le chant d'un ou plusieurs tuteurs) et une phase sensori-motrice (le jeune s'exerce à la pratique du chant précédemment mémorisé). Au cours de cette dernière phase, le jeune va d'abord produire un pré-chant peu structuré, puis

un chant plastique. A la fin du processus d'apprentissage, le chant 'cristallise' et ressemble au chant des adultes de l'espèce. La durée de la période d'apprentissage (« période sensible ») varie d'une espèce à l'autre. Chez certaines espèces, cette phase est limitée à la première année de vie de l'oiseau (« close-ended » ou « age-limited learners »). C'est le cas par exemple du pinson des arbres (*Fringilla coelebs* : Thorpe 1958; Lachlan & Slater 2003), du bruant indigo (*Passerina cyanea* : Payne & Payne 1997), du diamant mandarin (*Taeniopygia guttata* : Zann 1997) et du bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys* : Marler 1970). Chez d'autres espèces comme le pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus* : Gil et al. 2001), le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca* : Espmark & Lampe 1993), l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* : Mountjoy & Lemon 1995; Hausberger 1997) ou le canari (*Serinus canaria* : Nottebohm & Nottebohm 1978), la période d'apprentissage n'est pas limitée dans le temps et les oiseaux apprennent de nouveaux chants ou de nouveaux éléments sonores chaque année (« open-ended learners ») (Brainard & Doupe 2002).

1.3 Diversité des chants

1.3.1 Variations interspécifiques

Il existe une grande variété de structures de chant chez les Oscines. Chaque espèce possède un répertoire de chants composé d'éléments distincts (notes combinées en syllabes et en motifs plus complexes) et variables en termes de structure, de nombre et d'organisation. Certaines espèces produisent des chants ayant une organisation très simple, et parmi celles-ci des représentants de la famille des Estrilidés. Les chants du diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) et du cordon bleu à joues rouges (*Uraeginthus bengalus*) consistent en une répétition d'un même motif composé d'une séquence fixe de notes différentes (diamant mandarin : Zann 1993, 1997; cordon bleu à joues rouges : Gahr & Güttingery 1986). La plupart des espèces possèdent des répertoires de taille intermédiaire avec des degrés de complexité variés. Par

exemple chez le canari (*Serinus canaria*), le chant se compose d'une série de motifs différents et peut durer plus d'une minute. Les motifs peuvent être répétés au sein d'un même tour de chant et sont composés d'une succession de syllabes identiques (Williams 2004). Enfin des espèces telles que l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) ou le rossignol (*Luscinia megarhynchos*) possèdent de larges répertoires de notes, qui présentent plusieurs niveaux d'organisation. Par exemple l'étourneau sansonnet possède deux grandes catégories de chants : les sifflements, composés de notes simples émises de manière discontinue, et le gazouillis, composé de notes très différentes qui se suivent ou se superposent et qui sont combinées différemment pour former des motifs. Ces motifs peuvent être répétés de une à douze fois au sein de séquences qui vont composer un tour de chant (pouvant durer plus d'une minute). Le gazouillis est composé en majorité de motifs propres à chaque individu vivant sur un même site de reproduction alors que les sifflements sont divisés en deux sous-catégories : les sifflements individuels, émis par les mâles et les femelles, et les sifflements spécifiques, émis uniquement par les mâles et servant de support à un système de dialectes particulièrement complexe. De plus, chaque individu intègre des imitations très variées de sons provenant de l'environnement au sein des séquences de gazouillis ou dans les sifflements individuels. Le même type d'organisation du chant est observé chez les caciques cul-jaune et cul-rouge (*Cacicus cela* et *Cacicus haemorrhous*). Les mâles possèdent deux types de chant : un chant long composé de nombreux motifs (et incluant des imitations de l'environnement pour le cacique cul-jaune uniquement) et un chant court composé de 3 à 5 notes (Feekes 1981, et ce travail). C'est ce chant court que nous allons étudier en détail dans cette thèse.

1.3.2 Variations intraspécifiques

1.3.2.1 Variations individuelles en fonction du sexe

La majorité des études se focalisent sur le comportement des mâles et le chant des femelles est généralement sous-estimé (Riebel 2003). Selon les espèces, toutes les possibilités existent depuis une absence totale de production chez les femelles à une production identique à celle des mâles (Riebel 2003). Dans les régions tempérées, le chant est plutôt considéré comme un comportement émis par le mâle, bien que chez certaines espèces la femelle chante aussi. Dans les régions tropicales, les femelles chantent souvent comme les mâles tout au long de l'année (Catchpole & Slater, 1995). Chez les espèces classiquement étudiées, certaines femelles ne chantent pas du tout (par exemple la femelle du vacher à tête brune *Molothrus ater* King & West 1977), d'autres possèdent des répertoires identiques à ceux des mâles, et entre ces deux cas extrêmes un gradient de ressemblance au chant des mâles semble exister. Il semble que l'organisation globale du chant reste la même entre mâles et femelles d'une même espèce. Cependant, des variations structurelles peuvent être observées à différents niveaux et dépendent de l'espèce considérée.

Ces variations intersexuelles ne seront pas étudiées dans le cadre de cette thèse chez les caciques cul-jaune et cul-rouge. Nous nous intéressons uniquement aux variations intrasexuelles.

1.3.2.2 Variations chez les individus du même sexe

Des différences vocales, principalement liées au processus d'apprentissage, sont observées entre individus chanteurs de la même espèce à l'âge adulte. C'est le cas pour de nombreuses espèces d'oiseaux chanteurs, aussi bien dans la composition en syllabes des chants (bruant à oreillons *Emberiza fucata* : Kim & Park 1993) que dans la composition des séquences de syllabes des chants (canari domestique : Lehongre et al. 2008). Ces variations individuelles

peuvent aussi être portées par des caractéristiques acoustiques telles que les pics de fréquence maximum des chants (bruant à gorge blanche *Zonotrichia albicollis* : Brooks & Falls 1975) ou la fréquence générale des chants (mésange charbonnière : Blumenrath et al. 2007).

Ces variations individuelles sont nécessaires pour permettre la reconnaissance individuelle. Selon Falls (1982), cette reconnaissance est très importante chez les espèces territoriales et permet de faire la distinction entre les rivaux et les voisins stables. D'une manière générale, cette reconnaissance est aussi essentielle dans un grand nombre d'interactions sociales chez les espèces non territoriales (reconnaissance du partenaire pour les soins aux jeunes ou des partenaires dans une colonie), ce qui est le cas chez les caciques cul-jaune et cul-rouge qui vivent en groupes sociaux.

1.3.2.3 Variations géographiques : les dialectes

Darwin (1871) fut probablement le premier à nommer « dialectes provinciaux » les petites différences relevées dans les chants d'une même espèce. Les premières études ont mis en évidence des variations à une large échelle du « rain call » des pinsons des arbres (*Fringilla coelebs* : Poulsen 1951; Thorpe 1958). La structure de ce cri varie entre différentes populations européennes et ce phénomène a été nommé « variations géographiques ». Des « variations locales », nommées « dialectes » ont ensuite été décrites notamment dans le chant des bruants à couronne blanche (Figure 2, *Zonotrichia leucophrys* : Marler & Tamura 1962, 1964).

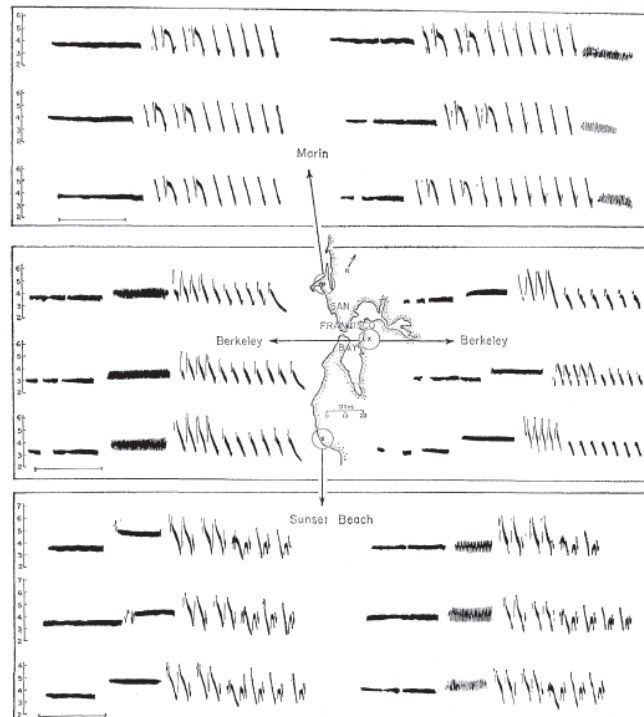


Figure 2 : Sonogrammes de chants de 18 mâles de bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) de 3 localités dans la baie de San Francisco. La structure syllabique de la seconde partie du chant varie peu dans une même aire dialectale mais est différente entre les populations. La phase introductive ou les sifflements terminaux montrent une variation individuelle plus importante

1.3.2.3.1 Définitions et exemples

La terminologie reflète l'échelle spatiale des variations. Les variations portant sur des centaines de kilomètres sont appelées « variations géographiques » ou « variations macro-géographiques ». Celles portant sur quelques kilomètres ou des centaines de mètres sont appelées « dialectes » ou « variations micro-géographiques ». Le chant des mésanges charbonnières (*Parus major*) présente des variations macro-géographiques. Deux ou trois syllabes diffèrent selon la zone géographique considérée au nord de l'Europe (Bergman 1980 ; Lehtonen 1983). Les populations européennes diffèrent clairement des Indiennes et japonaises (Thielcke 1969). A l'inverse, pour les mainates religieux (*Gracula religiosa* : Bertram 1970), les caciques (*Cacicus cela* : Feeles 1977, 1982) ou les combassous du Sénégal (*Vidua chalybeata* : Payne 1983) les variantes (formes locales du chant) caractérisent une colonie ou un groupe de voisins. Mundinger (1982) définit le dialecte comme étant une

variante d'un chant plus général qui, par tradition, est commune aux membres d'une population locale d'oiseaux, et qui possède des frontières dialectales la séparant des autres variantes. C'est la définition que nous adoptons dans cette étude.

1.3.2.3.2 Origine, maintien et fonctions des dialectes

Les trois modèles fonctionnels proposés par Payne (1981) restent une référence même dans des revues bibliographiques récentes (Podos & Warren 2007).

1 - Le modèle historique : *Historical model* ou *Epiphenomenon hypothesis*. Les variations locales du chant seraient causées par un événement historique unique. Les dialectes sont des conséquences directes des dispersions des populations, d'une accumulation d'erreurs de copies et de la colonisation de nouveaux habitats. Ce modèle est notamment privilégié pour plusieurs populations d'oiseaux (Thielcke 1969; King 1972; Baptista 1975, 1977; Baker 1975). Slater (1985, 1986, 1989) précise qu'il se pourrait que les dialectes n'aient pas de fonction significative et que les différences observées ne soient que des effets secondaires ou sous-produits (*by-products*) de l'apprentissage vocal.

2 - Le modèle de spécialisation raciale : *Racial specialization model* ou *Local adaptation hypothesis*. Ce modèle a été formulé par Marler & Tamura (1962), et repris par Nottebohm (1969). Les dialectes émergent des populations les plus adaptées localement. Le modèle requiert que 1/ les populations locales soient génétiquement distinctes, 2/ les différences génétiques ne soient pas dues au hasard mais soient le résultat de la sélection naturelle, les individus génétiquement spécialisés ayant un taux de survie plus important que ceux ne l'étant pas, 3/ la dispersion entre les zones dialectales soit nulle, 4/ les jeunes apprennent le chant local très tôt, 5/ les oiseaux restent dans leur aire locale en raison de

l'attrait des chants locaux, 6/ les femelles se reproduisent plus avec le mâle chantant le chant local qu'elles ont entendu en étant plus jeunes et 7/ la réponse des femelles soit adaptative permettant ainsi à sa descendance d'être également génétiquement spécialisée pour le même environnement.

3 - Le modèle d'adaptation sociale : *Social adaptation model*. Les différences locales dans le chant résultent d'adaptations sociales. Les copies de chant peuvent être expliquées comme des imitations comportementales intraspécifiques, le chant imité ayant un avantage sur les chants non imités en termes de territoire ou d'attraction du partenaire. Ce modèle requiert que : 1/ les aires dialectales correspondent à des unités sociales, les individus interagissant entre eux, 2/ les dialectes résultent de modifications du comportement individuel en réponse à des interactions sociales, 3/ les différences de dialectes entre populations résultent du manque d'interactions sociales entre elles, 4/ les oiseaux se dispersent au-delà des frontières dialectales, 5/ les chants puissent être appris jeunes ou dans la vie adulte. Ce modèle implique que les mâles puissent ajuster leur chant à celui de leurs voisins. Ce modèle a été proposé par Payne (1981) en conséquence de ses observations sur les passerins indigo. Plusieurs variantes ont ensuite été proposées : la « convergence honnête » (Rothstein & Fleischer 1987) stipulant que les dialectes servent de signaux honnêtes d'une résidence à long terme ou encore le « mot de passe » (Feeles 1977) stipulant que les dialectes servent d'indications d'appartenance à un groupe dans des espèces coloniales ce qui facilite ainsi la reconnaissance d'intrus.

Ces trois modèles nécessitent donc de nombreux prérequis (Tableau 1).

Tableau 1 : Synthèse des prédictions des modèles proposés par Payne (Tableau issu de Payne, 1981)

Variable	Modèle		
	Historique	Racial	Adaptation sociale
Différenciation génétique	parfois	oui	Habituellement non
Habitat	Pas de relation	Épars, correspond aux dialectes	Pas de relation
Structure de la population			
<i>Dispersion</i>	Petite	Non	Oui
<i>Variation de N</i>	Forte	Forte	Faible
<i>Variation dans l'espace</i>	Forte	Forte	Faible
<i>Stabilité</i>	oui	oui	Non
Comportement social	Pas de prédiction	Pas de prédiction	Interaction entre les individus
Fonction comportementale du chant	Pas de prédiction	Inter sexuel	Intrasexuel > Intersexuel
Développement comportemental	Pas de prédiction	Clos	Ouvert et conditionné socialement

1.3.2.3.3 Perception des dialectes par les oiseaux

Des expériences de rediffusion de chants par haut-parleur permettent de déterminer si les individus perçoivent et discriminent ou non les différentes variantes dialectales. Globalement, les oiseaux répondent de façon différente à des diffusions de chants locaux versus chants éloignés. La plupart des espèces répondent plus (en termes d'approches, de chant ou de niveau d'attention) aux diffusions de chant local (e.g. pinsons de Darwin : Grant 1984; Podos 2007; Troglodytes *Troglodytes troglodytes* : Kreutzer 1974 ; bruant à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys* : Tomback et al. 1983; souimanga de bouvier *Cinnyris bouvieri* : Leader et al. 2002; amazone à nuque d'or *Amazona auropalliate* : Wright & Dorin 2001; vacher à tête brune *Molothrus ater* : Dufty & Hanson 1999). Cependant le sens de la réponse varie entre les espèces. Chez certaines espèces, la diffusion du signal voisin induit une réponse plus agressive que la diffusion d'un signal étranger (busard Saint-Martin *Circus cyaneus* : (Temeles 1990). A l'inverse, pour d'autres espèces la réponse est moins agressive envers les voisins (Weary et al. 1992; Lambrechts & Dhondt 1995), et ce phénomène est appelé « l'effet du cher-ennemi » (« dear enemy effect », Fisher 1954). Les réponses peuvent aussi varier en fonction de la saison de reproduction (Briefer et al. 2008).

D'autres espèces sont plus agressives envers les diffusions de dialectes étrangers (Mésange gracieuse *Parus venustulus* : Wei et al. 2011).

1.3.2.3.4 Stabilité temporelle et géographique des variantes

A court et moyen terme les variantes caractérisant un groupe social d'individus peuvent changer, comme par exemple durant une saison de reproduction chez le cacique cul-jaune (*Cacicus cela* : Feekes 1977) ou entre deux saisons de reproduction chez le combassou du Sénégal (*Vidua chalybeata* : Payne & Payne 1977). Chez le phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*) les jeunes mâles dans leur première saison de reproduction partageaient beaucoup plus de syllabes avec leur plus proche voisin qu'avec leur père (Nicholson et al. 2007).

Chez d'autres espèces d'oiseaux, les dialectes restent stables sur de longues périodes. C'est le cas pour le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), espèce territoriale où certains types de chant étaient toujours présents, avec de faibles variations, après une période de dix-huit ans (Ince et al. 1980). Pour le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) le dialecte de Berkeley (Californie, USA) était toujours identifiable après une période de huit à douze ans (cette période correspond au temps écoulé entre les premières descriptions de Marler et Tamura en 1962 et celles de Baptista en 1975). De plus, la majorité des notes complexes et des syllabes du trille qui composaient le chant d'une autre sous-espèce de bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys pugetensi*) a persisté pendant plus de trente ans (Baptista 1977; Nelson et al. 2004).

Les frontières dialectales et les caractéristiques acoustiques des vocalisations peuvent rester stables dans le temps. C'est le cas chez l'amazone à nuque d'or (*Amazona auropalliata*, une étude des dialectes chez cette espèce a révélé une stabilité générale, acoustique et géographique, sur une durée de onze ans (Wright et al. 2008).

Les dialectes d'autres espèces peuvent se révéler très complexes. Chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) les dialectes sont basés sur les thèmes dits « de classe I » émis par les mâles (Hausberger 1997). Dans une population d'étourneaux de Bretagne, le système dialectal présente cinq niveaux superposés, chaque thème montrant une zone dialectale de taille différente, allant de quelques mètres carrés pour le thème rythmique jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres carrés pour le thème simple (Adret-Hausberger 1983). Ce sont les différents thèmes de classe I qui présentent des différences quant à leur stabilité temporelle (Hausberger 1997). En effet, sur une période de trois ans, les frontières dialectales ont légèrement changé de position pour les thèmes simple et composé, alors que les frontières ont très clairement changé pour les thèmes à harmoniques et à inflexion. Des variantes anciennes peuvent persister et des variantes dérivées peuvent apparaître. Le changement est beaucoup plus important pour le thème rythmique (dont l'aire dialectale est la plus petite).

1.4 Différentes fonctions du chant des mâles

Les deux fonctions du chant des mâles les plus largement décrites dans la littérature sont l'attraction des femelles (Eriksson & Wallin 1986; Gibson 1989; Mountjoy & Lemon 1991; Johnson & Searcy 1996) et la défense du territoire (Catchpole & Slater 2008).

1.4.1 Chant inter sexuel : attraction de la femelle

De nombreuses études indiquent que la qualité du chant est un critère majeur de sélection du partenaire sexuel. Ainsi, la taille du répertoire ou les performances liées à la production du chant seraient des signaux « honnêtes » de la qualité intrinsèques des mâles (Catchpole et Slater 2008). Cependant, le lien entre les caractéristiques du chant et le choix des femelles n'est pas clairement démontré (Forstmeier 2004, 2007). Le taux de chant semblerait par ailleurs être un meilleur prédicteur de ce choix (Henry et al. 2013). Le chant produit par les

mâles est aussi un moyen de stimuler les femelles au moment de la reproduction (cf les exemples de posture de copulation chez le canari et le chant sexy : Vallet et al. 1997).

Nous allons nous intéresser ici à un chant dialectal non sexuel chez les deux espèces de *Cacicus*.

1.4.2 Chant intrasexuel : reconnaissance des voisins et défense du territoire

Outre la reconnaissance de l'espèce, le chant des mâles peut permettre la reconnaissance et la discrimination des voisins. Le premier niveau de reconnaissance est la distinction entre les voisins établis dans un territoire proche et les individus établis dans des territoires plus éloignés (« étrangers »). Un étranger est un individu conspécifique non familier pour le sujet testé car établi dans un territoire situé à une distance suffisamment importante pour supposer que le sujet ne puisse ni l'entendre (Falls & McNicholl 1979; Wiley 2005), ni interagir avec lui (Temeles 1994 ; Hardouin et al. 2006). Cette discrimination est mise en évidence en comparant les réponses d'un individu aux vocalisations d'un de ses voisins proches et d'un étranger enregistré à différentes distances selon les études (Baker et al. 1981; Brindley 1991; Lovell & Lein 2004; Wiley 2005).

Le second niveau de reconnaissance est la reconnaissance individuelle. Cette tâche est beaucoup plus fine qu'une discrimination familier / non-familier. Cette capacité a été démontrée chez plusieurs espèces d'oiseaux (Falls & Brooks 1975; Stoddard et al. 1991; Godard & Wiley 1995; Lovell & Lein 2005). Ce niveau de reconnaissance semble nécessaire au sein de groupes dans lesquels ont lieu des interactions répétées entre individus (Falls 1982).

Ces deux niveaux de reconnaissance interviennent, pour les oiseaux territoriaux, dans les processus de défense du territoire.

De plus, pour de nombreuses espèces, les mâles peuvent présenter deux types de chants ayant des fonctions différentes. Un premier type de chant décrit comme court et simple est utilisé dans les interactions mâles/mâles, et le second type de chant plus long et plus complexe (souvent associé à une posture de parade) est utilisé au cours des interactions mâles/femelles. Ceci a été décrit avec précision chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*) qui présentent deux grandes catégories de chants : 1/ les sifflements dits « de classe I » utilisés dans les interactions mâles/mâles et les chants de parade et 2/ les gazouillis composés de longues séquences ou motifs, associés avec une posture particulière et émis en saison de reproduction, utilisés dans les interactions mâles/femelles (Hausberger 1997). Ces chants de type intra ou inter sexuel (qui présentent en général une opposition entre structures simples et courtes, et structures longues et complexes) ont aussi été décrits chez d'autres espèces, notamment chez le cacique cul-jaune (*Cacicus cela* : Feekes 1977, 1981), le mainate religieux (*Gracula religiosa* : Bertram 1970), le rufipenne morio (*Onychognathus morio* : Houdelier et al. 2012), la paruline à flancs marron (*Dendroica pensylvanica* : Kroodsma et al. 1989; Byers 1995, 1996a, 1996b), l'attila à croupion jaune (*Attila spadiceus* (Leger et al. 2003) et le bruant pentaligne (*Amphispiza quinquestriata* : Groschupf 1985).

1.5 Thématique de recherche

1.5.1 Hypothèses

Notre démarche s'appuie clairement sur l'hypothèse de la fonction sociale des dialectes proposée par Payne (1981) et développée plus récemment par Snowdon et Hausberger (1997). Nous postulons que les variations observées sont porteuses d'identité sociale, et que les dialectes permettent notamment aux individus de reconnaître leurs partenaires sociaux et d'adopter des comportements appropriés dans les différents contextes sociaux rencontrés.

1.5.2 Objectifs de cette étude

L'objectif de cette étude est de décrire les patterns dialectaux chez deux espèces de caciques, les caciques cul-jaune (*Cacicus cela*) et cul-rouge (*Cacicus haemorrhous*). Notre but est ici de tester l'hypothèse d'adaptation sociale proposée par Payne et donc de montrer le rôle de l'environnement social sur la mise en place des moyens de communication acoustique.

Nous souhaitons tester cette hypothèse chez les mâles caciques de ces deux espèces proches parentes. Les mâles de chaque espèce semblent présenter deux chants très distincts. Ceci a été très bien décrit pour les caciques cul-jaune : présence d'un chant court et simple spécialisé dans la communication mâle/mâle et d'un chant long associé à une posture de parade et destiné à la communication vers les femelles (Feekes 1981). La présence possible d'un chant court a été mentionnée par Feekes (1981) pour les caciques cul-rouge mais sans plus de description. Le chant court décrit chez les caciques cul-jaune (appelé *cela song* par Feekes) présente des dialectes de colonies (Feekes 1977, 1982), mais celui des caciques cul-rouge n'en présenterait pas d'après Feekes (1981). Cependant aucune description détaillée ou présentation de résultats d'enregistrements n'a été proposée pour cette dernière espèce. L'auteur a fait cette étude au Suriname et propose une hypothèse d'adaptation sociale, de type « mot de passe » pour les dialectes du chant court chez les caciques cul-jaune. Il explique par ailleurs l'absence de dialecte chez les caciques cul-rouge par une hypothèse environnementale, ces caciques se trouvant plus en forêt et n'ayant pas la possibilité de communiquer à grande distance comme le feraient les cul-jaune en milieu plus ouvert (Feekes 1981).

Ces deux espèces de caciques, cul-jaune (*Cacicus cela*) et cul-rouge (*Cacicus haemorrhous*), présentent des similarités qui offrent une excellente opportunité pour tester cette hypothèse d'adaptation sociale chez ces deux espèces. En effet, elles partagent le même système social

et le même habitat dans la même zone géographique (en Guyane française), et devraient donc présenter des caractéristiques vocales similaires en lien avec leur socialité.

Pour tester les prédictions de Payne, les objectifs précis de ce travail sont de répondre aux quatre questions suivantes :

- Existe-t-il un chant court chez les caciques cul-rouge ayant la même structure et la même fonction que chez les caciques cul-jaune ?
- Les chants courts des deux espèces présentent-ils des dialectes en Guyane française et avec une structure géographique semblable ?
- Quelle est la variation temporelle de ces dialectes ?
- Les individus discriminent-ils les différents dialectes et comment y réagissent-ils ?

Ces questions seront traitées dans trois chapitres.

Dans le premier chapitre, l'enregistrement de vocalisations de mâles dans de nombreuses colonies la même année permettra de déterminer ou non si les mâles de chaque espèce possèdent le chant court dans les populations guyanaises et si des dialectes géographiques émergent. Dans le second chapitre, l'enregistrement de chants courts dans de nombreuses colonies des deux espèces de 2005 à 2010 permettra d'étudier la variation temporelle des dialectes. Enfin, dans le troisième et dernier chapitre, les diffusions de chants courts de dialectes différents enregistrés dans des colonies proches ou éloignées permettront de déterminer si les oiseaux discriminent un chant local d'un chant voisin ou éloigné, et de voir comment ils y réagissent.

CHAPITRE 2

MATERIEL ET METHODES



2.1 Espèces étudiées : le cacique cul-jaune et le cacique cul-rouge

Les Ictéridés sont une famille de passereaux d'Amérique du Nord et du Sud, classée en 27 genres et 108 espèces. Dans cette famille, nous trouvons les caciques cul-jaune : *Cacicus cela* et cul-rouge : *Cacicus haemorrhous haemorrhous*. Une première phylogénie moléculaire a été établie pour certaines espèces, notamment celles du genre *Cacicus* et des genres voisins *Psarocolius* et *Gymnostinops* (Figure 3, Price & Lanyon 2004).

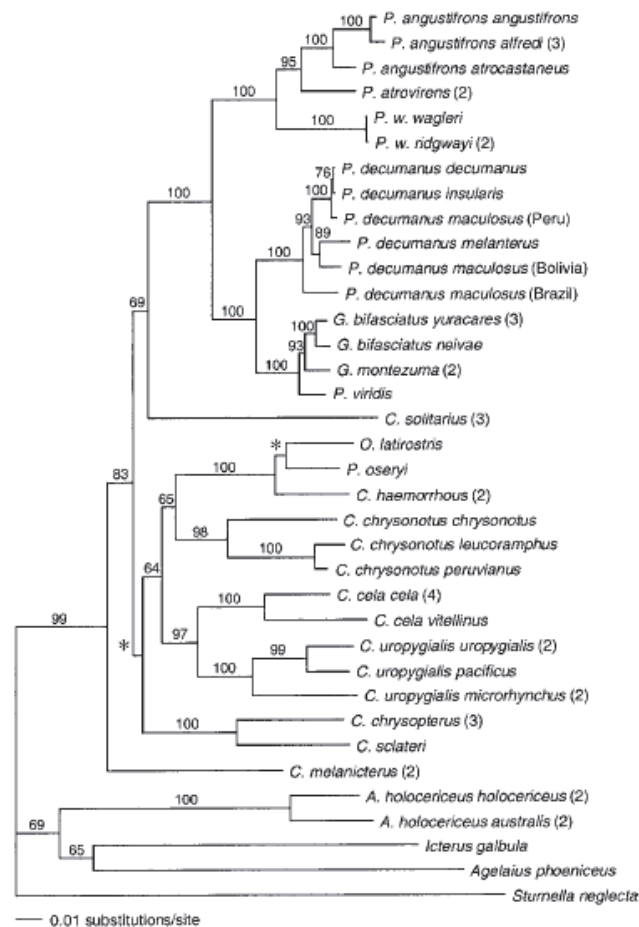


Figure 3: Phylogénie estimée par maximum de vraisemblance (ML) pour les 'oropendolas' et caciques, basée sur les données de séquences du cytochrome b et ND2 ($-\ln L \frac{1}{4} 13316.52$). L'analyse en maximum de parcimonie (MP) utilisant une gamme de schémas de pondération a résolu des relations pratiquement identiques. Les chiffres au-dessus des branches sont les proportions de bootstrap sur l'arbre pondéré à six paramètres. Les astérisques indiquent deux nœuds qui ne sont pas supportés de manière constante dans toutes les analyses. Les branches sont fusionnées quand cela est approprié pour ne montrer que les espèces et sous-espèces reconnues (tous les clades fusionnés avaient un support de bootstrap de 100%). Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de représentants de chaque taxon inclus dans l'analyse originale. Les noms de pays entre parenthèses indiquent que les représentants d'une sous-espèce, *P. decumanus maculosus*, de trois localités ne sont pas plus proches parents entre eux. Les longueurs de branches sont proportionnelles au nombre de substitutions nucléotidiques. *C* indique *Cacicus*; *G*, *Gymnostinops*; *O*, *Ocyalus*; et *P*, *Psarocolius*.

2.1.1 Description des espèces

2.1.1.1 Aire de répartition

Les caciques cul-jaune et cul-rouge sont des espèces communes des tropiques en Amérique du Sud et sont présentes au Brésil, en Bolivie, au Pérou, en Equateur, en Colombie, au Venezuela, au Guyana, au Suriname et en Guyane française (Figure 4a et 4b).

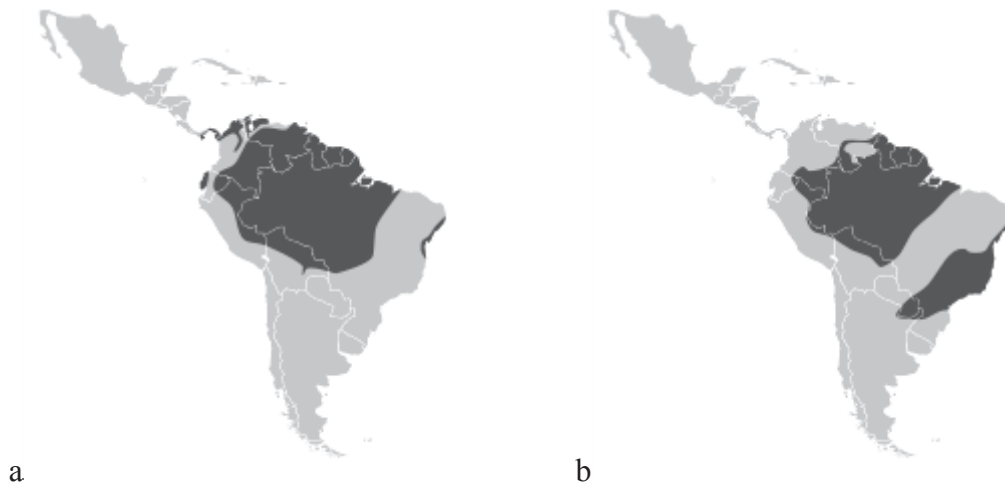


Figure 4 : Répartition géographique des caciques cul-jaune (a) et cul-rouge (b).

Les populations de la forêt atlantique brésilienne, des vallées andines et d'Amérique centrale sont classées comme sous-espèces. Le cacique cul-jaune est présent au Panama, mais pas le cacique cul-rouge, alors qu'au Paraguay, seul le cacique cul-rouge a été trouvé. Nous étudions ici des populations guyanaises des sous-espèces types *C. cela cela* et *C. haemorrhous haemorrhous*, qui présentent une très large répartition principalement amazonienne.

2.1.1.2 Morphologie

Les deux espèces sont de taille voisine, les femelles étant sensiblement plus petites que les mâles (*Cacicus cela* : mâle=28cm, femelle=24,5cm ; *Cacicus haemorrhous* : mâle=28cm, femelle=23). Les caciques cul-jaune sont noirs avec le haut des ailes, le bas du ventre, le croupion et le dessous de la queue jaunes (Figure 5a). Les caciques cul-rouge sont noirs avec

seulement le croupion rouge (Figure 5b). Les colorations des deux sexes sont très semblables, le plumage des femelles étant de couleur noirâtre plus terne que le noir brillant des mâles. Les adultes des deux sexes ont les yeux bleu ciel, les juvéniles ressemblent aux femelles mais ont les yeux gris ou noirâtres. Dans nos conditions d'observation sur le terrain, nous distinguerons donc les sexes d'après la taille et le reflet plus ou moins brillant du plumage, et d'après les comportements très différents à la colonie : les femelles construisent, couvent ou nourrissent et ne chantent pas, les mâles chantent fréquemment et poursuivent les femelles dans la colonie et en vol.

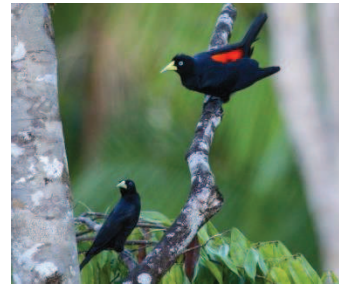


Figure 5 : (a) mâle *Cacicus cela* (Tascon), (b) couple *Cacicus haemorrhous* (Dechelle).

2.1.1.3 Ecologie

Habitat

Les deux espèces sont clairement arboricoles, frugivores et insectivores ;elles fourragent dans la canopée et l'étage moyen des arbres. Elles occupent de vastes régions amazoniennes et des territoires limitrophes, mais leur répartition locale est partiellement différente. *C. cela* occupe plutôt les zones côtières, les bords des grands fleuves, les savanes boisées et les zones anthropiques en milieu ouvert, tandis que *C. haemorrhous* occupe plutôt les zones forestières de l'intérieur des terres et les bordures de petits cours d'eau forestiers (comme les « criques » forestières guyanaise). Cependant, il faut souligner que les deux espèces peuvent nicher dans les mêmes zones en milieu anthropique et en savane boisée, et même former des colonies mixtes dans un même arbre (Haverschmidt 1972; Feekes 1981). *C. cela* peut également

former des colonies mixtes avec *Psarocolius decumanus* en zone côtière, et *C. haemorrhous* avec *Psarocolius viridis* en zone forestière (nos observations).

Construction des nids et reproduction

La saison sèche est la plus favorable à la mise en place des colonies et à la reproduction chez ces deux espèces, mais la saison de reproduction est néanmoins très étendue, et n'est complètement interrompue que par les grosses pluies persistantes (Tostain et al. 1992; Jaramillo & Burke 1999). Les femelles sont d'habiles tisserandes qui utilisent une grande quantité de fibres végétales pour construire un nid pendulaire très élaboré, en forme de longue 'chaussette', fixé à l'extrémité d'un rameau flexible (Figure 6).



Figure 6 : Femelle *C. haemorrhous* contruisant son nid (Tascon)

Seules les femelles construisent les nids, et les mâles ne participent pas non plus à la couvaison ni au nourrissage des jeunes. Diverses espèces d'arbres sont utilisées comme supports pour la colonie de nidification, ce sont fréquemment des manguiers, fromagers, mombins et palmiers en zone rurale habitée, des grands ficus, acacias, courbarils et angéliques en milieu boisé, mais aussi des buissons bas dans la vaste zone inondable et peu boisée des marais de Kaw-Roura. Les arbres support de colonies sont sélectionnés pour leur situation

isolée ou émergente de la canopée environnante (Figure 7a et 7b), il n'y a donc pas de préférence pour la hauteur des arbres en soi, selon l'étude de Feekes au Suriname (1981).

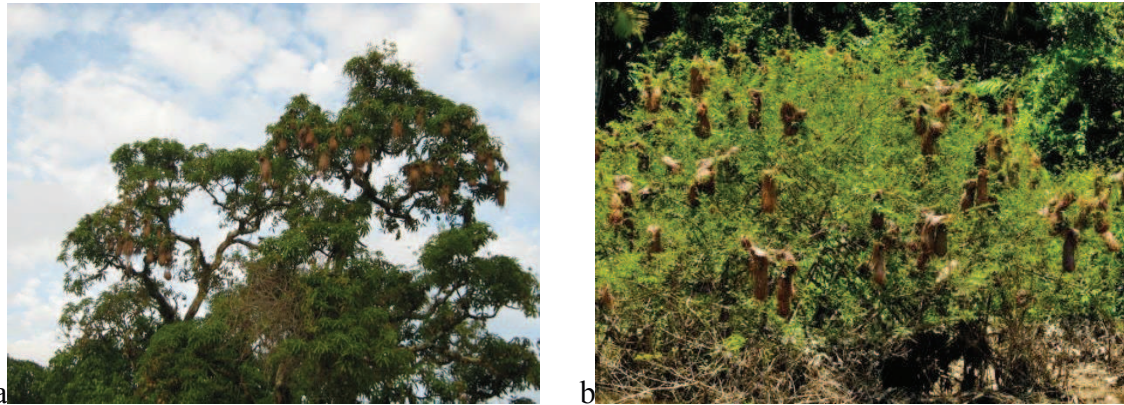


Figure 7 : Colonies de caciques (a) nids en hauteur dans un manguier (village d'Apatou, Thieltges), (b) nids très bas dans un buisson épineux d'amourette en bord de rivière (marais de Kaw).

Pour les caciques cul-jaune, la construction des nids dure entre 5 et 14 jours (7 en moyenne), l'incubation dure 16 jours et le nourrissage des juvéniles 24 à 28 jours. Pour les caciques cul-rouge la construction des nids par les femelles dure entre 5 et 11 jours (7 en moyenne), l'incubation dure 17 jours et le nourrissage des juvéniles 25 à 28 jours. La plupart des femelles d'une colonie synchronisent la construction de leurs nids (Feekes 1981).

Prédateurs et parasites principaux

Les caciques ont de nombreux prédateurs s'attaquant surtout aux œufs et aux juvéniles. Il s'agit notamment des toucans, araçaris, aigles, serpents, chauve-souris, singes (Robinson 1985). Ils sont aussi parasités par les vachers géants (*Scaphidura oryzivora*) qui pondent dans leurs nids en 'coucou', et par les tyrans pirates (*Legatus leucophalus*) qui volent les nids fraîchement construits pour y élever eux-mêmes leur progéniture. Les colonies sont assez souvent installées tout près de nids de guêpes. Leur mode de vie colonial et la promiscuité fréquente avec les guêpes sont considérés comme des moyens de défense contre les prédateurs (Robinson 1985; Jaramillo & Burke 1999).

2.1.2 Vie sociale

Ces deux espèces d'ictéridés forment des colonies de reproduction multi-mâles multi-femelles (Feekes 1981). Les colonies de nidification sont généralement constituées d'une dizaine de nids à plusieurs dizaines de nids (Feekes 1981).

Le sex-ratio est d'1 mâle pour 2 femelles lors de la construction des nids pour les caciques cul-jaune et d'1 mâle pour 1,5 femelle pour les caciques cul-rouge (Feekes 1981).

Les deux espèces se regroupent en dortoirs au crépuscule. Les dortoirs se forment dans des fourrés denses ou des touffes de bambous et rassemblent souvent plusieurs colonies de caciques et plusieurs espèces de passereaux (caciques cul rouge et cul jaune, vachers géants, tyrans, tangaras). Il est donc fréquent que plusieurs colonies de caciques cul-jaune et cul-rouge occupent le même dortoir. Les individus se dispersent ensuite à l'aube dans de multiples directions.

Aucune agression directe entre mâles n'est observée, les oiseaux sont par moments très mobiles dans la colonie et les interactions entre mâles sont de brèves et subtiles séquences d'approche-éloignement. Plusieurs mâles peuvent approcher une même femelle en paradant et la suivre quand elle s'éloigne, sans interagir de manière ouvertement agressive. Les seules agressions nettes ont lieu entre femelles lorsqu'elles se volent du matériel de construction des nids (fibres végétales encore vertes et flexibles récemment apportées au nid par d'autres femelles). Dans ce cas la femelle 'propriétaire' du nid agresse l'intruse à coups de pattes et de bec, et il s'ensuit souvent un vol face à face au cours duquel les deux individus se battent en vol et tombent au sol. Rien de tel n'est jamais observé entre les mâles.

2.1.3 Description du répertoire vocal des mâles

Les mâles des deux espèces étudiées produisent des cris de contact (Figure 8a et 8b) et des vocalisations d'alarme qui sont des séquences plus ou moins longues de cris de contact émis en séries rapides et de forte puissance.

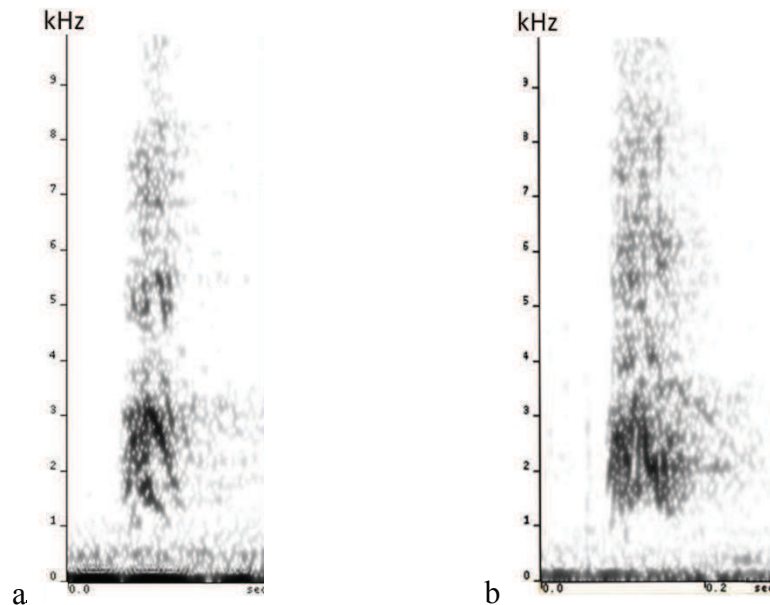


Figure 8 : cri de contact d'un *C. cela* (a) et d'un *C. haemorrhous* (b)

Les mâles produisent aussi un chant de parade. Ce chant, initialement appelé « harsh song » par Feekes (1981) du fait qu'il contient de nombreuses notes ou syllabes trillées à tonalité « rauque », est composé de longues séquences de motifs espacés de quelques secondes et répétés en petites séries.. Nous l'appellerons ici chant de parade. Chez les caciques cul-jaune, ce chant peut comporter des imitations de l'environnement et notamment des cris d'autres espèces (Jaramillo & Burke 1999), et la diversité des motifs est beaucoup plus élevée que chez les caciques cul-rouge. Ce chant est émis avec une posture particulière de parade : tête penchée en avant, plumes du dos hérissées (Figure 9) et peut durer jusqu'à 20 minutes.



Figure 9 : Mâle de cacique cul jaune en chant de parade avec une posture accentuée (Tascon).

Le chant de parades des caciques cul rouge présente la même structure de base, mais il est émis sur un rythme plus lent et avec une posture moins accentuée que chez les *C. cela*, et il ne comporte pas d'imitations de bruits de l'environnement (Figures 10 et 11).

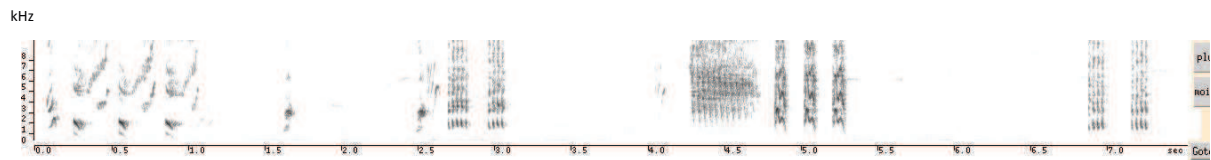


Figure 10. Court extrait de chant de parade ou chant long de *C. cela*.

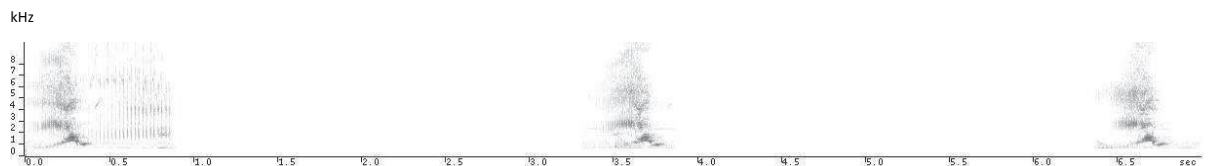


Figure 11. Court extrait de chant de parade ou chant long de *C. haemorrhous*.

Le cacique cul-jaune produit aussi un chant à fonction de communication entre mâles, originellement appelé « cela song » par Feekes qui l'a découvert (1977) (Figure 12).

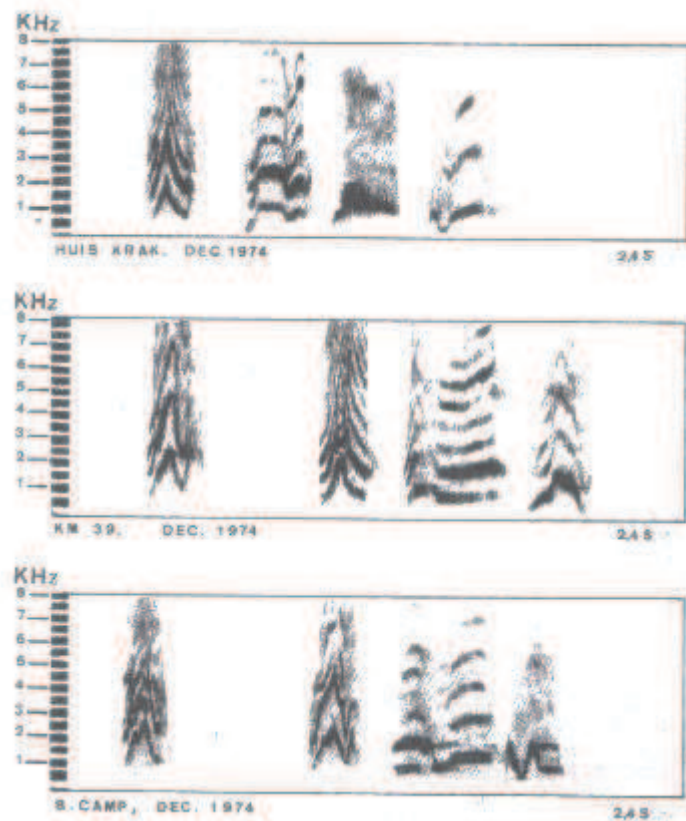


Figure 12 : 3 chants courts de cacique cul-jaune enregistrés dans 3 colonies différentes au même moment (issu de Feekes, 1982).

Ce chant est émis sans la posture de parade et est généralement composé de 4 notes (Feekes 1977, 1981; Jaramillo & Burke 1999). Nous l'appellerons ici 'chant court'. Pour les caciques cul-rouge, Feekes mentionne une vocalisation qu'elle nomme « dang-da-dang », émise dans les mêmes contextes que la vocalisation « cela song », mais qui d'après l'auteur ne serait pas spécifique aux colonies, contrairement aux dialectes coloniaux des caciques cul-jaune.

2.2 Collecte des données

2.2.1 La Guyane Française

La Guyane est une région et un département d'outre-mer français (DROM) d'Amérique du Sud. Elle est le plus grand département français avec une superficie de 83 846 km² (Figure 13). C'est également le plus boisé, 96 % du territoire étant couvert d'une forêt équatoriale qui reste parmi les plus riches et les moins écologiquement fragmentées du monde.



Figure 13 : Carte de la Guyane Française

2.2.2 Observations comportementales et enregistrement des vocalisations

Depuis une dizaine d'années, des observations des colonies de reproduction ont été effectuées au cours de missions du laboratoire EthoS. Chaque colonie est repérée précisément grâce à sa position GPS qui est sauvegardée à l'aide d'un Pocket PC DigiWalker Moi 168 muni du logiciel Cartoexplorer 3 (Bayo) qui utilise comme fonds cartographiques les cartes IGN illustrées détaillées de la Guyane Française (1/25000^e et 1/100000^e). Des observations et enregistrements des vocalisations émises dans les colonies, principalement réalisées par Pierre

Deleporte, ont eu lieu en 2002, 2005, 2006, 2007, 2008 (en collaboration avec Laurence Henry et Véronique Biquand), 2009, 2010 (en collaboration avec moi-même) et 2012 (mission que j'ai effectuée seule). Environ 500 sites de colonie différents ont été relevés au cours de ces années (colonies actives, ou inactives alors signalées par la présence de vieux nids). Parmi les colonies actives, nous avons obtenu environ 77 heures d'enregistrement. Ils ont été réalisés pendant la saison sèche, au cours des mois d'octobre, novembre et début décembre.

Le protocole d'enregistrement des vocalisations est resté identique. Les vocalisations émises à la colonie ont été systématiquement enregistrées avec un équipement Telinga Universal à micro omnidirectionnel K6 Sennheiser placé au foyer d'un réflecteur parabolique de 65 cm de diamètre et connecté à un enregistreur Marantz (PMD670 MPEG, 44,1 16 Bit). Les enregistrements ont été effectués à une distance de 12 à 30 mètres des colonies. Le relevé des comportements et l'identification à court terme des oiseaux ont été effectués à vue et commentés sur l'enregistrement. Le baguage des oiseaux s'est avéré impossible en raison du nombre de colonies et des moyens humains disponibles sur place. L'identification du sexe des oiseaux a donc été basée sur le dimorphisme sexuel bien visible à l'œil nu. Lorsqu'un ou plusieurs mâles chanteurs étaient visibles, ils ont été suivis individuellement à vue aussi longtemps que possible.

Pour mettre en évidence les dialectes, nous nous sommes focalisés sur les enregistrements effectués au cours de la mission de l'année 2008 (les plus riches en nombre de mâles identifiés et en nombre de colonies, et effectués au cours de la même saison, ce qui évite d'enregistrer deux fois le même groupe social).

Nous avons gardé 4 sites géographiques pour chacune des deux espèces étudiées (Figure 14).



Figure 14 : Sites d'étude en Guyane française.

Pour étudier les variations temporelles des dialectes, nous avons sélectionné les enregistrements présentant plusieurs mâles chanteurs enregistrés dans une même colonie et conservé les sites où plusieurs colonies se sont établies sensiblement au même endroit lors de différentes saisons entre 2005 et 2012. C'est le cas pour 7 sites géographiques pour les caciques cul-jaune et 6 pour les caciques cul-rouge (Figure 15).

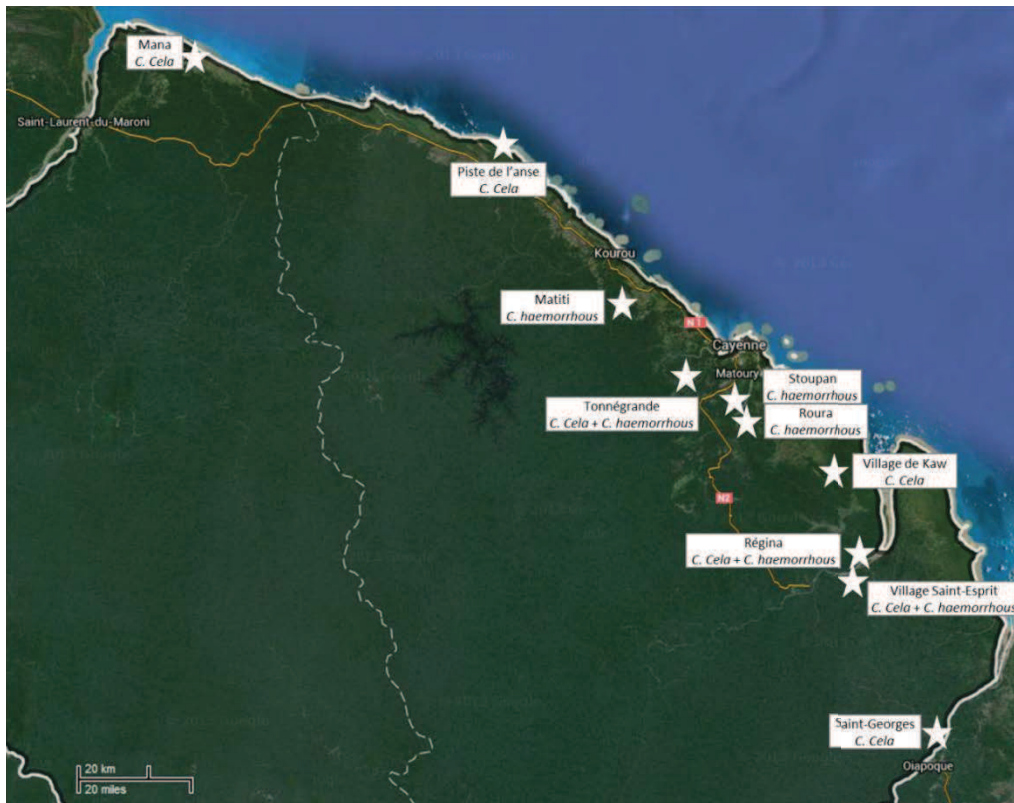


Figure 15 : Sites d'étude en Guyane française pour l'étude de la variation temporelle des dialectes.

2.2.3 Expériences de diffusion de chants courts par haut-parleurs

J'ai réalisé au cours des mois d'Octobre et Novembre 2012 des expériences de diffusion de chants courts sur le terrain (expériences dites de 'repassé') pour 5 colonies de caciques cul-jaune (aidée par Laurine Belin pendant 1 mois). Le nombre moyen de nids dans chaque colonie est de 24 (min = 6, max = 60). Ces repasses ont été effectuées le matin, entre 6h15 et 9h (période la plus active des colonies).

Les stimuli étaient composés d'une répétition de 3 chants courts espacés de 5 secondes (mimant une séquence spontanée de chants courts classiquement produite dans les colonies). Ces chants courts ont été enregistrés sur le terrain quelques jours avant les expériences. Chaque session expérimentale de diffusion de chants était espacée d'au moins 15 minutes de la session précédente. Pour chaque colonie testée 3 types de stimuli étaient diffusés dans une séquence au hasard : dialecte de cette même colonie, dialecte proche (moyenne=44km,

min=5km, max=84km) et dialecte lointain (moyenne=228km, min=149km, max=316km) (Tableau 2).

Tableau 2 : Distances d'origine (en km) des chants courts utilisés dans les expériences, par rapport à la colonie cible.

	Stimulus " local "	Stimulus " distant "
Colonie 1	84.4	299.8
Colonie 2	25.5	206.1
Colonie 3	84.4	315.7
Colonie 4	5.4	148.8
Colonie 5	21.9	168.7

Les stimuli ont été diffusés par un haut-parleur (Sony SRS 77G) relié à un ordinateur portable (Dell Latitude E4310) par un câble coaxial. L'ordinateur portable était situé à 20 mètres du haut-parleur et était placé à 3 mètres de la colonie et à 1m50 du sol (fixé sur un trépied stable et le tout recouvert d'un filet de camouflage de type affût de chasse). Les diffusions par haut-parleur ont été réalisées lorsque : (a) aucun cri d'alarme n'avait eu lieu durant les 2 minutes précédentes, (b) aucun chant court n'avait été produit dans la colonie pendant les 30 secondes précédentes et (c) le bruit ambiant était faible.

2.3 Analyse des données

2.3.1 Comparaison des chants courts

2.3.1.1 Etude des sonagrammes

Tous les enregistrements effectués ont été analysés par le logiciel ANA (Richard 1991). Les sonagrammes ont été réalisés avec la transformation de Fourier rapide (FFT) en utilisant une fenêtre de Hanning de 256 points et un pas de 128 points. La fréquence d'échantillonnage était de 22kHz et la taille des pixels de 87 Hz x 11,5 ms.

Les mesures acoustiques ont été réalisées sur des points homologues, c'est-à-dire structurellement comparables pour des notes occupant la même position séquentielle dans les chants analysés (Figures 16 et 17).

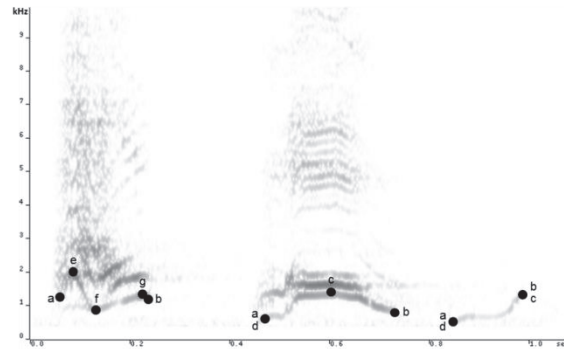


Figure 16. Chant court de *C. cela*. Mesures effectuées sur les quatre notes de la séquence typique du chant (notes numérotées de 1 à 4 sous la figure). a: fréquence de départ (Fbeg); b: fréquence de fin (Fend); c: fréquence maximale (Fmax); d: fréquence minimale (Fmin); e: fréquence au premier point d'inflexion (Finfl1); f: fréquence au second point d'inflexion (Finfl2); g: fréquence au troisième point d'inflexion (Finfl3).

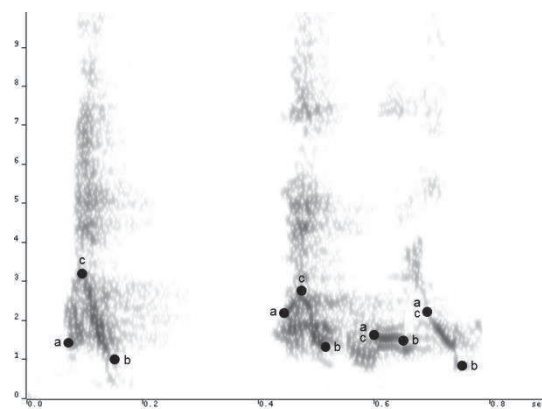


Figure 17. Chant court de *C. haemorrhous*. Mesures effectuées sur les quatre notes de la séquence typique du chant (notes numérotées de 1 à 4 sous la figure). a: fréquence de départ (Fbeg); b: fréquence de fin (Fend); c: fréquence maximale (Fmax).

Cette approche est utilisée pour représenter de manière assez riche et néanmoins comparable les différentes notes et pour éviter de réduire la comparaison à un simple coefficient de ressemblance globale (utilisé p.ex. dans Feekes 1981), qui pourrait masquer une partie de la diversité acoustique et qui ne permettrait pas une analyse détaillée des paramètres qui varient d'un chant à l'autre.

2.3.1.2 Analyses statistiques

Nous avons analysé les propriétés des chants de *C. cela* et de *C. haemorrhous* en relation avec leur site d'émission (article 1) ou leur année de production (article 2) par une régression des moindres carrés partiels discriminante (PLS-DA, Barker & Rayens 2003). Nous avons préféré cette analyse multivariée à une analyse discriminante linéaire (Fisher 1936) car le nombre de variables explicatives était proche ou supérieur au nombre d'individus (Jansen et al. 2010). Le nombre de composantes requises pour chaque modèle a été déterminé par validation croisée, par la méthode M-fold avec 10 groupes et 20 répétitions (Geladi & Kowalski 1986). L'importance de chaque variable pour la discrimination des groupes a été estimée en utilisant les scores VIP (Wold et al. 2001). Ceux-ci correspondent à une somme pondérée des carrés des poids des variables explicatives, où les poids sont calculés à partir de la proportion de la variance de la variable à expliquer expliquée par chaque composante de la PLS-DA.

Les liens entre la similarité vocale et la proximité spatiale ont été estimés par un test de Mantel comparant une matrice de distance vocale à une matrice de distance spatiale, pour chaque espèce. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2012) et les packages additionnels 'mixOmics' (Dejean et al. 2012) et 'RVAideMemoire' (Hervé 2012).

2.3.2 Diffusion de chants courts par haut-parleur : analyses statistiques

Ici encore tous les enregistrements effectués ont été analysés à l'aide du logiciel ANA (Richard 1991). Les sonagrammes ont été réalisés avec la transformation de Fourier rapide (FFT) en utilisant une fenêtre de Hanning de 256 points et un pas de 128 points. La fréquence d'échantillonnage était de 22kHz et la taille des pixels de 87 Hz x 11,5 ms.

Nous avons dans un premier temps compté le nombre de cris de contact, le nombre de syllabes dans le chant de parade, le nombre de chants courts, le nombre de premières notes du

chant court émises seules (appelées notes « 1S »), ainsi que la somme des vocalisations émises (production vocale globale). Chez *C. ceta* la première note 1S est typique, peu variable et aisément reconnaissable à l'oreille expérimentée ainsi que sur les sonagrammes. Les comptages de vocalisations ont été effectués dans les 10 minutes précédant la repasse ainsi que toutes les 20 secondes dès la première diffusion par haut-parleur et ce pendant 3 minutes. Pour comparer les vocalisations produites après et avant la repasse, nous avons calculé le taux de vocalisations par minute toujours dans les mêmes fenêtres temporelles. Les taux de vocalisations avant repasse étant très hétérogènes selon les colonies considérées, nous avons ensuite calculé la différence de taux de vocalisations après repasse et avant repasse. Dans un premier temps, la totalité des vocalisations produites après les repasses est faible et dans un second temps il y a une très forte augmentation de ces vocalisations 100 secondes après la repasse du chant de la même colonie (Figure 18).

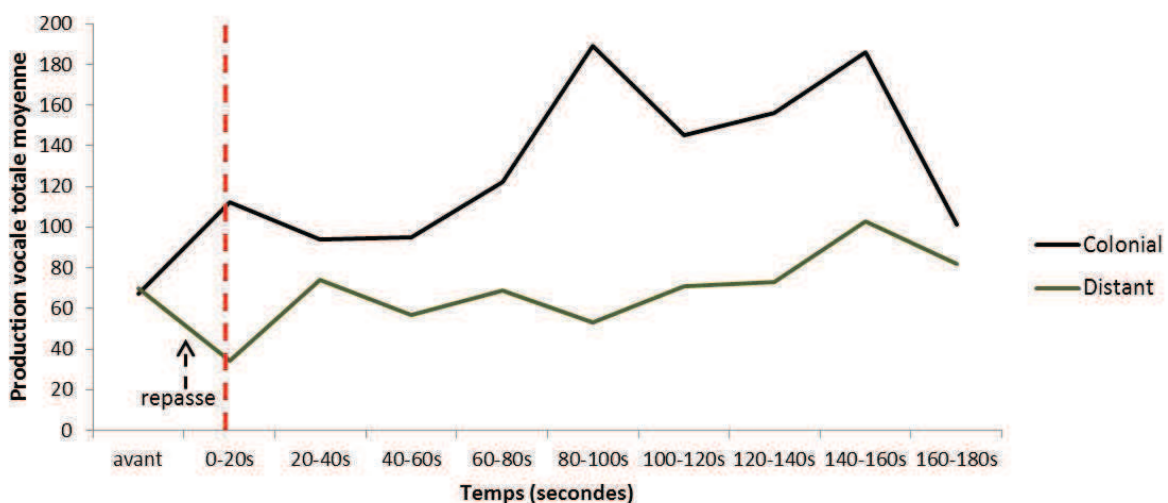


Figure 18 : Production vocale totale lors de la diffusion des stimuli colonial et distant, toutes colonies, par fenêtres de 20 secondes. La moyenne par 20 secondes avant la repasse est calculée sur les 10 minutes d'enregistrement précédant la diffusion.

Les analyses ont été effectuées dans la fenêtre 0 - 20 secondes après la repasse.

Nous avons ensuite réalisé, pour chaque type de vocalisation, une Anova pour mesures répétées avec des comparaisons appariées quand cela était nécessaire (correction fdr) pour les

deux classes de sons utilisés comme stimuli (colonial et distant). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (R Development Core Team 2012) et le package additionnel 'RVAideMemoire' (Hervé. 2012).

Nous avons aussi diffusé des stimuli « locaux » issus d'enregistrements de chants courts dans des colonies voisines les unes des autres. Ces colonies ont été difficiles à trouver sur le terrain et les distances inter-colonies obtenues ont été trop hétérogènes. De ce fait les analyses portent uniquement sur des comparaisons de réactions vocales des colonies à la diffusion de stimuli coloniaux et distants. Les résultats obtenus lors de la diffusion de stimuli « locaux » seront brièvement présentés et discutés.

Chapitre 3 - Article 1

Dialects in short songs of two species of
colonial caciques (*Cacicus*)

SYNTHESE DE L'ARTICLE 1

Questions : L'existence d'un chant court émis par les mâles de *Cacicus cela* au Suriname et présentant des dialectes coloniaux était connue de la littérature, mais un tel chant porteur de dialectes était réputé absent chez *Cacicus haemorrhous*. Notre étude vise à vérifier la présence de dialectes coloniaux dans les populations guyanaises de *C. cela*, à voir si un chant court existe chez *C. haemorrhous*, s'il a une structure comparable et s'il présente des dialectes.

Méthodes : Nous avons analysé des vocalisations de caciques enregistrées sur le terrain pendant la même saison de reproduction (en octobre-novembre 2008) dans 4 colonies de reproduction de *C. cela* et dans 4 colonies de *C. haemorrhous*, dans une large zone géographique en Guyane française. Les sonagrammes ont été comparés en analysant des mesures acoustiques de temps et de fréquence sonore.

Résultats : Les mâles de *C. haemorrhous* émettent des chants courts dont la structure est comparable à ceux de *C. cela*. Nous avons confirmé la présence de chants courts chez les *C. cela*. Les mâles des deux espèces en Guyane présentent des chants courts avec dialectes locaux.

Conclusions : La présence de chants courts, différents du chant de parade et présentant des dialectes de faible extension spatiale chez ces deux espèces fortement sociales, tend à supporter l'hypothèse d'une fonction d'adaptation sociale de ces dialectes.

Ce manuscrit a été soumis pour publication.

DIALECTS IN SHORT SONGS OF TWO SPECIES OF COLONIAL CACIQUES
(CACICUS)

Hélène Thieltges¹, Laurence Henry², Véronique Biquand², Sarah Du Bosq¹, Maxime Hervé^{3,4},
Martine Hausberger^{1,2} and Pierre Deleporte¹

(1) UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, Station
biologique, 35380 Paimpont, France

(2) UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, Avenue du
Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France

(3) Université de Rennes 1, UMR 1349 IGEPP, F-35000 Rennes, France

(4) Université Européenne de Bretagne, France

ABSTRACT

Oscine birds are a material of choice for studying the occurrence and function of vocal sharing and dialects. Three main hypotheses have been proposed to predict the evolution of dialects: the local adaptation hypothesis, the social adaptation hypothesis and the epiphenomenon hypothesis (considered as a null hypothesis). As a contribution to this debate we studied vocalisations of neotropical *Cacicus* Icterids in the field. Dialects had been observed in the short song (male social song) of the colonial *Cacicus cela*, but were said to be lacking in the vocal repertoire of the closely related colonial *Cacicus haemorrhous*. Given the great similarity between the social behaviours of these two species, we hypothesized that male vocalisations of *C. haemorrhous* would also present social dialects, in accordance with the social adaptation hypothesis. We recorded vocalisations from several nesting colonies across

French Guiana. Our results provide the first evidence for the presence of a male short song emitted by *C. haemorrhous*. Our analyses of the time and frequency parameters of vocalisations confirm the existence of local dialects in *C. cela*'s short songs, and bring the first evidence that *C. haemorrhous* emits similar dialectal short songs. We interpret this presence of dialects in a specialised male-male communication vocalisation as being a social adaptive trait linked to the promiscuous social organisation of both species.

INTRODUCTION

Since the first reports of local variations in the songs of different songbird species (Darwin 1871), local and geographical variations of acoustic signals have been reported for the vocalisations of a variety of vertebrates including marine mammals (e.g. Garland et al. 2011; Weilgart and Whitehead 1997), bats (e.g. Davidson and Wilkinson 2002), and of course humans (e.g. Labov 1972). Birdsong remains however the reference for these studies and the first terminologies such as “dialects” arose from bird studies (Marler and Tamura 1964). Mundinger (1982) defined dialects as “a variant song tradition shared by members of a local population of birds, with a dialect boundary delineating it from other variant song traditions”. He distinguished between microgeographical variations, i.e. “variation that occurs between neighbouring groups of birds which might, at least potentially, interact or interbreed with each other”, and macrogeographical variations, i.e. vocalisations that differ only on a large spatial scale. Authors have reported that the vocalisations of many territorial (Briefer et al. 2008), colonial (Feekes 1977, 1982; Trainer 1989) or group living (Brown and Farabaugh 1997) species of songbirds present dialectal variations. In most cases, dialects are based on local variations of the only song type in the species' repertoire (e.g. white crowned sparrows, Baker 1975). However, some species present multiple song types in their repertoires and can emit more complex variations. Although the variations of all the song types of some species

present the same geographical patterns (Caroline chickadees, *Parus carolinensis*, Ward 1966; cardinals, *Cardinalis cardinalis*, Lemon 1966), in several cases variations of the different song types are on different scales (corn buntings, McGregor 1980; starlings, Hausberger 1997). One particular whistle type of European starlings showed microgeographical variations, each variant characterizing one particular colony (Hausberger and Guyomarc'h 1981; Hausberger 1997), a characteristic shared with yellow-rumped caciques (Feekes 1982). In both cases, the authors suggested that colony-specific dialects may constitute “passwords” that would increase tolerance necessary in these multimale social units (Feekes 1982; Hausberger et al. 2008).

The song repertoires of both species include two major categories of songs: 1/ “short” songs (caciques) and class 1 whistles (starlings) produced in male-male interactions, which bear the dialectal variations, and 2/ “long” or courtship songs (caciques) and warbling songs (starlings) composed of long sequences of motifs, often associated with a particular posture and associated with breeding, especially male-female communication (Feekes 1981, 1982; Henry et al. 1994; Verheyen 1969).

The repertoires of other species of sturnids also include similar intersexual and intrasexual categories of songs (generally with short-clear structures versus long complex structures), e.g. Indian Hill Mynas (Bertram 1970), redwinged starlings (Houdelier et al. 2012), warblers (Kroodsma et al. 1989) and bright rumped attilas (Leger et al. 2003). The fact that, in these cases, dialects are generally restricted to songs used in intrasexual communication raises questions concerning the functions of dialects. Attempts to decipher the functions of animals' dialectal variations have been made repeatedly (Marler and Tamura 1962; Payne 1981; Podos and Warren 2007; Slater 1985, 1986, 1989), but no satisfactory model seems to cover the full range of variations that occur among species.

Payne's (1981) models remain the "basic reference" even for recent reviewers (Podos and Warren 2007) with three possibilities: the "local adaptation" hypothesis (assortative mating enabling reduction of gene flow and favouring population adaptation to local environment, see also Marler and Tamura 1962), the "epiphenomenon" hypothesis (dialects as by-products of song learning abilities and dispersal, see also Andrew 1962; Slater 1984, 1985, 1989), and the "social adaptation" hypothesis (dialects would reduce aggression between neighbouring males and favour the breeding of the most sociable males; Payne 1981; Feekes 1977; Rothstein and Fleischer 1987; Warren and Nelson 2002).

Currently, none of these hypotheses can be either clearly favoured or disqualified on a general basis, but attempts can be made to examine their potential validity at a species level.

Yellow-rumped caciques were one of the very first song birds for which a strong link between "social requirements" and dialectal variations was suggested (Feekes 1977, 1982). They also remain one of the few neotropical species for which dialectal variations have been described (Trainer 1989; Leger et al. 2003; Warren 2002).

Feekes obviously favoured the "social adaptation" (or "password") hypothesis to explain yellow-rumped caciques' dialects. However, she did not observe a similar trait in another cacique species, the red-rumped cacique, although the social and breeding systems of both species are similar (Feekes 1982). Actually she did not identify the red-rumped caciques' short intrasexual song that was the basis for identifying yellow-rumped caciques' dialects (but she nevertheless mentioned a "dang-da-dang" call emitted by *C. haemorrhous*, different from their courtship song).

In the present study, we hypothesized that if yellow-rumped caciques' dialects correspond to a social adaptation function, red-rumped caciques should have developed a similar process, possibly based on a structurally different vocalisation (and this could explain why it was overlooked by earlier investigators).

In order to test this hypothesis, we recorded the vocalisations of male *C. cela* and *C. haemorrhous* in nesting colonies in French Guyana. Both *C. cela* and *C. haemorrhous* are colonial breeders with colony sizes ranging from a few nests to several dozen, and occasionally the two species nest in the same tree. These two colonial species are promiscuous (multi-male and multi-female), both at nesting colony sites and at collective roosting places (Feekes 1981; Jaramillo and Burke 1999; and personal observations in the field). We analysed the vocal repertoire of both species and compared songs between localities, focusing on local variations.

MATERIAL AND METHODS

Study area. We recorded the vocalisations of *C. cela* and *C. haemorrhous* from 28 October to 3 December 2008 in French Guiana, during the dry season when both species breed (Tostain et al. 1992). The recordings were made between 0600 h and 1300 h (EST). We found both species nesting in colonies in trees isolated from the surrounding more densely wooded habitat. Occasionally the two species nested on different branches of the same colony tree as described by Jaramillo and Burke (1999). We analysed the short songs of both species from four localities (Fig. 1).

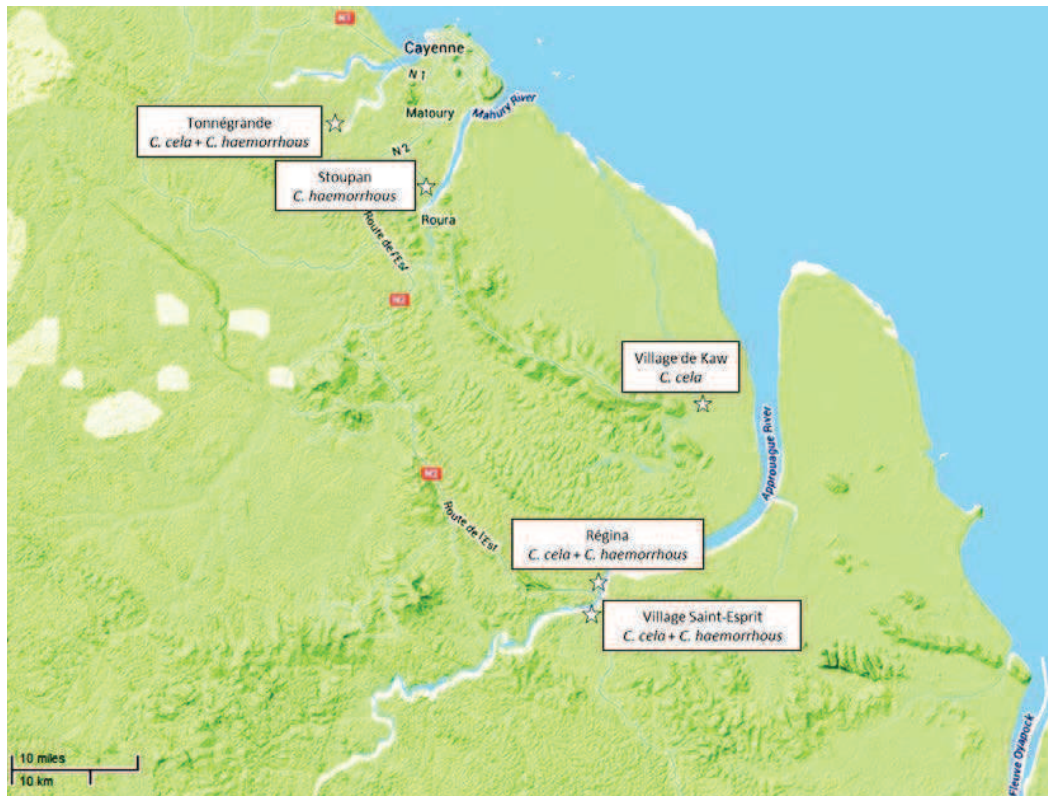


Figure 1. Study sites in French Guiana. Triangles: location. “c”: *C. cela* study sites; “h”: *C. haemorrhous* study sites; “ch” both *C. cela* and *C. haemorrhous* were studied.

Subjects. Cacique colonies are very dense and composed of 20 females / nests on average (Feekes 1981). During the building of the nests and before incubating the sex ratio is 1 male:2 females for *C. cela* and 1 male:1.5 female for *C. haemorrhous* (males may temporarily outnumber females with sex ratios reaching 0.6/0.8; Feekes 1981). Since birds could not be caught easily and colour-ringed individually, our data are based on “colony communal data” and the recordings of all the males from one colony were pooled. Nevertheless, some individual males could be followed by sight for up to 20 minutes and thereby we had a basis to compare intra- and inter-individual variations. Observation and listening in the field and analysis of sonograms of short songs from different colonies amply confirmed the presence of local dialects, but for analysing dialects types and ranges in this study we retained only the recorded data from *C. cela* and *C. haemorrhous* colonies including

at least two different clearly identified males. We analysed 6 songs from each colony, choosing them from as many different individuals as possible. For this, we analysed one song from 2 to 4 different identified males, as well as songs randomly taken from recordings of males of uncertain identity. Given the colony sizes we estimated that we most probably analysed the songs of six different males for each colony (Table 1).

Table 1. Number of nests in colonies

	<i>Cacicus cela</i>	<i>Cacicus haemorrhous</i>
Stoupan	-	14
Tonnégrande (mixed)	36	36
Village de Kaw (mixed)	53	53
Régina	20	15
Village Saint-Esprit (mixed)	20	20

Sound recording. Vocalisations were recorded using a digital sound recorder Marantz PMD670 (MPEG, 44.1, 16 Bit) and an omni-directional mono stick microphone with a 65cm-diameter directional parabola. Caciques were recorded from an estimated distance ranging from 12 to 30 meters. The geographical position of each colony was GPS recorded with a Pocket PC DigiWalker Mio 168 and CartoExplorer3 (Bayo) software using the detailed IGN maps of French Guiana for geographical position control. We made the observations during the breeding season when singing activity and presence of numerous males peak. These species present a strong sexual dimorphism so we could identify adult males easily (they are much larger than the females).

Acoustic analyses. All recordings were analysed using a PC with the customized ANA sound analysis software (Richard 1991). Sonograms were made with Fast Fourier Transformation (FFT) using a 256-point Hanning window and a 128-point step. Sampling frequency was 22 kHz and pixel size 87Hz x 11.5ms. All vocalisations include harmonics, but since the maximum energy was on the fundamental frequency, measures were made on fundamental frequency parameters. We found that *C. haemorrhous*'s short songs were structurally similar

to *C. cela*'s short songs as described by Feekes (cf results). As the first note of *C. cela*'s short songs is not always present we decided to discard the data for this note from the analyses (but it is structurally very similar to the second note, just like the two first notes of *C. haemorrhous*'s short song). We measured the following frequency parameters of *C. cela*'s short songs at homologous points: frequency at the beginning (Fbeg) and at the end of each note (Fend), intermediate frequency at the three inflection points of the second note (FinflX), and maximum (Fmax) and minimal intermediate frequency (Fmin) of the following notes (Fig. 2b). We also measured the following time parameters: duration of each note (XTtot 2, 3, 4), timing of the three inflection points of the second note (TFinfle, f, g) and total duration of the short song (Ttot). We measured the same frequency parameters at homologous points of each note of *C. haemorrhous*'s short songs and the same time parameters (Fig. 3b).

Statistical analyses. We assessed intra- and inter-individual variations, based on the acoustic parameter data of the short songs, by computing coefficients of variation for all acoustic parameters measured ($CV = \text{standard deviation}/\text{mean} \times 100$) in different colonies. We compared short songs of same individual (CV intra-individual) and short songs of different individuals (CV inter-individual) first from the same colony and then from different colonies (Table 2).

Table 2. Number of individuals and colonies, and mean number of songs per individual used for computing coefficients of variation in *C. cela* and *C. haemorrhous*

	Intra individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Inter colony
<i>C. cela</i>	10 individuals (9 colonies)	2 individuals (1 colony)	4 colonies	4 colonies
<i>Mean of songs per individual + e.s.</i>	8.46 + 0.57	6 and 7	6	6
<i>C. haemorrhous</i>	9 individuals (8 colonies)	2 individuals (1 colony)	4 colonies	4 colonies
<i>Mean of songs per individual + e.s.</i>	8.67 + 1.15	7 et 6	6	6

We analysed the acoustic properties of *C. cela*'s and *C. haemorrhous*'s songs in relation to their emission site by a Partial Least Squares – Discriminant Analysis (PLS-DA; Barker and Rayens 2003). We preferred this multivariate analysis to a Linear Discriminant Analysis (Fisher 1936) as the number of explanatory variables was nearly equal to or greater than the number of individuals (Jansen et al. 2010). The number of components required for each model was determined by cross-validation, based on the M-fold method with 10 groups and 20 repetitions (Geladi and Kowalski 1986). The importance of each variable for discrimination of spatial sites was estimated by using VIP scores (Wold et al. 2001). This is a weighted sum of squares of the PLS-weights, with the weights calculated from the amount of Y-variance of each PLS component. Links between vocal similarity and spatial proximity were estimated by a Mantel test comparing a vocal distance matrix with a spatial distance matrix, for both species. All statistical analyses were performed by using the R software (R Development Core Team 2012) and the additional package 'mixOmics' (Dejean et al. 2012).

RESULTS

1. *C. cela*'s and *C. haemorrhous*'s song repertoires

The analysis of the recordings of *C. cela*'s songs yielded similar results to Feekes. Males produce two very different types of song (Fig 2a, b).

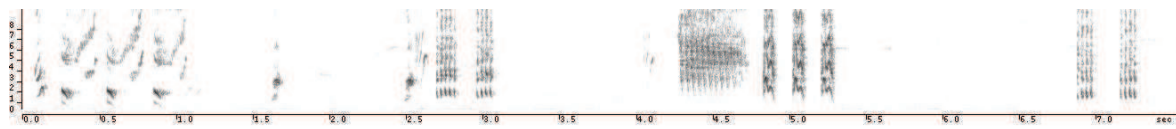


Figure 2a. Example of *C. cela* courtship song.

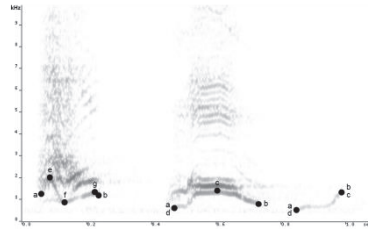


Figure 2b. *C. cela* short song. Measures made on the four notes of the typical song sequence (numbered 1 to 4 below the figure). a: beginning frequency (Fbeg); b: end frequency (Fend); c: maximal frequency (Fmax); d: minimum frequency (Fmin); e: frequency at the first inflexion point (Finfl1); f: frequency at the second inflexion point (Finfl2); g: Frequency at the third inflexion point (Finfl3).

The first song type is a long courtship song (called “harsh song” by Feekes 1981), performed while adopting a conspicuous bowing posture and that can last from several to up to 20 minutes, and composed of varied harsh or melodious notes often repeated in short series (Feekes 1981). The courtship song of *C. cela* also contains imitations of various sounds in the environment, including vocalisations of other animal species, much like some parrots do, whereas imitations are lacking in *C. haemorrhous*’s courtship songs (Jaramillo and Burke 1999). The second song type is the short song, generally composed of four notes, emitted in a standing posture, and called “cela song” by Feekes for the species *C. cela* in Suriname (Feekes 1977, 1981; Jaramillo and Burke 1999; and our observations in French Guiana).

Our analysis of recordings of *C. haemorrhous*’s songs confirmed Feekes’ descriptions of long courtship songs lacking imitations (Jaramillo and Burke 1999; Feekes 1981), but evidenced that this species also produced short songs structurally similar to those of *C. cela* (Fig 3a, b).

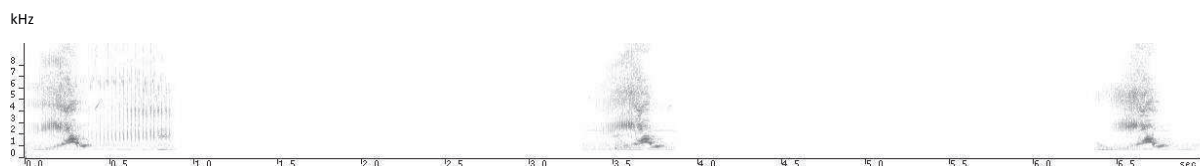


Figure 3a. Example of *C. haemorrhous* courtship song.

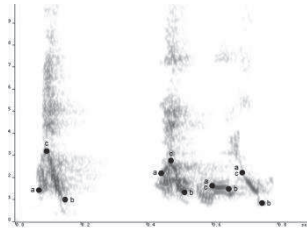


Figure 3b. *C. haemorrhous* short song. Measures made on the four notes of the typical song sequence (numbered 1 to 4 below the figure). a: beginning frequency (Fbeg); b: end frequency (Fend); c: maximal frequency (Fmax).

These short songs are emitted in bouts outside sequences of courtship song, and without adopting the typical courtship bowing posture, much like *C. cela*. This song was perhaps incidentally mentioned by Feekes (1981, p.96) and called *dang-da-dang vocalisation*, the author further specifying that “...this song is used in the same situations as the “cela song”, but was not found to be colony-specific”. No more precisions of this vocalisation were ever given. We present here the first description of a short song emitted by *C. haemorrhous* whose structure and context of emission are similar to those of *C. cela*'s short song. Feekes described *C. cela*'s short songs as being “composed of four syllables, sometimes the last syllable is absent, or a syllable is repeated” (Feekes 1977). She also pointed out that “first syllables show least variation”. We observed that the first two notes of *C. haemorrhous*'s short song are very similar, and the first note is very exceptionally omitted (*C. cela* omit the first note more frequently).

2. Intra- and inter individual variations

a) *C. cela*'s short song.

C. cela's short songs vary significantly more among males from different colonies than among males from the same colony or among the songs produced by a given male (comparisons of coefficients of variation, Table 3).

Table 3. Coefficients of variation for acoustic parameters in *C. cela*

	Intra individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Inter colony
cv < 20%	85%	83%	82%	42%
cv > 20%	15%	17%	18%	58%

b) *C. haemorrhous*'s short song.

C. haemorrhous's short songs vary also significantly more among males from different colonies than among males from the same colony or among the songs produced by a given male (comparisons of coefficients of variation, Table 4).

Table 4. Coefficients of variation for acoustic parameters *C. haemorrhous*

	Intra individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Intra colony	Inter individual Inter colony
cv < 20%	92%	88%	79%	53%
cv > 20%	8%	12%	21%	47%

These results indicate a non-random spatial distribution of short song variants for these two species.

3. Dialectal variations

a) *C. cela*'s short song. The first two axes of the PLS-DA model analysis explained more than 78% of the intergroup variance (Fig. 4).

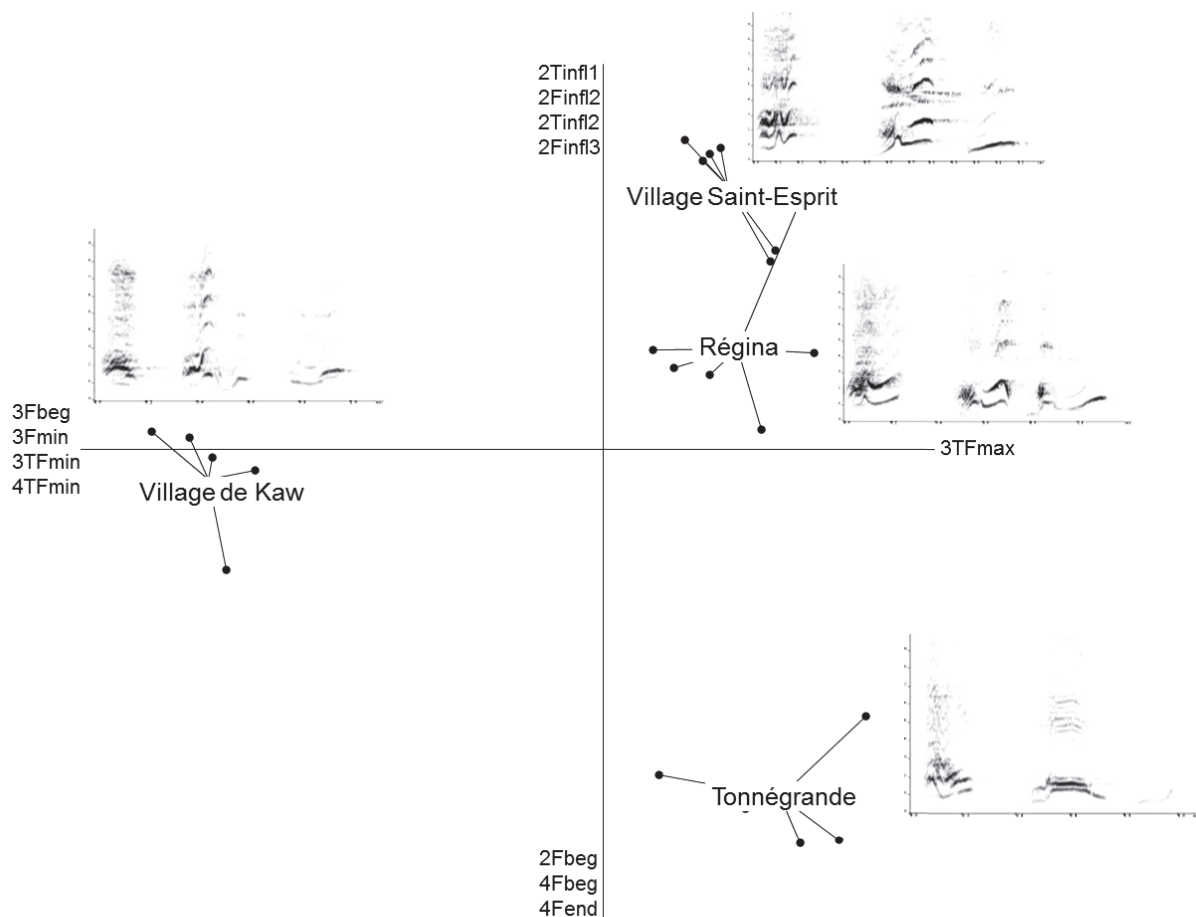


Figure 4. *C. cela* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Letters = study site of the linked points (i.e. short songs). Abbreviation along X and Y axes = acoustic parameters with VIP>1 (determinant in the differences observed). Parameter abbreviations are preceded by the numbers of measured notes.

Cross-validation of the data showed that the classification error rate of the songs to their original spatial site was only 6.9%. This means that most of *C. cela* males' songs can be classified correctly by locality based on the acoustic properties of their short songs. However males from Régina and Village Saint-Esprit could not be separated clearly. These two sites are close, situated only 4 km apart on opposite banks of the 300 meters-wide Approuague River.

VIP scores (Table 5) indicated that the difference between short songs from Régina and Village Saint-Esprit and those from Tonnégrande was based mainly on the second note of the song (timing of the first and second inflexion points, beginning frequency and frequency of the second and third inflexion points).

Table 5. *C. cela* short songs. Mean, standard deviation and VIP scores of each acoustic parameter for each study site. In bold: acoustic parameters implied in differences between groups (i.e. VIP>1).

	R		T		VK		VSE		VIP
	Mean	Sd	Mean	Sd	Mean	Sd	Mean	Sd	
2Fbeg	681.43	157.54	1305.33	158.80	924.00	201.36	503.00	172.33	1.22
2Fend	1514.57	126.66	1265.17	144.31	1543.86	86.19	1542.33	172.75	0.87
2Finfl1	1980.71	183.61	1909.00	140.67	2039.86	62.10	2085.17	144.16	0.59
2Finfl2	1209.14	89.90	866.17	50.15	976.57	80.58	1182.67	31.89	1.21
2Finfl3	1644.00	75.06	1340.83	85.53	1700.86	102.16	1614.17	88.914	1.00
2Tinfl1	68.00	8.14	19.67	7.06	62.71	9.30	98.17	11.72	1.33
2Tinfl2	107.00	9.54	61.83	5.64	117.71	11.97	116.33	10.80	1.20
2Tinfl3	164.00	19.07	149.67	12.60	141.57	14.20	151.17	10.72	0.60
2Ttot	193.14	29.87	169.17	8.61	162.57	14.76	180.50	12.18	0.70
3Fbeg	394.29	86.79	312.33	94.41	825.57	78.46	384.17	53.49	1.21
3Fend	752.57	165.88	804.83	79.37	1161.43	52.10	1265.17	76.95	0.99
3Fmax	1307.86	38.79	1362.17	43.88	1512.86	23.10	1599.83	31.68	0.96
3Fmin	394.29	86.79	312.33	94.41	563.43	19.37	384.17	53.49	1.03
3TFmax	219.57	33.77	164.67	15.35	59.14	18.65	92.67	17.51	1.06
3TFmin	0.00	0.00	0.00	0.00	129.14	19.51	0.00	0.00	1.30
3Ttot	333.43	73.09	329.33	24.19	238.57	23.58	235.50	57.72	0.84
4Fbeg	735.14	203.44	901.83	183.69	1020.00	58.88	603.5	33.57	1.07
4Fend	1480.86	114.75	1542.17	121.00	1642.86	49.51	1164.50	51.05	1.11
4Fmax	1624.29	95.42	1567.50	116.22	1744.71	31.19	1232.83	25.00	0.98
4Fmin	735.14	203.44	503.00	41.17	875.14	32.24	603.50	33.57	0.84
4TFmax	65.29	93.05	148.83	8.26	175.57	8.26	166.83	15.46	0.59
4TFmin	0.00	0.00	4.83	3.76	81.29	3.73	0.00	0.00	1.32
4Ttot	297.14	24.98	151.83	11.55	221.29	12.08	218.50	8.69	0.82
Ttot	1217.14	56.34	1188.67	264.20	1253.86	171.11	1068.83	75.19	0.42

The difference of these short songs and those from Village de Kaw was based mainly on the third note. For example, the beginning frequencies of note 3 of the short songs from Régina and Village Saint-Esprit were lower than those of note 3 of short songs from Village de Kaw.

The numbers of notes in a song differed among sites. Yellow-rumped caciques from Village de Kaw and Tonnégrande added a different, supplementary note to their songs (Table 6).

Table 6. *C. cela* short songs. Mean number of notes (\pm standard deviation) for each study site.

	VK	R	T	VSE
Number of notes	3.86 \pm 0.38	3.00 \pm 0.00	3.50 \pm 0.55	3.00 \pm 0.00

These results are confirmed by the CV that revealed more variation when more colonies were considered (inter individual / inter colony Table 3).

b) *C. haemorrhous*'s short song. The first two axes of the PLS-DA model analysis explained more than 88% of the intergroup variance (Fig. 5).

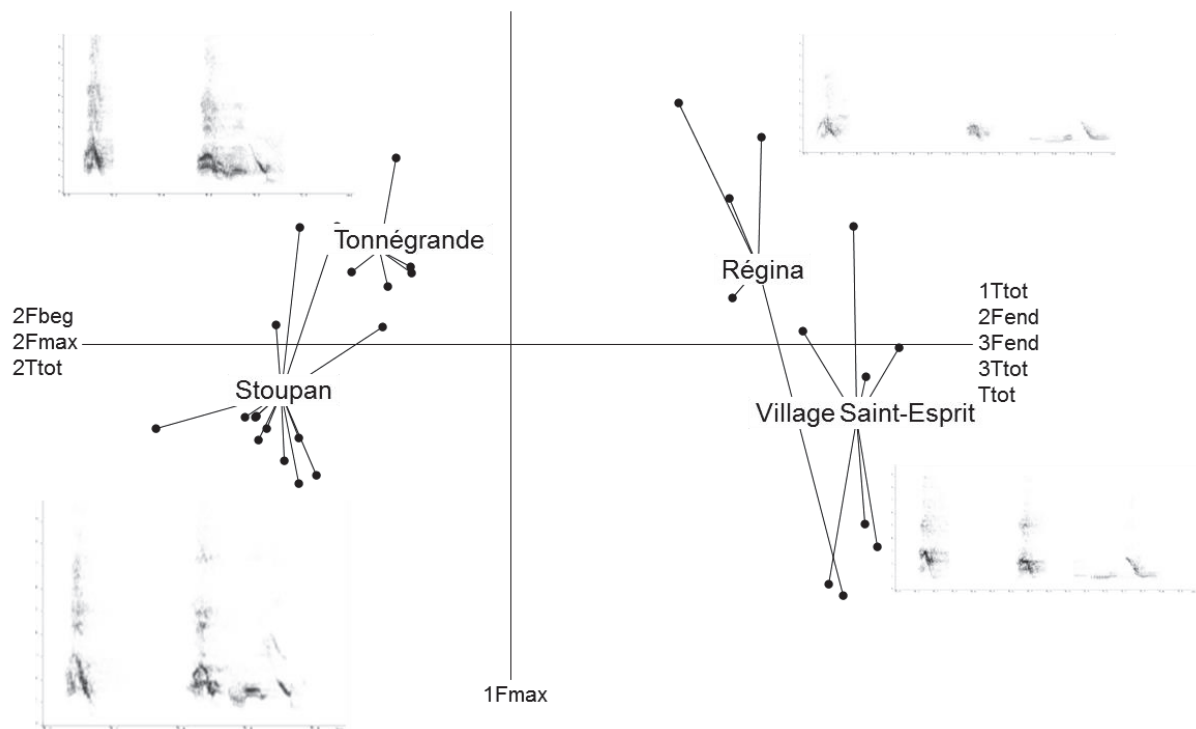


Figure 5. *C. haemorrhous* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Letters = study site of the linked points (i.e. short songs). Abbreviation along X and Y axes = acoustic parameters with VIP>1 (determinant in the differences observed). Parameter abbreviations are preceded by the numbers of measured notes.

Cross-validation of the data showed that the classification error rate of the songs to their spatial site was 34%.

We could predict the colony site of *C. haemorrhous* by the acoustic properties of their short songs but not as well as for *C. cela*. Songs from Régina and Village Saint-Esprit could not be distinguished without error, as for *C. cela* at the same sites situated 4 km apart. The short songs from Stoupan and Tonnégrande could not be distinguished, although these sites were separated by about 15km.

VIP scores (Table 7) indicated that the difference between short songs from Régina and Village Saint-Esprit and those from Stoupan and Tonnégrande was based on the duration of the first and third notes and consequently the total duration of the song.

Table 7. *C. haemorrhous* short songs. Mean, standard deviation and VIP scores of each acoustic parameter for each study site. In bold: acoustic parameters implied in differences between groups (i.e. VIP>1).

	R		S		T		VSE		VIP
	Mean	Sd	Mean	Sd	Mean	Sd	Mean	Sd	
1Fbeg	1873.43	528.40	1831.93	14	1836.43	254.22	1830.14	343.67	0.35
1Fend	961.14	165.61	753.14	303.43	776.14	94.80	751.57	140.46	0.86
1Fmax	3060.14	323.80	3001.57	257.45	3100.14	181.90	3106.57	140.95	0.21
1TFmax	48.71	10.75	37.93	8.44	42.43	5.19	48.71	10.83	0.75
1Ttot	106.29	27.57	96.29	9.51	97.43	6.32	110.00	18.32	0.53
2Fbeg	1956.86	169.67	1947.64	151.75	1873.43	79.38	1993.57	217.68	0.35
2Fend	1025.86	201.68	853.43	173.08	883.86	205.35	816.29	215.03	0.94
2Fmax	2394.43	325.19	2573.14	158.95	2403.71	32.50	2711.86	391.65	1.15
2Tmax	53.43	5.53	41.14	6.62	42.43	5.56	50.86	13.95	0.86
2Ttot	110.14	13.36	95.21	9.32	97.57	7.74	127.29	14.42	1.26
3Fbeg	1331.14	29.86	1502.07	49.07	1401.71	41.43	1287.71	34.76	1.31
3Fend	1324.86	37.10	1217.00	42.77	1220.14	83.46	1287.86	24.22	1.09
3Fmax	1398.74	23.19	1563.86	49.22	1466.71	17.56	1364.86	23.71	1.33
3TFmax	29.43	5.19	26.36	13.27	27.86	14.51	19.43	7.09	0.76
3Ttot	59.43	11.19	69.07	6.13	72.29	4.23	53.14	5.55	1.10
4Fbeg	3140.00	210.97	3064.93	166.66	3140.29	100.43	3340.71	172.21	0.96
4Fend	1266.29	93.86	782.36	217.12	736.29	161.66	1306.29	43.00	1.09
4Ttot	182.29	9.91	90.93	11.13	98.57	11.67	185.43	10.56	1.10
Ttot	1317.29	165.29	734.21	54.90	782.43	50.03	1303.14	153.70	1.37

The songs from the Régina region were longer than the songs from the other sites. The numbers of notes differed among sites. Red-rumped caciques from Régina and Village Saint-Esprit inserted an extra note into the middle of the song (Table 8).

Table 8. *C. haemorrhous* short songs. Mean number of notes (\pm standard deviation) for each study site.

	S	T	VSE	R
Number of notes	5.00 \pm 0.00	5.00 \pm 0.00	6.00 \pm 0.00	6.00 \pm 0.00

These results are confirmed by the CV that revealed more variation when more colonies were considered (inter individual / inter colony Table 4).

Relationship between acoustic properties and geographical distances. No relationship could be found between vocal acoustic parameters distances and basic geographical distances for short songs of either species (Mantel tests: $p > 0.05$).

DISCUSSION

Our field analysis of male songs in colonies of *C. haemorrhous* and *C. cela* led to two major discoveries: 1/ contrary to earlier reports, *C. haemorrhous*, like *C. cela*, produce short songs with a similar structure and in a similar social context. Both species present two categories of songs that probably have different functions; 2/ the songs of both species present dialectal variations, and neighbouring colonies of both *C. cela* and *C. haemorrhous* can share similar dialects.

These original data support the hypothesis that these two closely related species with the same type of social systems and similar habitat choices for nesting in colonies show the same potential “social” adaptations, i.e. dialectal variations following Feekes’s proposal to explain *C. cela*’s dialects.

Dialects are emitted by both colonial *C. cela* (originally evidenced by Feekes 1977, 1982) and *C. haemorrhous* (this study). Other colonial bird species, like magpies (Brown and Farabaugh 1997) or starlings also produce dialects: starlings in one colony share a particular whistle type different from that of other colonies (Hausberger and Guyomarc’h 1981; Hausberger 1997). Dialects have also been described for colonies of bats (Esser and Schubert 1998).

Colonies of both species of caciques studied when situated near one another seem to share the same short song variant. Every night caciques form noisy collective roosts where individuals from several colonies of *C. cela* and *C. haemorrhous* frequently mix (Feekes 1981; Jaramillo and Burke 1999; and our own observations). The fact that we never observed any overt aggressive behaviour between males is in agreement with Feekes’s report (1981). Vocal exchanges between members of neighbouring colonies could occur during the day, but we think that they occur mostly at twilight and at dawn when many contact calls and short songs are produced at roosting sites.

The dialect patterns appear to differ slightly between *C. cela* and *C. haemorrhous*. We identified two groups of *C. haemorrhous*'s vocal variants. These groups were separated by approximately 60 kilometres. We may possibly have missed intermediary colonies with a particular vocal variant. We actually recorded more colonies but the quality of these sound recordings and the numbers of males recorded were insufficient for a detailed statistical analysis. Dialects seem to be present in these places but we need more recordings to discuss their detailed pattern.

We have no data concerning dispersal of juveniles or erraticism that could help understand the dynamics of the dialects.

The question of the functions of dialects was and is still much debated (Payne 1981; Slater 1985, 1986, 1989; Marler and Tamura 1962; Podos and Warren 2007). In this study we document an important clue: dialects were found only in vocal communication between males, and no aggression was observed among males that sing the same local song variant. The password hypothesis suggested by Feekes is still a good model, provided that it is not interpreted as supporting aggression of foreign “non-dialectal” intruders (Feekes suggested this, but no overt aggression between males was observed, and dialectal short songs are also emitted at highly promiscuous collective roosting places in a context of very quiet interactions, while individuals are gathering in tight clusters, typically inside bamboo clumps). Authors privileged the password hypothesis to explain magpies' (Brown and Farabaugh 1997) and starlings' (Hausberger 1997) dialects. Nevertheless the epiphenomenon hypothesis cannot be totally excluded although no direct correlations between basic spatial distance and acoustic structure could be evidenced.

Feekes (1982) did not mention that *C. haemorrhous* produced dialects, but she did not present any analysis of sound recordings of this species. Otherwise she interpreted this supposed absence dialects in *C. haemorrhous*'s short songs as being linked to interspecific differences

in habitat, but we doubt any possible correlation between vocal repertoires and habitat choice given that both species nest similarly in isolated trees, and fairly frequently both species nest simultaneously in the same tree.

Our results extend to *C. haemorrhous* the presence of a specialized short song with social dialects already documented for *C. cela*, hence tending to support our hypothesis of a link between the evolution of sociality and that of a social adaptation-serving vocalisation (Snowdon and Hausberger 1997).

REFERENCES

- Andrew RJ (1962) Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science* 137:585-589.
- Baker MC (1975) Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* 29:226. doi:10.2307/2407210
- Barker M, Rayens W (2003) Partial least squares for discrimination. *Journal of Chemometrics* 17:166-173. doi:10.1002/cem.785
- Bertram B (1970) The vocal behaviour of the Indian hill myna, *Gracula religiosa*. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
- Briefer E, Aubin T, Lehongre K, Rybak F (2008) How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* 211:317-326. doi:10.1242/jeb.013359
- Brown ED, Farabaugh SM (1997) Vocal sharing in avian groups. In: Social influences on vocal development. Cambridge University Press, pp. 98-127.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.

Davidson SM, Wilkinson GS (2002) Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *Journal of Mammalogy* 83:526-535. doi:10.1644/1545-542(2002)083<0526:GAIVIV>2.0.CO;2

Esser K-H, Schubert J (1998) Vocal dialects in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Naturwissenschaften* 85:347-349. doi:10.1007/s001140050513

Feekes F (1977) Colony specific song in *Cacicus cela* (Icteridae, Aves). The password hypothesis. *Ardea* 65:197-202.

Feekes F (1981) Biology and colonial organization of two sympatric caciques, *Cacicus c. cela* and *Cacicus h. haemorrhous* (Icteridae, Aves) in Suriname. *Ardea* 69:83-107.

Feekes F (1982) Song mimesis within colonies of *Cacicus c. cela* (Icteridae, Aves). A colonial password? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 58:119-152. doi:10.1111/j.1439-0310.1982.tb00312.x

Fischer RA (1936) The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics* 7:179-188. doi:10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x

Garland EC, Goldizen AW, Rekdahl ML, Constantine R, Garrigue C, Hauser ND, Noad MJ (2011) Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale. *Current Biology* 21:687-691. doi:10.1016/j.cub.2011.03.019

Geladi P, Kowalski BR (1986) Partial least-squares regression: a tutorial. *Analytica Chimica Acta* 185:117. doi:10.1016/0003-2670(86)80028-9

Hausberger M (1997) Social influences on song acquisition and sharing in the European starling (*Sturnus vulgaris*). In: *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, pp. 128-156.

Hausberger M, Bigot E, Clergeau P (2008) Dialect use in large assemblies: a study in European starling *Sturnus vulgaris* roosts. *Journal of Avian Biology* 39:672-682. doi:10.1111/j.1600-048X.2008.04307.x

Hausberger M, Guyomarc'h JC (1981) Contribution à l'étude des vocalisations territoriales sifflées chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* en Bretagne. *Biology of Behaviour* 6:79-98.

Henry L, Hausberger M, Jenkins PF (1994) The use of song repertoire changes with pairing status in male European starling. *Bioacoustics* 5:261-266.

Houdelier C, Hausberger M, Craig AJFK (2012) Songs of two starling species: common traits versus adaptations to the social environment. *Naturwissenschaften* 99:1051-1062. doi:10.1007/s00114-012-0987-0

Jansen JJ, Smit S, Hoefsloot HCJ, Smilde AK (2010) The photographer and the greenhouse: how to analyse plant metabolomics data. *Phytochemical Analysis* 21:48-60. doi:10.1002/pca.1181

Jaramillo A, Burke P (1999) *New world blackbirds*. Christopher Helm A&C Black, London.

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. doi:10.1139/z89-065

Labov W (1972) *Socollinguistic patterns*. Blackwell, Oxford. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Leger DW, Mountjoy DJ, Nelson DA (2003) Geographic variation in song of the bright-rumped attila (Tyrannidae: *Attila spadiceus*): Implications for species status. *The Auk* 120:69-74. doi:10.1642/0004-8038(2003)120[0069:GVISOT]2.0.CO;2

Lemon RE (1966) Geographic variation in the song of cardinals. *Can J Zool* 44:413-428.

Marler P, Tamura M (1962) Song "dialects" in three populations of white-crowned sparrows. *The Condor* 64:368-377. doi:10.2307/1365545

Marler P, Tamura M (1964) Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146:1483-1486. doi:10.1126/science.146.3650.1483

McGregor PK (1980) Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 54:285-297. doi:10.1111/j.1439-0310.1980.tb01246.x

Mundinger PC (1982) Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: Kroodsma DE, Miller EH (ed) *Acoustic communication in birds*. Academic Press, New York, pp. 147-208.

Payne RB (1981) Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: Alexander RD, Tinkle DW (ed). *Natural selection and social behaviour, research and new theories*. Chiron Press, New York, pp. 108-120.

Podos J, Warren PS (2007) *The Evolution of Geographic Variation in Birdsong*. *Advances in the Study of Behavior*, 37. Academic Press, New York, pp. 403-458.

R Development Core Team (2012) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Richard J-P (1991) Sound analysis and synthesis using an Amiga micro-computer. *Bioacoustics* 3:45-60. doi:10.1080/09524622.1991.9753156

Rothstein SI, Fleischer RC (1987) Vocal Dialects and Their Possible Relation to Honest Status Signalling in the Brown-Headed Cowbird. *The Condor*, 89(1), 1. doi:10.2307/1368756

Dejean S, Gonzalez I, Le Cao K-A et.al (2012) *mixOmics: Omics Data Integration Project*, R package version 4.0-2.

Slater PJB (1985) White rats and general theories. *Behavioral and Brain Sciences* 8:115-116. doi:10.1017/S0140525X00019944

Slater PJB (1986) The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 94-97. doi:10.1016/0169-5347(86)90032-7

Slater PJB (1989) Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology Evolution*, 1:19-46. doi:10.1080/08927014.1989.9525529

Tostain O, Dujardin JL, ErardC, Thiollay JM (1992) *Oiseaux de Guyane*. The birds of French

Guyana. Société d'études ornithologiques, Paris.

Trainer JM (1989) Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped Caciques in Panama.

Ethology 80:190-204. doi:10.1111/j.1439-0310.1989.tb00739.x

Verheyen RF (1969) Le choix du nichoir chez l'étourneau. Gerfaut 59:239-259.

Ward R (1966) Regional variation in the song of the Carolina Chickadee. Living Bird 5:127-150.

Warren PS, Nelson D (2002) Geographic variation and dialects in songs of the bronzed cowbird (*Molothrus aeneus*). The Auk 119:349-361. doi:10.1642/0004-8038(2002)119[0349:GVADIS]2.0.CO;2

Weilgart L, Whitehead H (1997) Group-specific dialects and geographical variation in coda repertoire in South Pacific sperm whales. Behavioral Ecology and Sociobiology 40:277-285. doi:10.1007/s002650050343

Wold S, Sjöström M, Eriksson L (2001) PLS-regression: a basic tool of chemometrics. Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems 58:109-130. doi:10.1016/S0169-7439(01)00155-1

Article 2

Short-term variations of dialects in short songs of
two species of colonial caciques (*Cacicus*)

SYNTHESE DE L'ARTICLE 2

Questions : La littérature indique que les dialectes du chant court des mâles de *C. cela* du Suriname évoluent rapidement au cours des saisons de reproduction. Nous étudions ici l'évolution temporelle sur plusieurs années du chant court de colonies de *C. cela* guyanaises, et aussi de colonies de *C. haemorrhous* guyanaises chez lesquelles nous avons découvert la présence d'un chant court dialectal comparable à celui des *C. cela*.

Méthodes : Nous avons analysé des vocalisations de caciques enregistrées sur le terrain pendant plusieurs années sur les mêmes sites coloniaux (même arbre-support) dans 7 colonies de reproduction de *C. cela* et dans 6 colonies de *C. haemorrhous*, dans une large zone géographique en Guyane française. Les sonagrammes ont été comparés en analysant des mesures acoustiques de temps et de fréquence sonore.

Résultats : Les deux espèces présentent des dialectes différents d'année en année, surtout chez les *C. cela*. Les différences portent sur divers paramètres du chant.

Conclusions : Cette variation assez rapide des dialectes locaux, et qui porte sur une diversité de paramètres acoustiques, est en faveur d'une hypothèse de transmission sociale des variantes dialectales par partage vocal au sein des colonies et entre individus de colonies voisines.

Ce manuscrit a été accepté pour publication dans la revue ACTA ACUSTICA.

SHORT-TERM VARIATIONS OF DIALECTS IN SHORT SONGS OF TWO SPECIES OF COLONIAL CACIQUES (*CACICUS*)

Hélène Thieltges¹, Laurence Henry², Véronique Biquand² and Pierre Deleporte¹

(1) *UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, Station biologique, 35380 Paimpont, France*

(2) *UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes 1, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France*

ABSTRACT

The vocalizations involved in social communication of many oscine species present dialectal variants in vocalizations involved in social communication. Different hypotheses predict the function of these dialects: the “local adaptation” hypothesis, the “social adaptation” hypothesis and the “epiphenomenon” hypothesis. The social adaptation hypothesis predicts a rapid change in local dialects adjusted to each colonial variant via vocal sharing of constantly drifting song types. Here we investigated the dialect temporal variations of two colonial *Cacicus* species as we know that spatially-restricted dialectical variants, probably linked to social organization, exist in these species. Sound recordings were collected in the field, focalising on a series of nesting colony trees followed over several years. Songs were analysed from sonograms and their temporal and frequency parameters were compared. The fact that we observed short-term variations of colonial dialects tends to support the hypothesis of a culturally acquired colony-specific vocalization in both species.

INTRODUCTION

The term “dialects” was first applied to geographical variations of bird songs in the early sixties [1], and song birds still remain a particularly relevant model for studying animal vocal communication plasticity. Mundinger [2] defined dialect as “a variant song tradition shared by members of a local population of birds, with a dialect boundary delineating it from other variant song traditions”. Studies of dialect stability have focused on several groups of higher vertebrates, and a number of distinct patterns of dialect stability have been reported. In some cases dialects appear to be both geographically and temporally stable (killer whales [3], white-crowned sparrows [4], Darwin’s finches [5], mountain white-crowned sparrows [6], white-crowned sparrows [7]). In other cases acoustic forms are more temporally variable, with new call forms being introduced into populations and others being lost (chickadees [8], chaffinches [9], indigo buntings [10]). In still other cases, some components of a vocal signal have been found to remain stable while others change with time, suggesting that different components may be governed by different forms of selection (starlings [11], white-crowned sparrows [12]).

Authors repeatedly attempt to decipher the functions of animals’ dialectal variations [13], [14], [15], [16], [17], [18], but no satisfactory model seems to cover the full range of variations for all species. Payne’s models [14] remain a basic reference even for recent reviewers [15], with three possibilities: the “local adaptation” hypothesis (see also [13]) that “posits that females gain fitness advantages when they are able to mate with males from their natal regions, in preference to males from other regions”; the “epiphenomenon” hypothesis (dialects are by-products of song learning abilities and dispersal, see also [16], [18], [19], [20]), and the “social adaptation” hypothesis (dialectal areas would correspond to social entities [14], [21], [22], [23]). Currently, none of these hypotheses can be either favoured or disqualified on a general basis, but attempts can be made to examine their potential validity at

a species level. One way to test these hypotheses is to study the stability of these vocal dialects over time, i.e. to analyse how songs differ from year to year in a particular location. The local adaptation hypothesis predicts that dispersing birds tend to settle more than would be expected by chance in sites where conspecifics sing their natal dialects, than in sites where conspecifics sing “foreign” dialects. The social adaptation hypothesis predicts that individuals learn new vocalizations when dispersing to a new dialect area, and match (mimic) vocalizations in that new locality [14].

Yellow-rumped caciques, *Cacicus cela*, are among the very first song birds, and one of the few neotropical species, for which dialectal variations have been described [21], [23], [24], [25], [26]). Recently, the presence of local dialects in *C. cela*'s short songs was confirmed, and similar spatial patterns of vocal variations in the closely related red-rumped cacique *C. haemorrhous*'s specialised short songs were described (Thieltges et al., unpublished data). *C. cela* is also the first species for which a strong link between “social requirements” and dialectal variations has been suggested [21], [24]. Both these species colonize year after year the same localities, and this makes them good models to study the stability of dialects over time.

In the present study, we hypothesized that if dialects in yellow-rumped caciques and red-rumped caciques have a social adaptation function, local dialects should change rapidly (on a year-to-year basis, incompatible with simple genetic drift). Such fast evolving dialects would result from the rapid convergence of song structure and vocal drift as song variants are copied from one bird to another, a trait that can be called cultural variation.

To test this hypothesis, we recorded in the field the specialized short songs emitted by males of two species of colonial breeders, *C. cela* and *C. haemorrhous*, in French Guyana. We analysed their repertoire at nesting colonies and compared songs from the same site at different times, to study year-to-year changes.

MATERIEL AND METHODS

Study area. We recorded vocalizations of *C. cela*'s and *C. haemorrhous*'s colonies from the beginning of October to mid-December, from 2005 to 2012 (exceptions: recordings were made in June 2005 and no recordings were made in 2011) in French Guiana, during the dry season when both species typically breed [27]. The recordings were made between 0600h and 1300h (EST). We found both species nesting in colonies in trees isolated from the surrounding more densely wooded habitat. Occasionally the two species were nesting on different branches of the same colony tree as described by Jaramillo and Burke [28]. Nesting colonies are regularly established in the same or a neighbouring tree year after year.

Subjects. Both *C. cela* and *C. haemorrhous* are colonial breeders with dense colonies ranging from a few to several dozen nests, and occasionally the two species breed in the same tree. These two colonial species live in mixed multi-male and multi-female social groups, both at nesting colony sites and at collective roosting places [28], [29]. Cacique colonies are composed on average of 20 females or nests, every female building a unique nest during a "breeding session" in a shared colonial tree [29]. During the building of the nests and before incubation, *C. cela*'s sex ratio is 1 male:2 females and *C. haemorrhous*'s is 1 male:1.5 female (males may temporarily outnumber females with sex ratios reaching 0.6/0.8 [29]). Caciques often return to the same trees for breeding [29]. Since birds could not be caught easily and colour-ringed individually, our data are based on "colony communal data" where all recordings of the males were considered together. Nevertheless, some individual males could be followed continuously by sight for up to 20 minutes. Observations and listening in the field and analysis of sonograms of short songs from different colonies amply supported the presence of local dialects, but this study focused on the *C. cela* and *C. haemorrhous* colonies that included at least two different clearly identified males whose recordings were retained for further analysis. We analysed six songs per colony, choosing them from as many different

individuals as possible. For this, we analysed one song from 2 to 4 different identified males, as well as songs randomly taken from recordings of males of uncertain identity.

Sound recording. Vocalizations were recorded using a digital sound recorder Marantz PMD670 and an omni-directional mono stick microphone with a 65cm-diameter directional parabola. Birds were recorded from a distance estimated at 12 to 30 meters. The geographical position of each colony was GPS recorded with a Pocket PC DigiWalker Mio 168 and CartoExplorer3 (Bayo) software using the detailed IGN maps of French Guiana for geographical position control. We made the observations during the breeding season when singing activity and presence of numerous males peak. These species present a strong sexual dimorphism so we could identify adult males easily (they are much larger than females). We analysed *C. cela*'s short songs from 7 sites and *C. haemorrhous*'s from 6 sites for which we had recordings from the same locality for at least two different years (Figure 1, Table 1 and 2).

Table 1: *C. cela* colony sites and year of study

	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2012
Mana						x	x
Piste de l'anse						x	x
Tonnégrande	x	x		x			
Village de Kaw				x	x	x	
Régina				x		x	x
Village Saint-Esprit			x	x			
Saint-Georges						x	x

Table 2: *C. haemorrhous* colony sites and year of study

	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2012
Matiti					x	x	
Tonnégrande	x	x	x	x			x
Stoupan				x	x	x	
Roura				x	x	x	
Régina				x	x	x	x
Village Saint-Esprit			x	x			



Figure 1. Study sites in French Guiana.

Acoustic analyses. All recordings in WAVE format were analysed by using a PC with the customized ANA sound analysis software [30]. Sonograms were made with Fast Fourier Transformation (FFT) using a 256-point Hanning window and a 128-point step. Sampling frequency was 22 kHz and pixel size 87Hz x 11.5ms. All vocalizations include harmonics, but since the maximum energy was on the fundamental frequency, measures were made on fundamental frequency parameters. As the first note of *C. cela*'s short songs is not always present we decided to discard the data for this note from the analyses (but it is structurally very similar to the second note, just like the two first notes of *C. haemorrhous*'s short song). We measured the following frequency parameters for *C. cela*'s short songs at homologous points: frequency at the beginning (Fbeg) and at the end of each note (Fend), intermediate frequency at the three inflection points of the first note (FinflX), and maximum (Fmax) and minimal intermediate frequency (Fmin) of the following notes (Fig. 2).

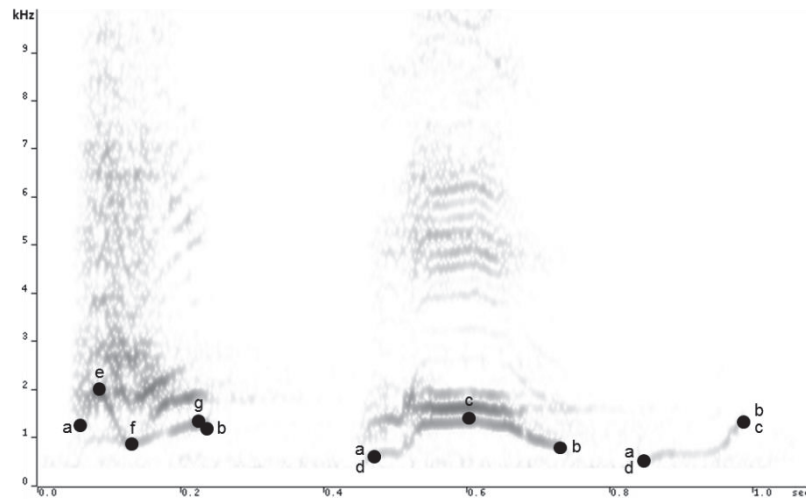


Figure 2. *C. cela* short song. Measures made on the four notes of the typical song sequence (numbered 1 to 4 below the figure). a: beginning frequency (Fbeg); b: end frequency (Fend); c: maximal frequency (Fmax); d: minimum frequency (Fmin); e: frequency at the first inflexion point (Finfl1); f: frequency at the second inflexion point (Finfl2); g: Frequency at the third inflexion point (Finfl3).

We also measured the following temporal parameters: duration of each note (XTtot 2, 3, 4), timing of the three inflection points of the first note (TFinfle, f, g), timing of maximal and minimal frequencies (TFmax, TFmin) and total duration of the short song (Ttot). We also took frequency measurements on homologous points for each note of *C. haemorrhous*'s short songs and measured the temporal parameters (Fig. 3).

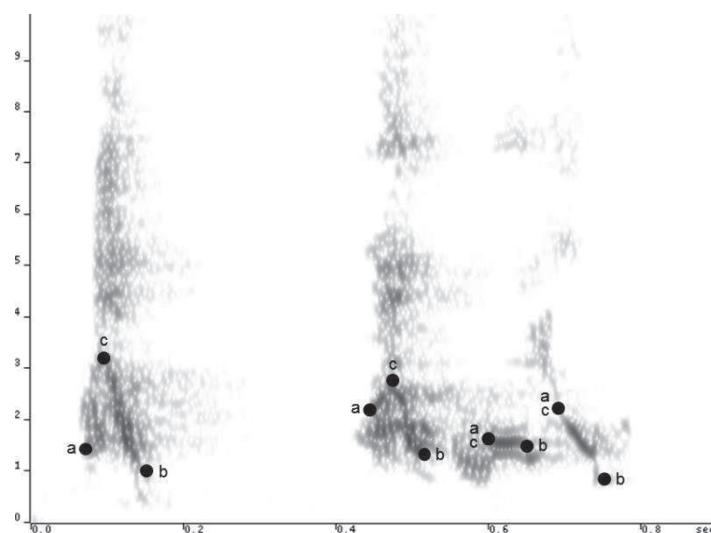


Figure 3. *C. haemorrhous* short song. Measures made on the four notes of the typical song sequence (numbered 1 to 4 below the figure). a: beginning frequency (Fbeg); b: end frequency (Fend); c: maximal frequency (Fmax).

Statistical analysis. We analysed the acoustic properties of *C. cela*'s and *C. haemorrhous*'s songs in relation to their locality of emission by a Partial Least Squares – Discriminant Analysis (PLS-DA [31]. We preferred this multivariate analysis to a Linear Discriminant Analysis [32] as the number of explanatory variables was nearly equal to or greater than the number of individuals [33]. The number of components required for each model was determined by cross-validation, based on the M-fold method with 10 groups and 20 repetitions [34]. The importance of each variable for discrimination of spatial sites was estimated by using VIP scores [35]. This is a weighted sum of squares of the PLS-weights, with the weights calculated from the amount of Y-variance of each PLS component. All statistical analyses were performed by using the R software [36] and the additional package 'mixOmics' [37].

RESULTS

Our results showed that each year the short songs of both species revealed local dialects. The dialects of male *Cacicus cela*'s short songs, recorded at different sites, clearly differed among years, for all sites considered. Figure 4 shows the example of dialect sonograms for successive years at the Tonnégrande locality.

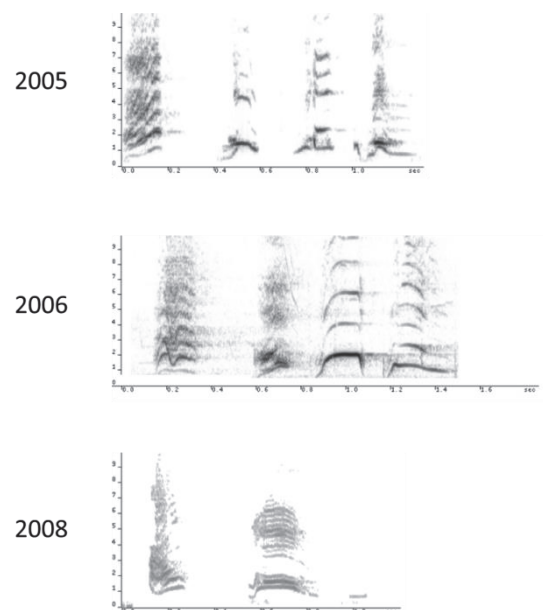
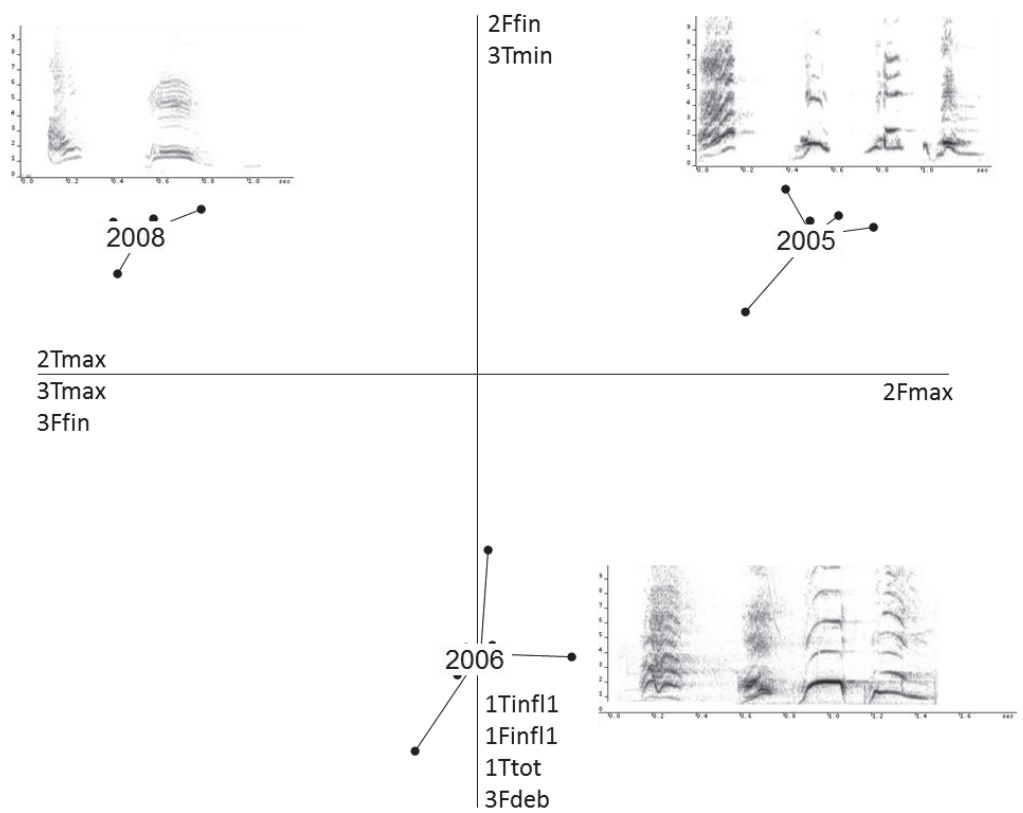


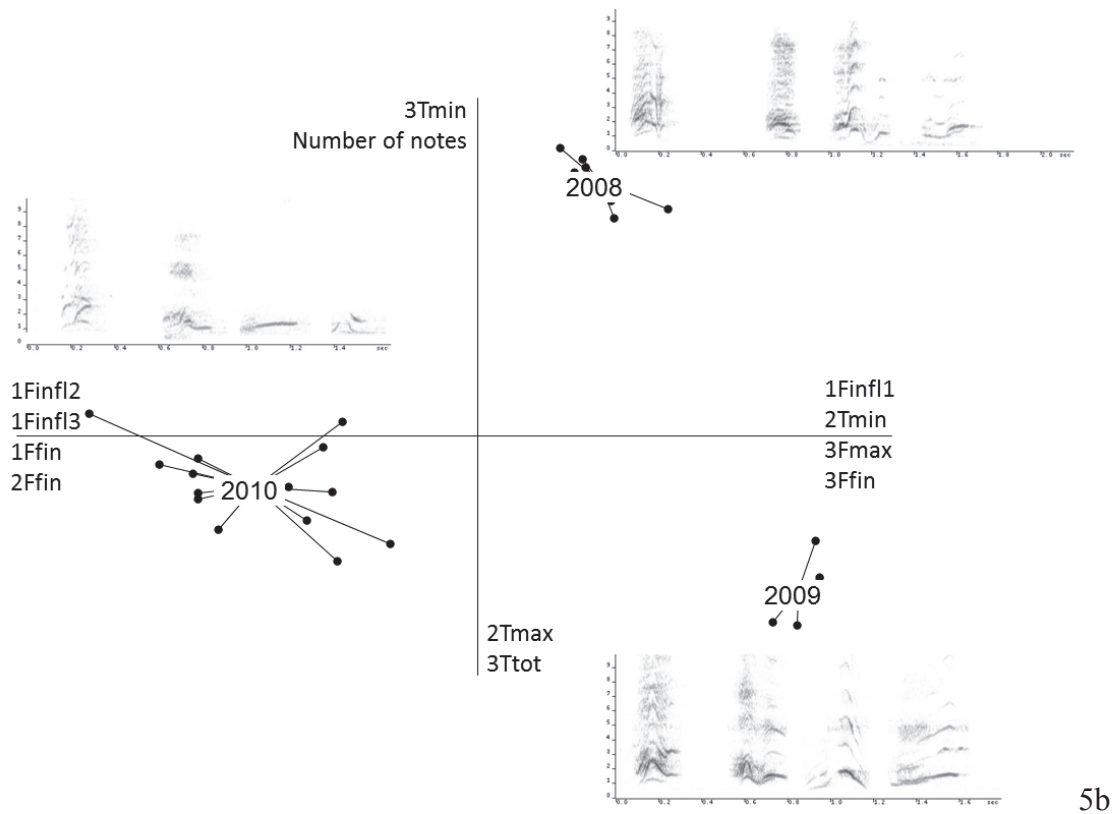
Figure 4. *C. cela*'s sonograms of the dialects on successive years at the Tonnégrande locality.

Many parameters present significant differences (note 1: frequency and timing at the first inflection point, duration of the first note; note 2: maximal and ending frequencies, timing of the maximal frequency; note 3: beginning and ending frequencies, timing of the maximal and minimal frequencies).

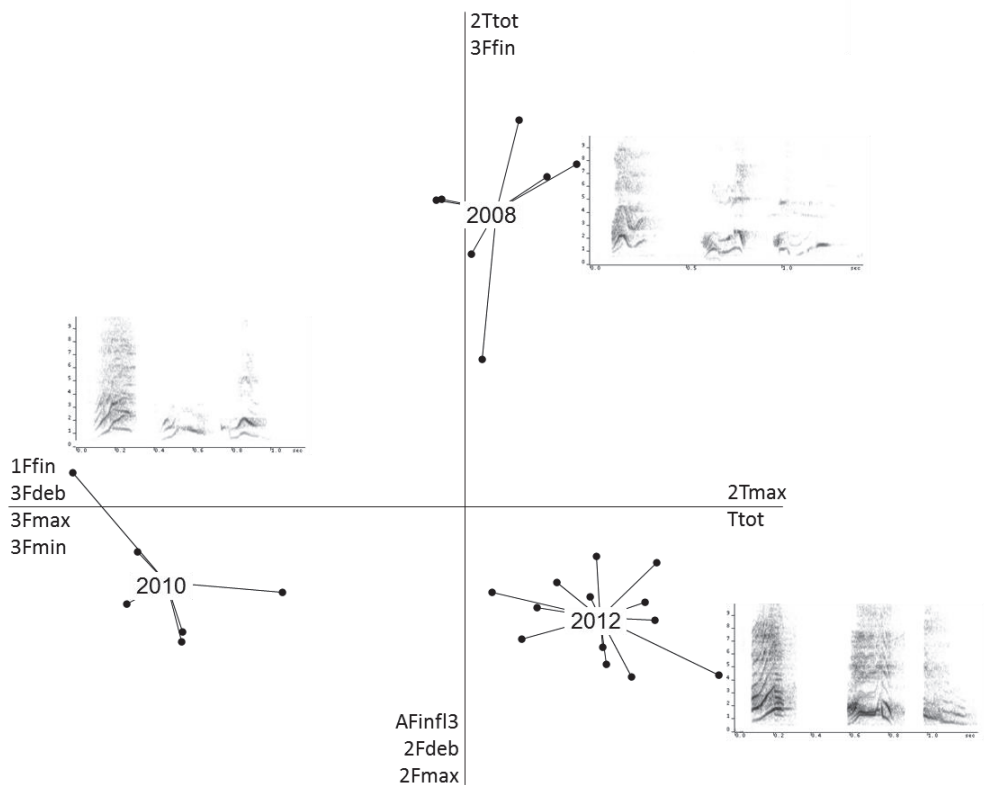
We present our detailed results for three sites: Tonnégrande, Village de Kaw and Régina, for which we have recordings for a maximum number of years (Fig. 5a, b, c).



5a



5b



5c

Figure 5a, b, c. *C. cela* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Each point represents a short song. Abbreviations on X and Y axes = acoustic parameters with VIP>1 (determinant in the differences observed). Parameter abbreviations are preceded by the measured notes' numbers. Location a = Tonnégrande, b = Village de Kaw, c = Régina.

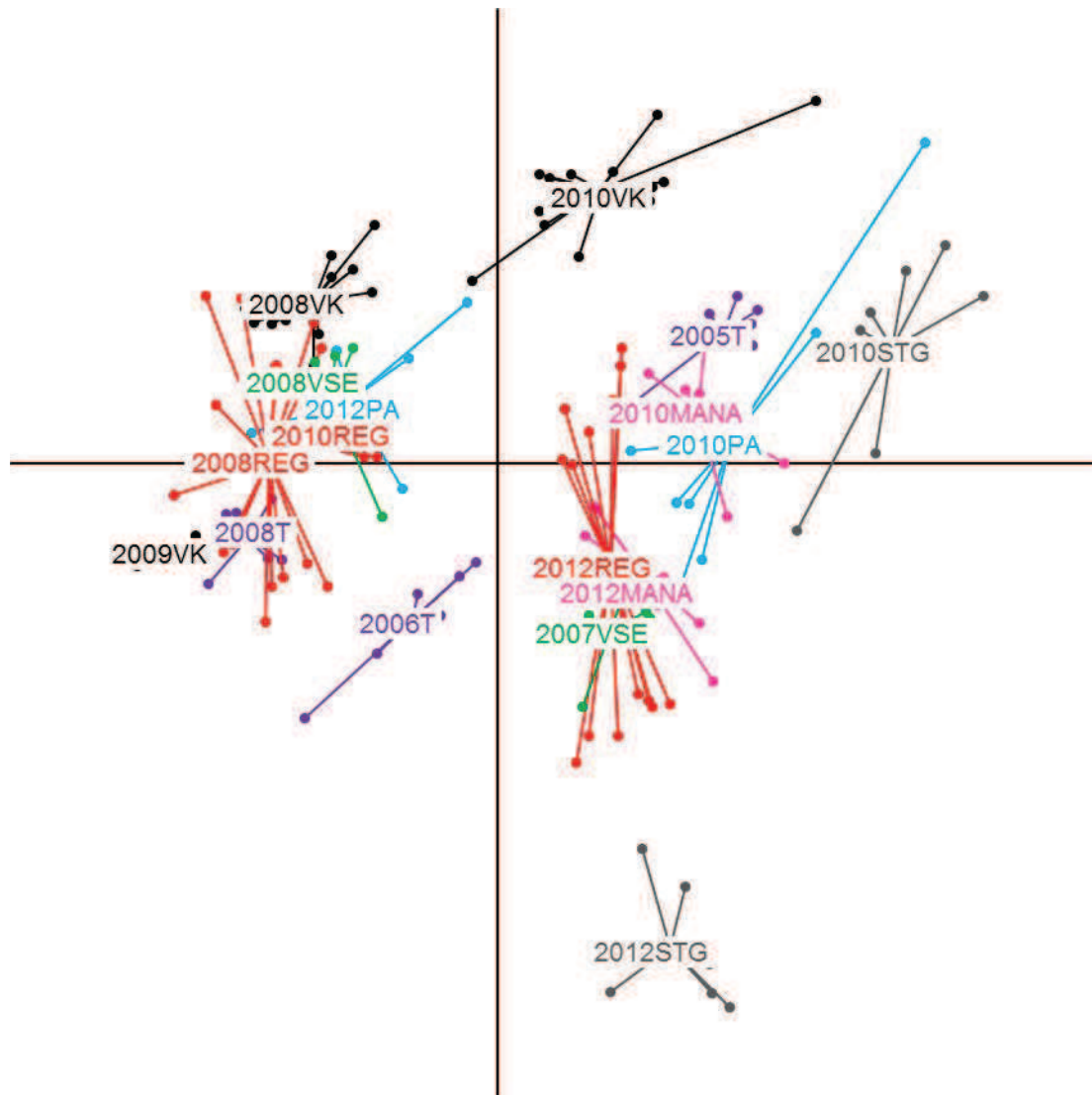
The changes observed in short songs concern many acoustic parameters but not always the same ones (Table 3).

Table 3: *C. cela* acoustic parameters implied in differences between groups (years) (i.e. VIP>1) ranked by order of importance according to their VIP scores.

Acoustic parameters implied in differences between years		
Mana	1Ttot	Ttot
	2Fmax	1Fbeg
	1Fend	Number of notes
	1Tinfl1	3Fmin
	1Finfl2	1Finfl3
	1Tinfl2	
Piste de l'anse	1Finfl2	2Fmax
	3Fend	3Ttot
	1Tinfl3	3Fmax
	1Ttot	1Tinfl2
	1Finfl3	3Tmin
	1Tinfl1	
Tonnégrande	1Finfl1	1Tinfl1
	1Ttot	3Tmax
	3Fbeg	3Fend
	2Fmax	3Tmin
	2Fend	2Tmax
Village de Kaw	3Tmin	1Finfl1
	2Tmax	2Fend
	3Ttot	1Finfl2
	1Finfl3	3Fend
	1Fend	Number of notes
	3Fmax	2Tmin
Régina	2Fmax	3Fend
	3Fmin	2Tmax
	Ttot	3Fbeg
	1Fend	1Finfl3
	3Fmax	2Ttot
	2Fbeg	
Village Saint Esprit	3Tmin	3Fbeg
	1Finfl1	1Finfl2
	2Tmax	3Tmax
	3Fend	2Fend
	1Tinfl1	1Ttot
	2Fmax	2Fbeg
3Fmax		
Saint Georges	3Ttot	2Tmax
	3Tmin	1Ttot
	1Finfl3	2Fmin
	2Fmax	1Finfl2
	3Fend	2Fend
	2Ttot	1Fend
3Fmax	2Fbeg	

A similar analysis questioned whether some dialects were simply found at other sites another year, for example whether the Stoupan 2008 dialect was emitted in Village de Kaw in 2009,

as if a whole group with a stable dialect had simply gone to another site, but no such pattern could be evidenced for all sites and years studied (supplementary material 1).



S1. *C. cela* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Numbers: years of recording; letters: abbreviated recording locations.

We also evidenced dialects in male *Cacicus haemorrhous*'s short songs each year and they differed among years at all the sites studied. Figure 6 shows their example of dialect sonograms for successive years at the Tonnégrande locality.

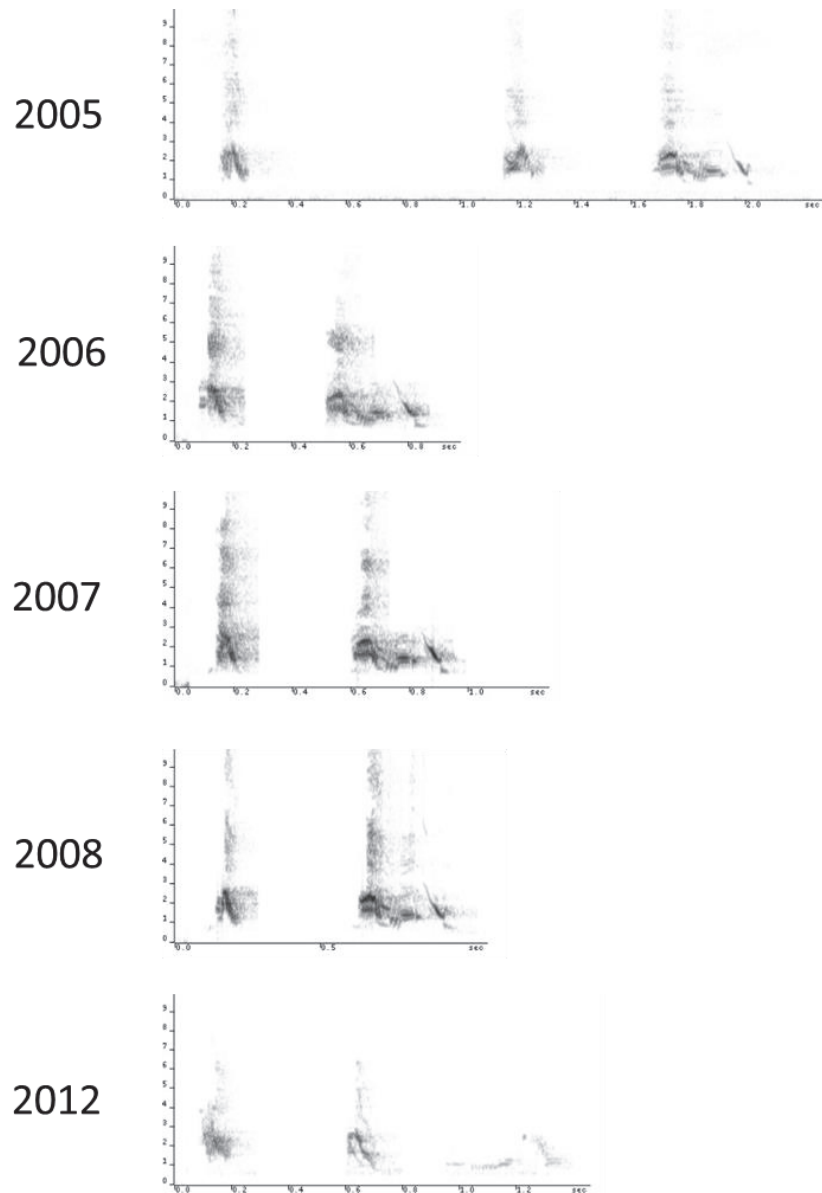
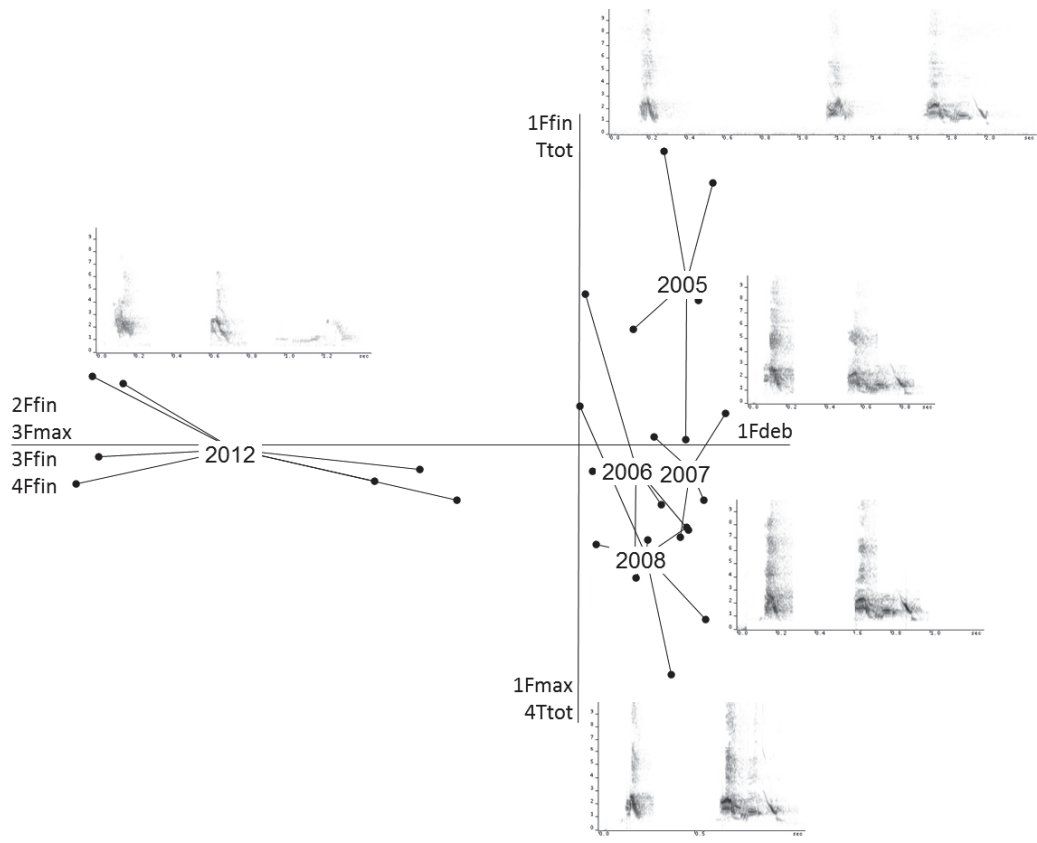
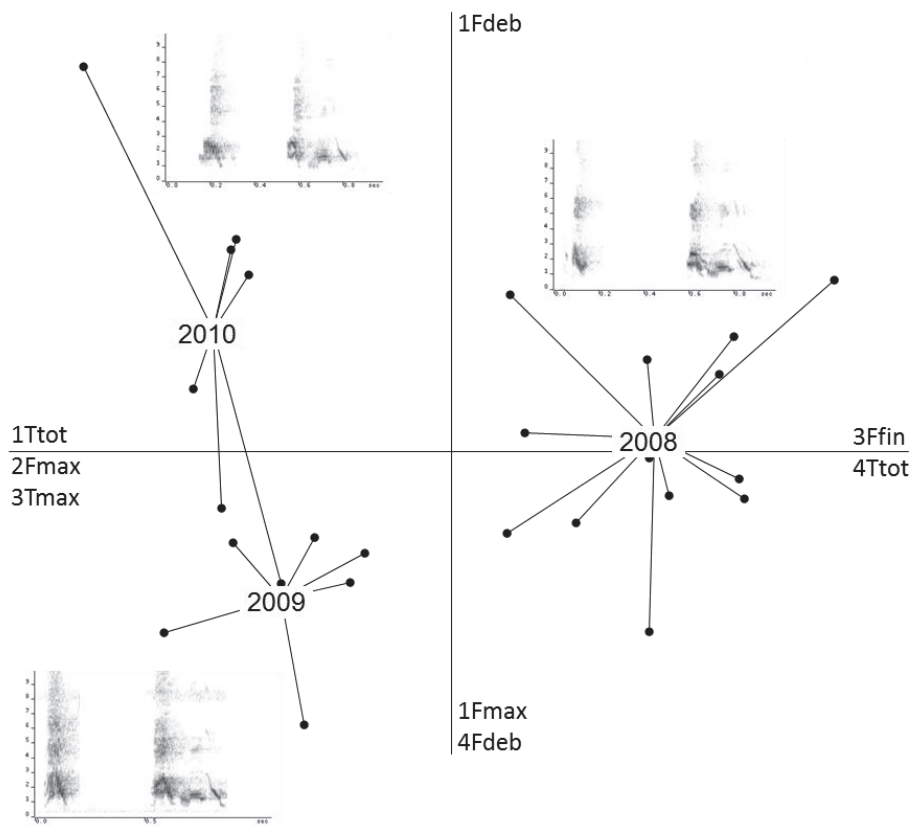


Figure 6. *C. haemorrhous*'s sonograms of the dialects on successive years at the Tonnégrande locality.

Many parameters present significant differences (note 1: maximal and ending frequencies; note 2: ending frequency; note 3: maximal and ending frequencies; note 4: ending frequency and total duration). However, differences seem somewhat less contrasted than for *C. cela* (Fig. 7a, 7b, 7c, 7d).



7a



7b

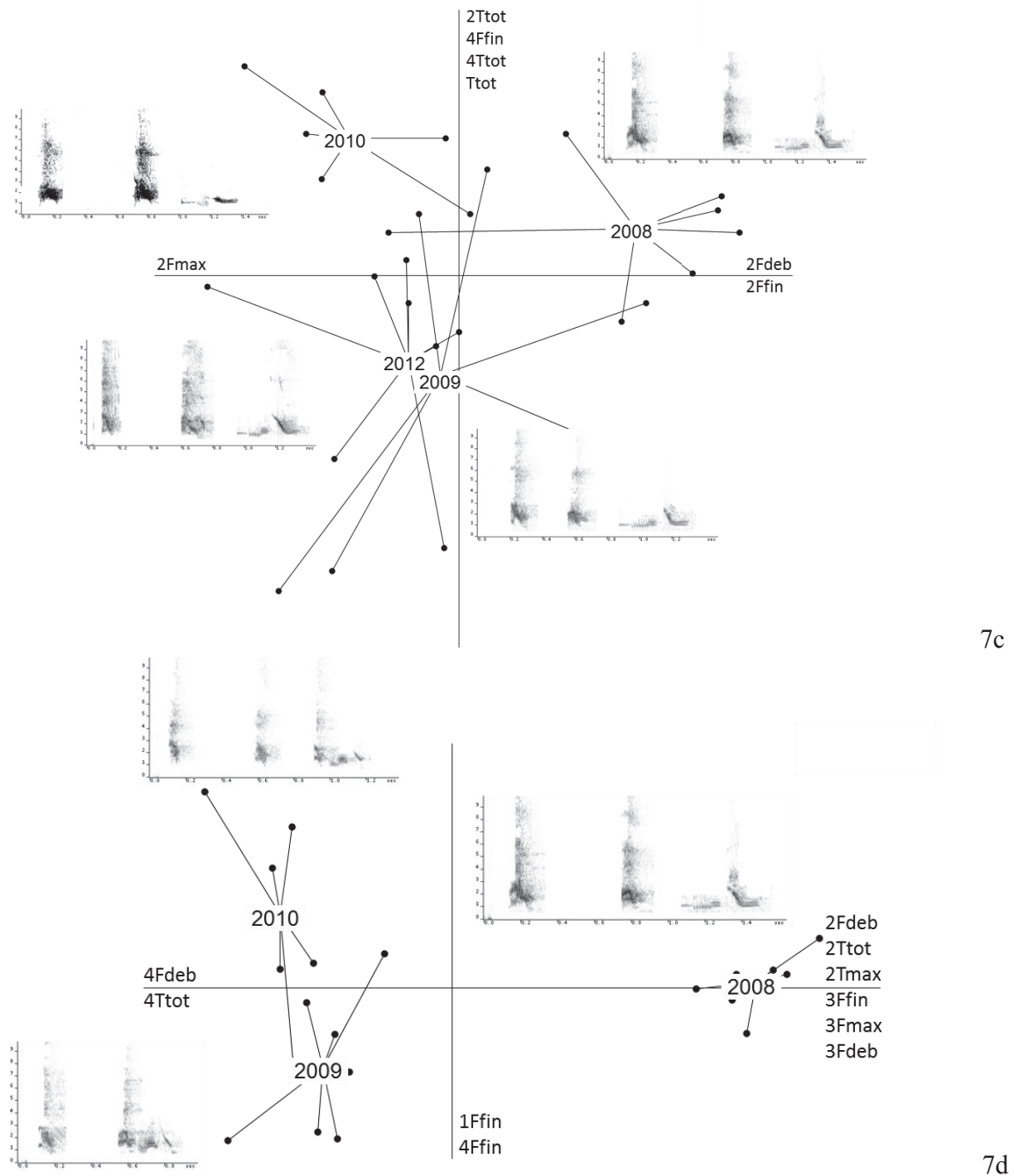
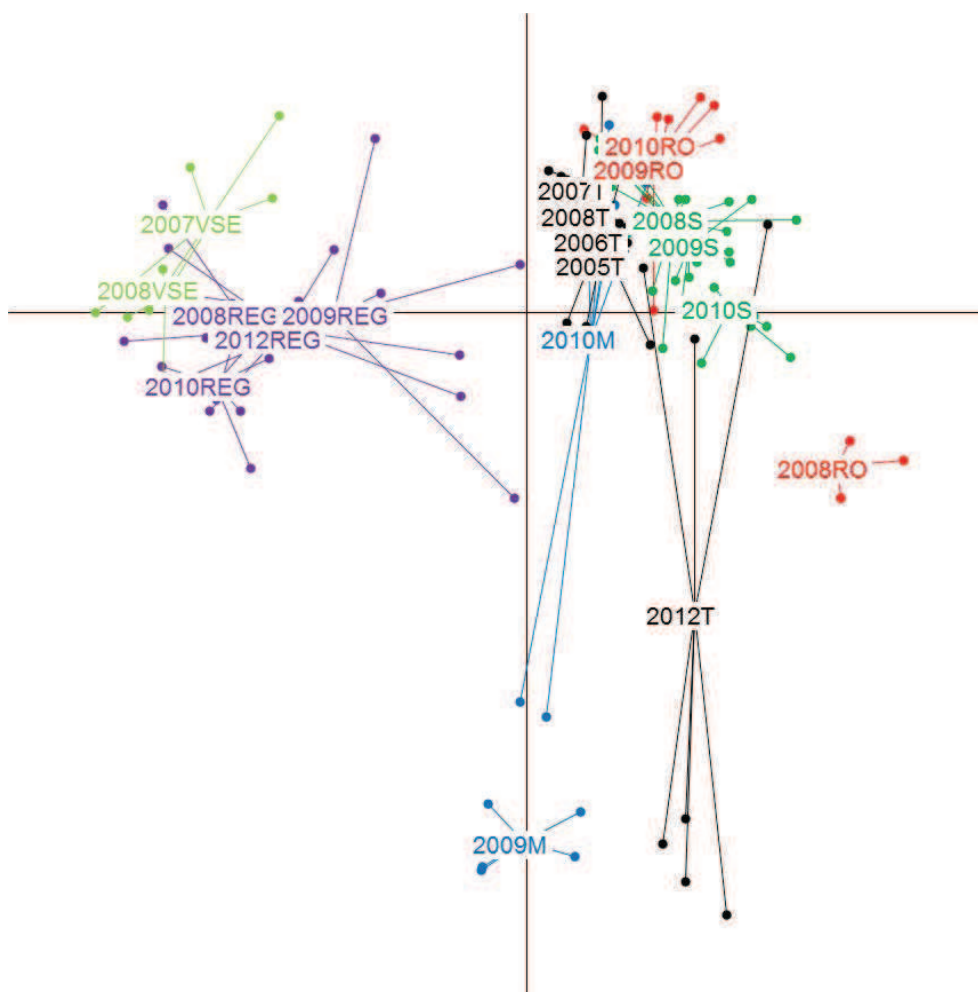


Figure 7a, b, c, d. *C. haemorrhous* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Each point represents a short song. Abbreviations on X and Y axes = acoustic parameters with VIP>1 (determinant in the differences observed). Parameter abbreviations are preceded by the measured notes' numbers. Location a = Tonnégrande, b = Stoupan, c = Régina, d = Roura.

The dialects recorded at Régina in 2009 and 2012 are quite similar; however, recordings revealed stronger differences between 2008, 2009 and 2010 (Fig. 7c). Similarly recordings

made at Roura presented differences between 2008 and 2009 and between 2008 and 2010 (Fig. 7d), and the dialectal variants' recordings made at Tonnégrande presented less marked differences between 2006 and 2008 than between 2005 and 2012 (Fig. 7a). Nevertheless, although differences were lesser in this species we never found exactly the same variants twice at any of the sites studied.

As for *C. cela*, we could not identify any particular song parameters that could characterize any of the dialect. Acoustic features also changed from year to year for a given site (Table 4). A similar analysis questioned whether some dialects were simply found at another site another year, for example whether the Stoupan 2008 dialect was emitted at Village de Kaw in 2009, as if a group with a stable dialect had simply gone to another site, but no such pattern could be evidenced for all sites and years studied (supplementary material 2).



S2. *C. haemorrhous* short songs. Two-dimensional PLS-DA graph of songs. Numbers: years of recording; letters: abbreviated recording locations.

DISCUSSION

We evidence here different dialectal patterns in short songs of both *C. cela* and *C. haemorrhous* males at different localities, and these dialects differed from year to year at all sites studied. However the differences between years in *C. haemorrhous*'s short songs are sometimes less contrasted than in *C. cela*'s, as far as we can directly compare these songs showing global similarities (short series of notes) but also structural differences between the two species (notably the detailed structure of end notes is more complex and variable in *C. cela*). But we never found exactly the same variants twice at any of the sites studied, so a more or less important annual variation seems to be the general rule in both species. The possible role of vocal plasticity versus social dynamics in the apparent lower amplitude of vocal variations in *C. haemorrhous* remains an open question.

As these birds were not banded we had no possibility to know whether the same individuals were recorded each year or whether other groups nested exactly at the same colony site. Although no information concerning dispersion is available (e.g. either juvenile dispersion or male versus female dispersal), these birds are known to usually return regularly to the same trees for breeding [29]. This faithfulness to nesting sites suggests a rather high stability of colonies across years and supports our suggestion that colonies as a whole do not typically migrate from a site to another, distant one.

The apparent differences in range of variations between the two species could be due to specific differences in vocal abilities. Notably, *C. haemorrhous*'s complete vocal repertoire is not as wide as *C. cela*'s. *C. cela*'s courtship song is more diversified and includes species mimicry and excellent imitations of diverse sounds of the environment. This species gives good imitation performances when emitting courtship songs, suggesting high vocal plasticity, and this ability is possibly expressed also by the relatively higher variability of their short songs.

At most of the localities studied, rapid changes were observed in the short song dialects of both species. These changes concern many acoustic parameters but not always the same ones, so environmental conditions or habitat cannot explain the changes in the acoustic structure, as would be the case if we observed a global uniform change in song frequencies or duration. We observed new song variants every year at the same period of the year and in the same context (breeding season), but changes could probably occur on a less than yearly basis (Feekes [29] observed progressive vocal drift over a period of only several months at *C. cela* nesting colony sites). Many songbird species present rapid changes (bobolinks [38], nightingales [39], village indigo birds [40], galahs [41]) attributed to cultural evolution and transfer rather than genetic drift. Hence differences may occur in the acoustic structure of specific song types, driven by copy inaccuracy, improvisation or rearrangement of existing song units [10], [12], [42]. Another possibility is that rapid convergence could act as an affiliative signal. Scarl and Bradbury [41] demonstrated that galahs can change their call structures extremely rapidly (within 3 minutes) to match broadcast vocal stimuli. Convergence was observed during learning of contact calls by budgerigars [43]. This may be a way for birds to mediate interactions with individuals of different origins [41]. Both *Cacicus* species studied here gather at night in roosts and potentially interact with conspecifics from other colonies. One can therefore imagine that individuals from one particular colony have to adjust their short songs at colony sites quite regularly in order to maintain a group identity (“password”, signature) in other contexts.

In the present study, we hypothesized that if yellow-rumped caciques’ and red-rumped caciques’ dialects have a social adaptation function, song dialects should change rapidly. Our results that demonstrate that changes occur at least on a year to year basis support the social adaptation hypothesis. We consider that our results do not support the “local adaptation” hypothesis predicting that females select males that produce local songs, because the short

song is not a sexual song specially directed towards females during male courtship. Moreover, this hypothesis implies a long-term temporal stability of song structures as local songs are preferred to more divergent songs [5]. Our results suggest that these caciques probably learn their male short songs after dispersal and keep the capability to learn these social vocalisations well after reaching maturity and adjust to the continuous drift of colonial dialects.

REFERENCES

- [1] P. Marler, M. Tamura: Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146:1483-1486, doi:10.1126/science.146.3650.1483, 1964.
- [2] P. C. Munding: Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: *Acoustic communication in birds*, D. E. Kroodsma & E.H. Miller eds, 147-208. Academic Press, New York, 1982.
- [3] R. Riesch, J. K. B. Ford, F. Thomsen: Stability and group specificity of stereotyped whistles in resident killer whales, *Orcinus orca*, off British Columbia. *Animal Behaviour* 71:79-91, 2006.
- [4] G. Chilton, M.R. Lein : Long-term changes in songs and song dialect boundaries of Puget Sound white-crowned sparrows. *The Condor* 98:567-580, doi:10.2307/1369569, 1996.
- [5] E. Goodale, J. Podos: Persistence of song types in Darwin's finches, *Geospiza fortis*, over four decades. *Biology Letters* 6:589-592, doi:10.1098/rsbl.2010.0165, 2010.
- [6] H. Harbison, D.A. Nelson, T. P. Hahn: Long-term persistence of song dialects in the mountain white-crowned sparrow. *The Condor* 101:133-148, doi:10.2307/1370454, 1999.
- [7] J. M. Trainer: Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *The Auk* 100:568-582, 1983.

- [8] M. Baker, D. Gammon: Persistence and change of vocal signals in natural populations of chickadees: annual sampling of the gargle call over eight seasons. *Behaviour*, 143:1473-1509, doi:10.1163/156853906779366991, 2006.
- [9] S. A. Ince, P. J. B. Slater, C. Weismann: Changes with Time in the Songs of a Population of Chaffinches. *The Condor* 82:285, doi:10.2307/1367393, 1980.
- [10] R. B. Payne: Song traditions in indigo buntings: origin, improvisation, dispersal, and extinction in cultural evolution. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, p. 198-220, 1996.
- [11] M. Adret-Hausberger: Temporal dynamics of dialects in the whistled songs of starlings. *Ethology* 71:140–152, doi:10.1111/j.1439-0310.1986.tb00579.x, 1986.
- [12] D. A. Nelson, K. I. Hallberg, J. A. Soha: Cultural evolution of Puget Sound white-crowned sparrow song Dialects. *Ethology* 110:879-908, doi:10.1111/j.1439-0310.2004.01025.x, 2004.
- [13] P. Marler, M. Tamura: Song « Dialects » in three populations of white-crowned sparrows. *The Condor*, 64, 368-377, 1962. doi:10.2307/1365545, 1962.
- [14] R. B. Payne: Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: *Natural selection and social behaviour, research and new theories*. R. D. Alexander, D. W. Tinkle eds., p. 108-120. Chiron Press, New York, 1981.
- [15] J. Podos, P. S. Warren: The evolution of geographic variation in birdsong. In: *Advances in the Study of Behavior* 37:403-458). Academic Press, 2007.
- [16] P. J. B. Slater: White rats and general theories. *Behavioral and Brain Sciences* 8:115-116, doi:10.1017/S0140525X00019944, 1985.
- [17] P. J. B. Slater: The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology & Evolution*, 1: 94-97, doi:10.1016/0169-5347(86)90032-7, 1986.

- [18] P. J. B. Slater: Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology & Evolution*, 1:19-46, doi:10.1080/08927014.1989.9525529, 1989.
- [19] R. J. Andrew: Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science* 137:585-589, 1962.
- [20] P. J. B. Slater, F. A. Clements, D. J. Goodfellow : Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects. *Behaviour*, 88, 76-97, doi:10.1163/156853984X00498, 1984.
- [21] F. Feekes: Colony specific song in *Cacicus cela* (Icteridae, Aves). The password hypothesis. *Ardea* 65:197-202, 1977.
- [22] S. I. Rothstein, R. C. Fleischer: Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. *The Condor* 89:1, doi:10.2307/1368756, 1987.
- [23] P. S. Warren, D. Nelson: Geographic variation and dialects in songs of the bronzed cowbird (*Molothrus aeneus*). *The Auk* 119:349-361, doi:10.1642/0004-8038(2002)119[0349:GVADIS]2.0.CO;2, 2002.
- [24] F. Feekes: Song mimesis within colonies of *Cacicus c. cela* (Icteridae, Aves). A colonial password? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 58 :119-152, doi:10.1111/j.1439-0310.1982.tb00312.x, 1982.
- [25] D. W. Leger, D. J. Mountjoy, D. A. Nelson: Geographic variation in song of the bright-rumped attila (Tyrannidae: *Attila spadiceus*): Implications for species status. *The Auk* 120:69-74, doi:10.1642/0004-8038(2003)120[0069:GVISOT]2.0.CO;2, 2003.
- [26] J. M. Trainer: Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama. *Ethology* 80:190-204, doi:10.1111/j.1439-0310.1989.tb00739.x, 1989.
- [27] O. Tostain, J. L. Dujardin, C. Erard, J. M. Thiollay: Oiseaux de Guyane. The birds of French Guyana. Société d'études ornithologiques, Paris, 1992.

- [28] A. Jaramillo, P. Burke: New world blackbirds. The icterids. Cristopher Helm A&C Black, London, 1999.
- [29] F. Feekes: Biology and colonial organization of two sympatric caciques, *Cacicus c. cela* and *Cacicus h. haemorrhous* (Icteridae, Aves) in Suriname. *Ardea* 69:83-107, 1981.
- [30] J.-P. Richard: Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics* 3:45-60, doi:10.1080/09524622.1991.9753156, 1991.
- [31] M. Barker, W. Rayens: Partial least squares for discrimination. *Journal of Chemometrics* 17:166-173, doi:10.1002/cem.785, 2003.
- [32] R. A. Fisher: The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics* 7:179-188, doi:10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x, 1936.
- [33] J. J. Jansen, S. Smit, H. C. Hoefsloot, A. K. Smilde: The photographer and the greenhouse: how to analyse plant metabolomics data. *Phytochemical Analysis* 21:48-60, doi:10.1002/pca.1181, 2010.
- [34] P. Geladi, B. R. Kowalski: Partial least-squares regression: a tutorial. *Analytica Chimica Acta* 185:117, doi:10.1016/0003-2670(86)80028-9, 1986.
- [35] S. Wold, M. Sjöström, L. Eriksson: PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 58 :109-130, doi:10.1016/S0169-7439(01)00155-1, 2001.
- [36] R Development Core Team: R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012.
- [37] S. Dejean, I. Gonzalez, K.-A. Le Cao: mixOmics: Omics Data Integration Project, R package version 4.0-2, 2012.
- [38] M. Avery, L. W. Oring: Song dialects in the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *The Condor* 79:113, doi:10.2307/1367538, 1977.

[39] J. Sorjonen: Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). Behaviour 102:196-212, 1987.

[40] R. B. Payne: Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata* and *V. purpurascens* at Lochinvar National Park, Zambia. Zeitschrift für Tierpsychologie 70:144, 1985.

[41] J. C. Scarl, J. W. Bradbury: Rapid vocal convergence in an Australian cockatoo, the galah *Eolophus roseicapillus*. Animal Behavior 77:1019-1026, 2009.

[42] P. J. B. Slater, S. A. Ince: Cultural evolution in chaffinch song. Behaviour 71:146-166, 1979.

[43] S. M. Farabaugh: Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulates*): Evidence for social factors in the learning of contact calls. Journal of comparative psychology 108:81-92, 1994.

Chapitre 5 - Article 3

Hush-up and abbreviated song: reply of a songbird to unfamiliar social vocalisations

SYNTHESE DE L'ARTICLE 3

Questions : La capacité des oiseaux chanteurs à discriminer des dialectes familiers ou étrangers est bien documentée dans la littérature, mais aucune étude précise n'avait été menée chez les caciques. Cette étude vise à tester expérimentalement si les dialectes connus chez les *C. cela* sont effectivement discriminés par les individus des colonies de nidifications, condition nécessaire à une possible fonction sociale des dialectes.

Méthodes : Nous avons testé sur le terrain en octobre-novembre 2012, auprès de cinq colonies de nidification de *C. cela* réparties à travers la Guyane française, la réaction vocale des caciques à la diffusion de chants courts familiers ou étrangers (enregistrés à différentes distances de la colonie-cible). Nous avons analysé la production vocale globale et la fréquence d'émission de différentes vocalisations avant et après la diffusion des chants courts enregistrés.

Résultats : Après l'audition de chants courts étrangers, les oiseaux ont immédiatement diminué leur production vocale ; après un délai de 60 secondes ils ont augmenté leur production de la seule première note du chant court, qui est typique et qui est la moins variable.

Conclusions : Les *C. cela* guyanais discriminent les chants courts familiers des étrangers, comme le montrent clairement leurs réactions vocales différentes. Les oiseaux répondent au dialecte étranger par le même type de chant mais sous une forme abrégée, ce qui suggère que les oiseaux résidents tentent d'engager un échange vocal non-agressif. Ceci conforte l'hypothèse d'une fonction d'adaptation sociale des dialectes du chant court de *C. cela*.

HUSH UP AND ABBREVIATED SONG: REPLY OF A SONGBIRD TO UNFAMILIAR SOCIAL VOCALISATIONS

Hélène Thieltges¹, Laurence Henry², Pierre Deleporte¹

¹ UMR CNRS 6552 *Ethologie Animale et Humaine*, Université de Rennes 1, Station biologique, 35380 Paimpont, France

² UMR CNRS 6552 *Ethologie Animale et Humaine*, Université de Rennes 1, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France

* Author for correspondence (laurence.henry@univ-rennes1.fr)

ABSTRACT

The ability of songbirds to discriminate between local versus stranger dialects is well documented. Most of studies showed that birds responded more to local dialects than to stranger ones. We tested the perception of different song variants in the yellow-rumped cacique (*Cacicus cela cela*), a colonial species that shows dialects in a short song having a social function. In the field (French Guyana), we played back at nesting colony sites short songs of three different classes according to their distance of recording: ‘colonial’ (song recorded in the same colony), ‘local’ (recorded in a moderately distant colony) and ‘distant’ (recorded in a far distant colony). Colony yellow-rumped caciques discriminated familiar short songs from stranger ones, as clearly shown by their differential vocal reaction. After hearing stranger short songs, the birds immediately decreased their vocal production; after a delay they seemed to increase their emissions of only the typical, less variable first note of the short song. The stranger dialect was thus answered with the same song type but on an abbreviated mode, which suggests that the resident birds are engaging in a non-aggressive, tentative vocal exchange.

INTRODUCTION

Dialectal patterns of vocalizations are a widespread phenomenon observed in a variety of species of higher vertebrates from birds to mammals including human [1,2]. Vocal sharing among animals that live in the same area leads to a sono-social organization. If this particular repartition in space is socially relevant, animals have to be able to discriminate among different vocal variants. In birds, many studies tried to establish whether birds are able of discrimination based on vocal signals. Playback experiments are an important technique for testing the behavioral significance of acoustic variants to listening individuals [3]. Numerous studies of oscine songbirds have compared the responses of territorial males to playbacks of songs from their own local dialect vs. those from foreign ones (reviewed in [4]), [5,6]. These studies have generally found that male songbirds respond strongly and aggressively to songs from their own dialect and weakly to those from foreign dialects, although some exceptions have been noted (e.g. [5,6]). Non territorial birds living in social groups often use specific vocalizations to facilitate group formation [7]. This is the case in yellow-rumped caciques *Cacicus cela cela* where males possess, in addition to the courtship song, contact calls and alarm calls, an extra short song dedicated to male-male communication. In contrast to territorial species, no aggressive behavior is observed between males in this species. Birds from several colonies even gather daily at regular collective roosts at night and disperse at dawn [8]. In French Guiana, *C. cela* show local dialects in their short songs (composed of 3 to 5 notes) exchanged between males [8,9]. Both spatial distribution and temporal evolution of local dialects have been analyzed, while juvenile dispersion or erratism are not documented. In this paper, we present the results of a field playback experiment testing the vocal responses at *C. cela* nesting colonies. We analyzed the vocal responses to the hearing of short songs recently recorded from: (i) the same colony ('colonial' song), (ii) a moderately distant colony ('local' song) and (iii) a far distant colony ('distant' song). We expected that male *C. cela*

would discriminate between the three types of stimuli presented and show a stronger reaction in response to the most local songs (i.e. the familiar ones). Otherwise, according to the sociality of the species, we expected to observe little or no aggressive behaviors in response to the different playbacks. We had no particular prediction for possible more specific behavioral reactions.

METHODS

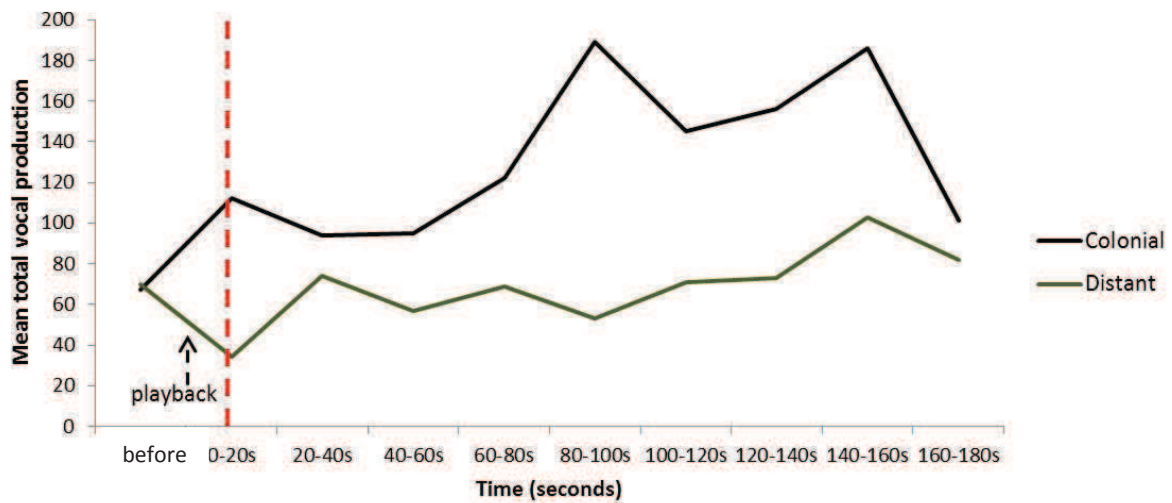
We conducted playback experiments in 5 colonies of yellow-rumped caciques in French Guiana (mean number of nests per colony = 24, min=6, max=60), from October to November 2012 (peak of breeding season), and between 6:15h and 9:00h a.m. (i.e. during the daily period of maximal vocal activity at the colonies). For playback stimuli we used short songs recorded from male yellow-rumped caciques in French Guiana a few days before the experiments. A playback session consisted of casting a series of three identical short songs separated by 5 seconds of silence, i.e. a vocal sequence standing within the timing range of spontaneous bouts of short songs. Each playback session was started 15 minutes after the end of the previous session. For each colony, stimuli from the three categories (colonial, local and distant) were casted successively in random sequence (ESM 1).

ESM 1: Distances of origin relatively to the target colony for short song recordings used as stimuli in the playback experiments (km).

	Stimuli “ local “	Stimuli “ distant “
Colony 1	84.409	299.832
Colony 2	25.507	206.057
Colony 3	84.409	315.682
Colony 4	5.402	148.855
Colony 5	21.946	168.696

Colonial short songs had been recorded at the same colony, local ones were recorded from a moderately distant colony (mean=44km away, min=5km, max=84km) and distant ones from a remotely distant colony (mean=228km, min=149km, max=316km). As the distances were too

heterogeneous for the local stimuli we analysed the responses only when the stimuli colonial and distant were broadcast. Stimuli were broadcast from a laptop Dell (Latitude E4310) connected to a speaker amplifier (Sony SRS 77G loudspeaker) via a coaxial cable. The laptop was placed on the floor 20 meters away from the colonies and the speaker was placed on a 1.50m high stable tripod 3 meters away from the colony tree. To make experimental conditions as similar as possible, we ensured that (a) no alarm call occurred during the 2 minutes prior to the beginning of each playback experiment, (b) no short song occurred during the 30 seconds before trials and (c) the ambient noise was low. Vocalizations were recorded using a digital sound recorder Marantz PMD670 (MPEG, 44.1, 16 Bit) and an omnidirectional mono stick microphone with a 65cm-diameter directional parabola, the recording being continuous from 10 minutes before each playback session to 3 minutes after its end. All recordings were analyzed by using a PC with the customized ANA sound analysis software [10]. Sonograms were made with Fast Fourier Transformation (FFT) using a 256-point Hanning window and a 128-point step. Sampling frequency was 22 kHz and pixel size 87Hz x 11.5ms. We counted the numbers of contact calls, syllables in the courtship song, short songs, first notes of the short song emitted alone (1S), and also the global vocal production (sum of all vocalizations emitted). We computed the vocalization rates (mean number of vocalizations per unit of time) for every minute of recording before playback and after playback and the change in vocalization rate (increase or decrease in vocalization rate relatively to the rate before playback). After playback, the vocalization rate measured every 20 seconds and cumulated for the experiment on all tested colonies showed two distinct reaction periods: a first one with a low vocalization rate, between 0 and 60 seconds, and a second one with an increased vocalization rate, between 60 and 100 seconds (ESM 2).



ESM 2: Total vocal production during the playback of colonial and distant stimuli, all colonies, per windows of 20 seconds. The mean before playback per 20 seconds is computed over 10 minutes recording before playback.

We performed on the time window 0-20s an Anova for repeated measurements with pairwise comparisons when necessary (fdr correction) using the two classes of stimuli song (colonial and distant). All the statistical analyses were performed with R [11].

RESULTS

We never observed movements of the birds toward or away from the loudspeaker, nor aggressive behavior during the experiments.

0-20s after playback

When hearing ‘colonial’ stimuli songs, birds increased their total vocal production whereas when hearing ‘distant’ stimuli songs they produced less vocalizations. The ANOVA for repeated measurements indicates that birds hearing ‘distant’ stimuli significantly decreased their vocalizations compared with birds hearing ‘colonial’ ones (Figure 1, $\chi^2=23.927$, $df=2$, $p<0.001$).

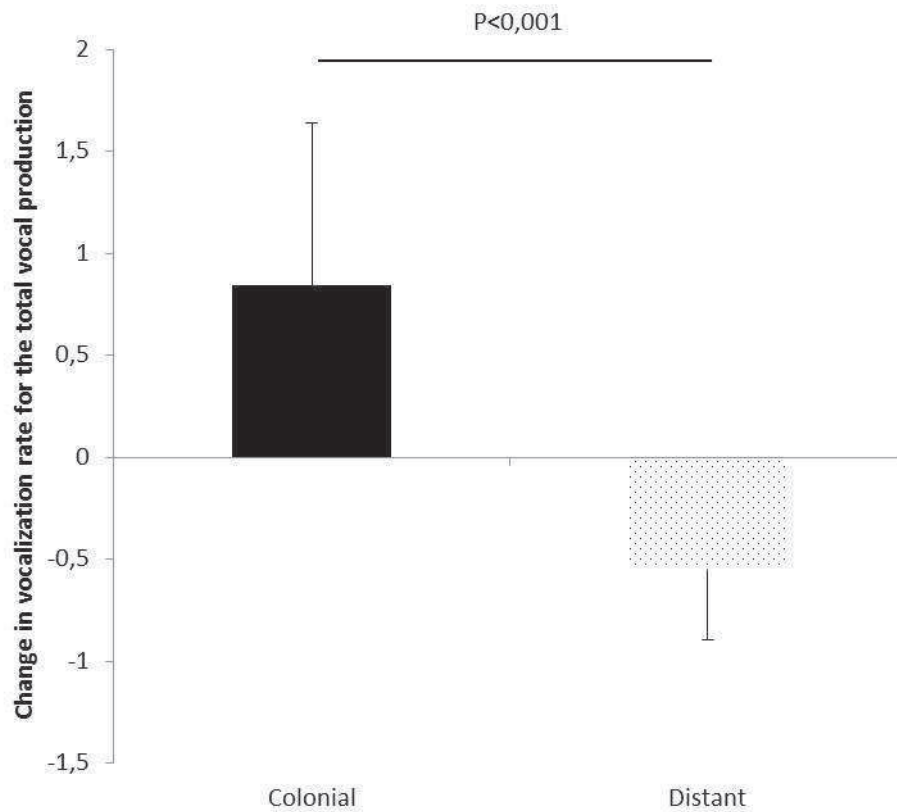


Figure 1: Change in vocalization rate for all vocalizations produced during the first 20 seconds after broadcast of the two types of stimuli: “colonial” and “distant”. p-value indicated is the result of the ANOVA for repeated measurements.

This decrease in note 1S is observed in all 5 colonies studied.

The ANOVA for repeated measurements indicates also that birds hearing ‘distant’ stimuli significantly decreased their 1S note compared with birds hearing ‘colonial’ ones (Figure 2, $\chi^2=5.9125$, $df=2$, $p=0.05$).

The pattern is observed in all 5 colonies studied when the stimuli “distant” was broadcast.

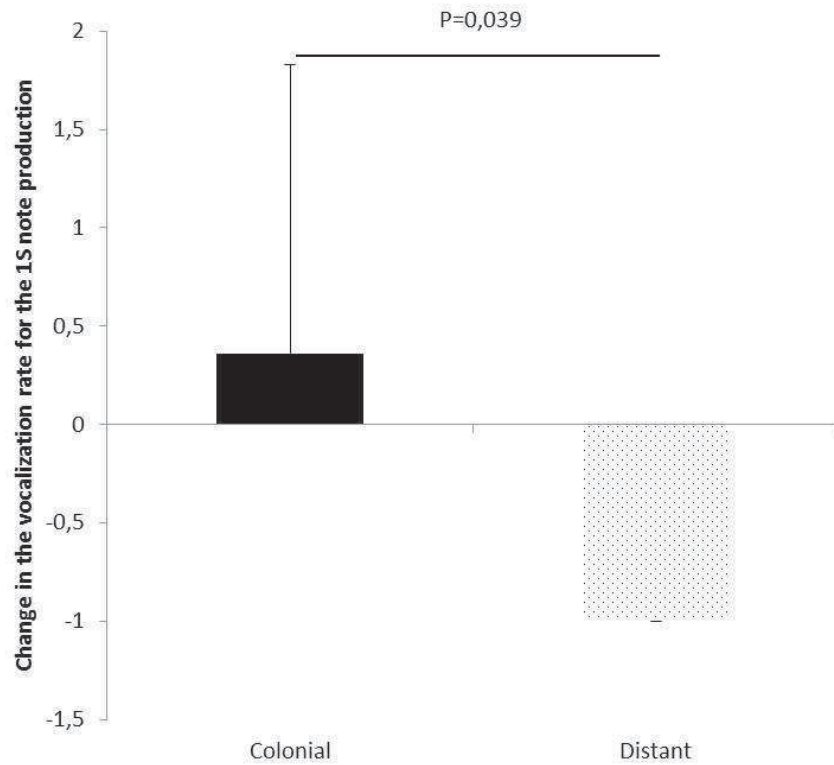


Figure 2: Change in vocalization rate for 1S note produced during the first 20 seconds after broadcast of the two types of stimuli: “colonial” and “distant”. p-value indicated is the result of the ANOVA for repeated measurements.

After 20 seconds

The same pattern is observed for the total vocal production (Figure 3).

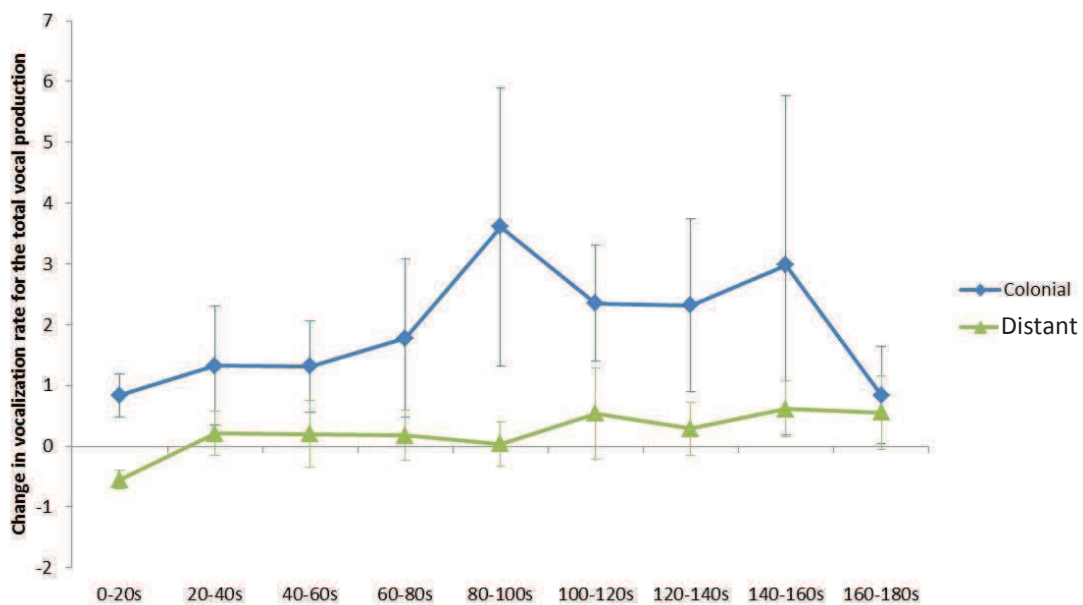


Figure 3: Change in vocalization rate for all vocalizations produced after broadcast of the two types of stimuli: “colonial” and “distant”.

But the pattern is different for the production of the note 1S (Figure 4).

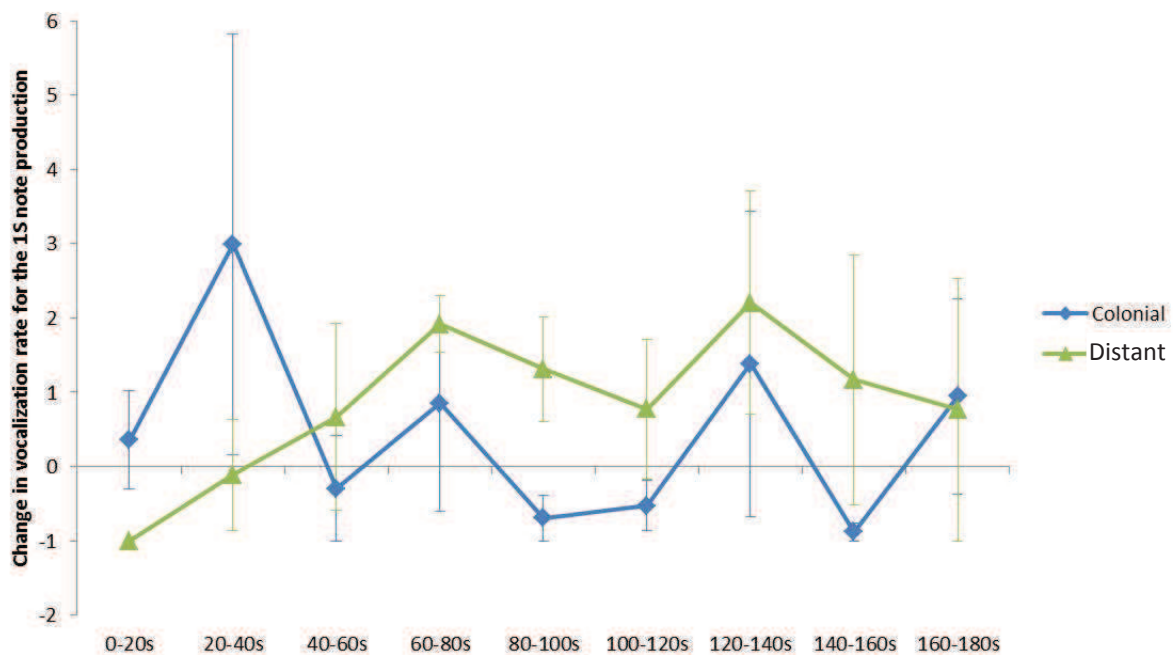


Figure 4: Change in vocalization rate for 1S note produced after broadcast of the two types of stimuli: “colonial” and “distant”.

After 40 seconds, it seems that the birds hearing distant short songs increased the production of the 1S note whereas after hearing colonial short songs they decreased their 1S production.

Broadcast of local stimuli

Vocal production reactions of the birds when hearing local stimuli seemed to be intermediary between when hearing colonial versus distant stimuli. However, no unique pattern was found in all 5 colonies, possibly due to the heterogeneity of the “local” stimuli category (they came from variable distances).

DISCUSSION

Yellow-rumped caciques discriminate familiar short songs from stranger short songs, as testified by their clearly differentiated vocal reactions to hearing a short bout of broadcast recordings. When hearing familiar ‘colonial’ short songs, the colony birds durably increased

their global vocal production. In striking contrast, when hearing stranger short songs the birds first decreased their vocal production and after a delay they seemed to increase the production of only the first note of the thus abbreviated short song. Birds never expressed aggressive behavior or alarm reactions in response to the playbacks.

As numerous bird species [4–6], these yellow-rumped caciques discriminated between different dialectal variants. The discrimination could be explained by the range of rough differences in the structures of the different short songs broadcasted. However, in a previous study we showed that there is no direct proportion between vocal distance measured on timing and frequency parameters and crude geographic distance for different colonial dialects. Hence the differences in reaction should rather be attributed to the differential familiarity of the birds with the various short songs used as stimuli. The ‘colonial’ dialectal variants are necessarily familiar to the colony birds; the far distant ones are very unlikely to have been ever heard in the recent past, and dialects are known to evolve rapidly [12].

A particularly original result of this study is the delay of reaction expressed by the birds when hearing 'distant' short songs. This can be interpreted as a surprise effect, as in female adult Campbell's monkeys hearing formerly used variants of contact calls rather than the current variant of the group [13] or in starlings where responses are delayed when hearing non familiar song types [14,15]. After this delay of reaction, male caciques increase their production of the first note of their short song emitted alone (abbreviated short song). This is the more stereotyped, less variable note of the song, while the final notes are the more dialectal-variable ones. This emission of a “hesitating”, abbreviated short song can be interpreted as a tentative engagement in communication with the simulated ‘stranger’ male emitting the unfamiliar song bout, or as a possible stimulation to make the stranger male repeat his short songs. Such emissions of only the 1S first note of the short song have repeatedly been heard at colonies in the field; hence this remarkable behavior is not an artifact

due to our experimental design. Dedicated playback experiments using 1S notes would help to further analyze the function of this behavior. Whatever the processes involved in this specific and delayed vocal reaction, no aggressive behavior was observed in response to any playback session. These findings document influences of social interactions on vocal development in males of a socially promiscuous species, namely vocal sharing of a colonial dialect involved in positive social interactions, a growing concern in recent studies of social vocal communication [16].

Acknowledgements

We thank Martine Hausberger for helpful suggestions, Ann Cloarec for English corrections and Maxime Hervé for his help in statistical analyses.

References

- 1 Labov, W. 1972 *Sociolinguistic patterns*. Oxford: Blackwell. [cited 2011 Oct. 5].
- 2 Chambers, J. K. 2003 *Sociolinguistic Theory: Linguistic Variation and Its Social Significance*. Wiley.
- 3 Falls, J. B. 1992 *Playback: a historical perspective*. Plenum. New York:
- 4 Petrinovich, L. & Patterson, T. L. 1981 The Responses of White-crowned Sparrows to Songs of Different Dialects and Subspecies. *Z. Für Tierpsychol.* **57**, 1–14. (doi:10.1111/j.1439-0310.1981.tb01309.x)
- 5 Baker, M. C. & Cunningham, M. A. 1985 The Biology of Bird-Song Dialects. *Behav. Brain Sci.* **8**, 85–100. (doi:10.1017/S0140525X00019750)
- 6 Nelson, D. A. 1998 Geographic variation in song of Gambel's White-Crowned Sparrow. *Behaviour* **135**, 321–342.
- 7 Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998 Principles of animal communication. *Behav. Ecol.* **12**, 283–286.
- 8 Feekes, F. 1981 Biology and colonial organization of two sympatric caciques, *Cacicus c. cela* and *Cacicus h. haemorrhous* (Icteridae, Aves) in Suriname. *Ardea* **69**, 83–107.
- 9 Feekes, F. 1977 Colony specific song in *Cacicus cela* (Icteridae, Aves). The password hypothesis. *Ardea* **65**, 197–202.
- 10 Richard, J.-P. 1991 Sound Analysis and Synthesis Using an Amiga Micro-Computer. *Bioacoustics* **3**, 45–60. (doi:10.1080/09524622.1991.9753156)
- 11 R Development Core Team 2012 R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- 12 Feekes, F. 1982 Song Mimesis within Colonies of *Cacicus c. cela* (Icteridae, Aves). A Colonial Password?1). *Z. Für Tierpsychol.* **58**, 119–152. (doi:10.1111/j.1439-0310.1982.tb00312.x)
- 13 Lemasson, A., Hausberger, M. & Zuberbühler, K. 2005 Socially Meaningful Vocal Plasticity in Adult Campbell's Monkeys (*Cercopithecus campbelli*). *J. Comp. Psychol.* **119**, 220–229.
- 14 Adret-Hausberger, M. 1982 Social influences on the whistled songs of starlings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **11**, 241–246. (doi:10.1007/BF00299300)
- 15 Hausberger, M., Forasté, M., Richard-Yris, M. A. & Nygren, C. 1997 Differential response of female starlings to shared and non shared song types. *Etologia* **5**, 31–38.
- 16 Snowdon, C. T. & Hausberger, M. 1997 *Social influences on vocal development*. Cambridge University Press.

CHAPITRE 6

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS



L'objectif de ce travail était d'étudier la plasticité vocale chez des oscines, comme contribution à l'étude de la mise en place, du maintien et de la fonction des dialectes chez les espèces sociales. Nous avons mené nos études sur le terrain en milieu équatorial, sur deux espèces de *Cacicus* guyanais à l'habitat similaire et aux caractéristiques sociales comparables. Si des données étaient disponibles dans la littérature pour le cacique cul-jaune *C. cela*, les connaissances sur le chant du cacique cul-rouge *C. haemorrhous* étaient très rudimentaires. Il fallait donc étudier les vocalisations les plus susceptibles de porter des dialectes.

6.1 Présence de dialectes de colonie dans les chants courts à fonction sociale

Nous avons mis en évidence la présence d'un chant court émis par les mâles chez les caciques cul-rouge et nous en avons donné la première description (chapitre 3 : article n°1). La présence possible d'un chant différent du chant de parade chez les caciques cul-rouge du Suriname n'avait été qu'évoquée par Feekes (1981). Ce chant existe bien et présente la même structure générale que celui déjà décrit chez les caciques cul-jaune (Feekes 1977, 1981).

Les deux espèces de caciques étudiées possèdent donc bel et bien deux chants bien distincts avec deux fonctions différentes. Un premier chant est émis avec une posture de parade, il est très long (souvent de plusieurs minutes chez les *C. cela*) et il est composé de divers motifs répétés. Ce chant est beaucoup plus riche chez les caciques cul-jaune qui y intègrent des imitations de bruits de l'environnement entre les motifs stéréotypés. Le deuxième chant est le « chant court », structurellement identique chez les deux espèces, c'est-à-dire composé de 3 à 5 notes, la première note étant toujours répétée chez les caciques cul-rouge et souvent répétée chez les caciques cul-jaune. Ce chant, qui n'est pas émis spécifiquement en direction des femelles, et qui n'est pas accompagné de la posture de parade, semble bien avoir une fonction de communication entre mâles. La présence de deux chants ayant deux structures et deux fonctions différentes a été décrite chez d'autres espèces d'oiseaux : le mainate religieux

(*Gracula religiosa* : Bertram 1970), le rufipenne morio (*Onychognathus morio* : Houdelier et al. 2012), la paruline à flancs marron (*Dendroica pensylvanica* : Kroodsma et al. 1989; Byers 1995, 1996a, 1996b), l'attila à croupion jaune (*Attila spadiceus* : Leger et al. 2003) et le bruant pentaligne (*Amphispiza quinquestriata* : Groschupf 1985). Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle ces deux espèces proches parentes, avec la même organisation sociale en promiscuité mâles-femelles et partageant le même habitat pour l'établissement de leurs colonies, présentent toutes deux des vocalisations à fonction sociale (Snowdon & Hausberger 1997).

Nos analyses de paramètres temporels et de fréquence des chants courts nous ont permis de décrire des dialectes chez les deux espèces étudiées (article n°1). Ces résultats confirment à nouveau notre hypothèse. Ces deux espèces, possédant la même structure sociale et partageant le même habitat, présentent toutes deux des dialectes dans leurs vocalisations de communication entre mâles. D'autres espèces d'oiseaux coloniaux possèdent des dialectes, c'est notamment le cas chez les cassican flûteurs (*Gymnorhina tibicen* : Brown & Farabaugh 1997) ou les étourneaux (*Sturnus vulgaris* : Hausberger & Guyomarc'h 1981; Hausberger 1997). Chez ces derniers, les dialectes sont aussi observés dans un sifflement court destiné à la communication intra spécifique.

La distribution spatiale des dialectes semble légèrement différente chez les caciques cul-rouge et cul-jaune. Nous avons identifié deux dialectes chez les caciques cul-rouge. Il est possible que des colonies intermédiaires n'aient pu être observées (les colonies forestières sont difficilement accessibles). Un grand nombre d'enregistrements n'ont pu entrer dans l'analyse en raison du trop faible nombre de mâles chanteurs différents ayant pu être enregistrés dans une même colonie. La répartition spatiale des dialectes chez cette espèce pourrait donc être affinée dans des études futures.

Les questions concernant la mise en place, le maintien et la fonction des dialectes ont été et sont toujours sources de nombreux débats (Marler & Tamura 1962; Payne 1981; Slater 1985, 1986, 1989; Podos & Warren 2007). Nous présenterons dans les parties suivantes les contributions de cette thèse à ces débats.

6.2 Mise en place et maintien des dialectes

Nous avons mis en évidence une variation temporelle rapide des dialectes chez les deux espèces de caciques étudiés (chapitre 4 : article n°2). Les changements concernent de nombreux paramètres acoustiques mais pas toujours les mêmes. Aucune corrélation n'a été observée entre les distances spatiales brutes et les structures acoustiques de ces chants. Nous ne favorisons donc pas le modèle historique postulant que la mise en place des dialectes résulte d'effets secondaires de l'apprentissage vocal dû à des erreurs de copies, ou à la colonisation de nouveaux habitats.

Feekes (1982) a décrit que les caciques cul-rouge étudiés au Suriname ne présentent pas de dialectes (mais aucune analyse n'a été décrite dans son article). Elle a interprété ce résultat en élaborant une hypothèse d'adaptation environnementale : les caciques cul-rouge qui colonisent plutôt les zones forestières n'auraient pas la possibilité de communiquer vocalement entre colonies dans ces milieux fermés. Cependant, nous doutons très fortement d'une corrélation possible entre l'habitat et les répertoires vocaux, puisque ces deux espèces de caciques établissent leurs colonies dans des arbres émergents isolés, que ce soit en forêt ou en savane boisée, et qu'il n'est pas rare de voir les deux espèces coloniser un même arbre en formant une colonie mixte, en Guyane comme au Suriname (Haverschmidt 1972; Feekes 1981). Cette hypothèse d'une différence environnementale influençant la présence de dialectes doit être écartée puisque nous montrons que les deux espèces présentent bien des dialectes, contrairement à ce que pensait Feekes.

Les changements de dialectes ont lieu chaque année et il semblerait même que ces variantes vocales apparaissent en moins d'un an comme le suggère Feekes (1981) sur la base d'observations suivies de colonies de *C. cela* sur plusieurs mois. Ces changements rapides sont fréquents chez les Oscines (goglu des prés *Dolichonyx oryzivorus* : Avery & Oring 1977; rossignol progné *Luscinia luscinia* : Sorjonen 1987; tisserins *Vidua* : Payne 1985). Ce prérequis est nécessaire à l'hypothèse d'adaptation sociale formulée par Payne (1981) et va à l'encontre des hypothèses raciale et historique. Il est en effet requis pour l'adaptation sociale que les chants puissent être appris jeunes ou dans la vie adulte et que les dialectes résultent de modifications du comportement individuel en réponse à des interactions sociales (Payne 1981). Ces résultats sont primordiaux et nous laissent penser que les mâles apprennent leur chant court après dispersion dans les colonies et surtout qu'ils gardent la possibilité de modifier ce chant court tout au long de leur vie, en l'ajustant aux chants des groupes sociaux qu'ils rejoignent et à la dérive continue de ces chants.

Les dialectes chez les deux espèces de caciques observées sont communs aux colonies proches les unes des autres. Nous savons qu'à la tombée de la nuit les individus de plusieurs colonies d'une même espèce se regroupent en dortoirs, qui sont souvent polyspécifiques (Feekes 1981; Jaramillo & Burke 1999; nos observations). De nombreuses vocalisations sont produites aux dortoirs, et notamment des cris de contact et des chants courts (nos observations). Les échanges et apprentissages vocaux entre individus peuvent donc avoir lieu aux colonies mêmes mais aussi dans les dortoirs au contact de membres d'autres colonies. Une étude approfondie des vocalisations produites dans les dortoirs pourrait nous apporter des informations quant aux processus d'apprentissage et de transmission des dialectes entre individus de colonies voisines. Une production de variantes dialectales différentes au sein d'un même dortoir en serait une indication, et nos premières observations de terrain vont dans ce sens.

6.3 Fonction des dialectes

Grâce à notre étude, nous savons que pour ces deux espèces les dialectes sont portés par des vocalisations spécialisées, utilisées dans la communication entre mâles. Nous pouvons maintenant contribuer aux hypothèses concernant la fonction des dialectes.

L'hypothèse d'une fonction d'adaptation sociale des dialectes est toujours d'actualité et privilégiée dans différentes études assez récentes (pies : Brown & Farabaugh 1997; étourneaux : Hausberger 1997). Parmi les différentes hypothèses d'adaptation sociale proposées, l'hypothèse du « mot de passe », proposée à l'origine par Feekes (1977), stipule que les individus d'une colonie peuvent identifier les intrus sur la base de leur dialecte et peuvent ainsi les chasser. La diffusion de chants courts enregistrés à différentes distances de la colonie a produit des résultats originaux (chapitre 5 : article n°3) qui nous permettent de rejeter cette hypothèse du « mot de passe » au sens que lui donne Feekes. La diffusion de variantes d'origines très éloignées a entraîné une baisse de la production vocale totale des colonies, et, après un délai de 60 secondes, une augmentation de la production de la note 'IS', qui est précisément la première note des chants courts. Aucune vocalisation d'alarme et aucun mouvement de fuite ou d'éloignement n'a été enregistré au cours de ces diffusions de chants courts par haut-parleurs ; aucune approche ou agression envers le haut-parleur n'a non plus été observée, alors que c'est souvent le cas chez des espèces territoriales. Cette absence d'agression tend à montrer que le dialecte étranger ne conduit pas à l'expulsion des intrus comme le suggère l'hypothèse du « mot de passe » sensu Feekes (1977) et nous permet donc de la réfuter.

Cette réaction non agressive est encore ici en faveur de l'hypothèse d'adaptation sociale nécessitant des relations intra sexuelles fortes et une dispersion des individus entre colonies. Les variantes dialectales d'origine éloignée sont supposées perçues comme étrangères et entraînant d'abord une réaction de surprise chez les mâles des colonies testées, qui se traduit

par une période de forte baisse des vocalisations (« silence »). Un résultat similaire (« réaction de surprise » marquée par le silence) a été montré chez les femelles adultes de Mone de Campbell lorsqu'elles entendent une ancienne variante de leur cri de contact qui n'est plus celle actuellement utilisée dans le groupe (*Cercopithecus campbelli campbelli* : Lemasson et al. 2003) mais aussi chez les étourneaux sansonnets en réaction à l'audition d'une variante dialectale étrangère (*Sturnus vulgaris* : Adret-Hausberger 1982). Chez les caciques cul-jaune la première note du chant court (note '1S'), souvent répétée une seconde fois, est la plus stéréotypée de ce chant. Cette émission de la seule première note du chant court, ainsi « tronqué » en réponse au chant d'un mâle « étranger », peut être interprétée comme une tentative d'engagement de la communication « en chant court » avec ce mâle. C'est peut-être une incitation à répéter le chant court, ce que pourraient tester des expériences de diffusion de la note 1S.

Pour conclure, nos résultats portant sur les dialectes chez deux espèces proches d'ictéridés sont en faveur d'une hypothèse d'adaptation sociale. En effet, de nombreux prérequis à cette hypothèse sont vérifiés chez ces deux espèces :

1/ Il n'y a pas de relation entre l'habitat et les dialectes.

2/ Concernant la structure de la population dialectale : la dispersion des individus semble très probable, aucune agression n'est observée entre les mâles. Les aires dialectales sont conservées d'une année à l'autre. Les dialectes locaux changent en une année voire moins.

3/ Ces espèces sont hautement sociales, vivant constamment en promiscuité multi-mâles multi-femelles, et formant des dortoirs polyspécifiques regroupant plusieurs colonies au crépuscule.

4/ Le chant portant les variations dialectales est un chant intra sexuel de communication entre mâles.

Certaines informations complémentaires seraient utiles pour tester plus avant notre hypothèse d'adaptation sociale pour les dialectes du chant court chez les *Cacicus*. C'est le cas pour la dispersion des adultes (erratisme) et des juvéniles. Le baguage était difficile dans les conditions de nos missions, il serait bon de mener des campagnes de baguage pour des colonies qui sont connues comme étant très stables d'une année à l'autre (occupant régulièrement le même arbre).

Dans la partie suivante, nous soulignerons les caractéristiques qui font de la lignée des caciques un groupe très favorable au test des hypothèses concernant le lien entre organisation sociale et modalités de communication vocale.

6.4 Intérêt des caciques pour l'étude de l'évolution des vocalisations à fonction sociale

De nombreuses espèces d'Ictéridés présentent des systèmes sociaux divers allant de couples solitaires à de larges colonies multi-mâles/multi-femelles et à des colonies de type harem mono-mâle. Leur étude comparative avec une référence phylogénétique pourrait contribuer grandement à tester l'hypothèse d'une évolution du comportement vocal liée à l'évolution sociale, en particulier par la recherche de dialectes à fonction sociale chez les espèces les plus grégaires, dans les vocalisations de l'un au l'autre sexe. L'étude de deux grands caciques (cacique huppé : *Psarocolius decumanus*, et cacique vert : *Psarocolius viridis*, ou *Gymonstinops viridis*) très répandus en Guyane française et dont les colonies sont des harems mono-mâle, pourrait en être la première étape. De nombreux enregistrements de ces espèces sur le terrain mais aussi en zoos ont été effectués au cours de cette thèse et lors de missions précédentes. Les mâles produisent un seul type de chant associé à une parade gestuelle et servant à la fois à la communication inter sexuelle et intra sexuelle. Ce chant est complexe, possédant une première note trillée modulée suivie d'une série de notes courtes plus ou moins

répétées (Jaramillo & Burke 1999; et nos observations). Nos premières analyses montrent qu'un type de chant est favorisé par un mâle dans une colonie, mais d'autres mâles peuvent parfois posséder cette variante dans la même colonie ou dans une colonie très proche, tandis qu'un même mâle peut produire deux variantes très différentes. Cependant un même chant très original peut être émis plusieurs années de suite à la même colonie par un individu dominant, qui est peut-être le même individu.

Une première phylogénie moléculaire des Ictéridés a été proposée par Price et Lanyon (2004) et la description succincte de la morphologie et du chant des espèces est disponible (Jaramillo & Burke 1999). Nous présentons ici une partie de cette phylogénie (Figure 19).

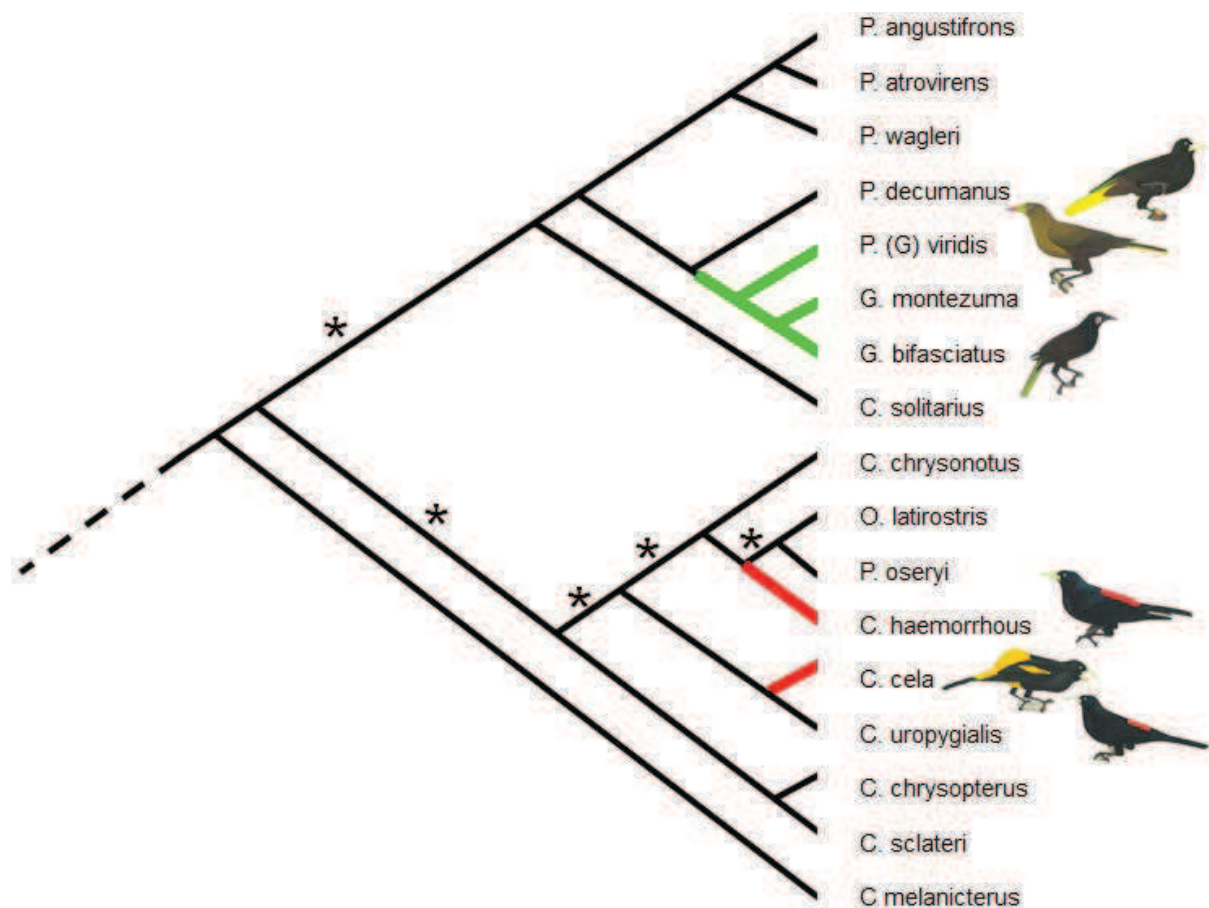


Figure 19 : Une partie de la phylogénie moléculaire de Price et Lanyon (2002) avec la position des quatre espèces guyanaises *Cacicus cela*, *Cacicus haemorrhous*, *Psarocolius decumanus* et *Psarocolius viridis*, ainsi que les espèces proches parentes *Gymnostinops bifasciatus* et *Cacicus uropygialis*.

L'espèce *Psarocolius viridis* apparaît plus proche parente du groupe des *Gymnostinops* que de *Psarocolius decumanus* et des autres *Psarocolius* (ce que confirme la morphologie externe ; notamment, *P. viridis* et tous les *Gymnostinops* présentent un bec bicolore à pointe rouge, alors que les becs des autres caciques et *Psarocolius* sont blanchâtres uniformes ; ainsi l'espèce *Psarocolius viridis* pourrait être nommée *Gymnostinops viridis* dans une classification strictement monophylétique). En ce qui concerne les *Cacicus*, les espèces *C. cela* et *C. haemorrhous* ne sont pas contiguës sur cette phylogénie : deux nœuds internes les séparent, mais cette position phylogénétique n'est que faiblement supportée. Du côté des *Cacicus* plusieurs espèces ont une position instable dans cette phylogénie, et des sous-groupes sont mal supportés (valeurs de bootstrap inférieures à 65, contre 90 à 100 pour la plupart des autres clades). Il est remarquable que *Cacicus uropygialis*, qui est morphologiquement très semblable à *C. haemorrhous* (noir à croupion rouge), est situé près de *C. cela* dans la phylogénie, ce qui suggère une erreur de position pour *C. haemorrhous*. La figure 20 ne montre que les clades les mieux supportés dans cette phylogénie moléculaire, et les espèces *C. cela* et *C. haemorrhous* y apparaissent comme pouvant être proches parentes dans certaines des topologies équivraisemblables.

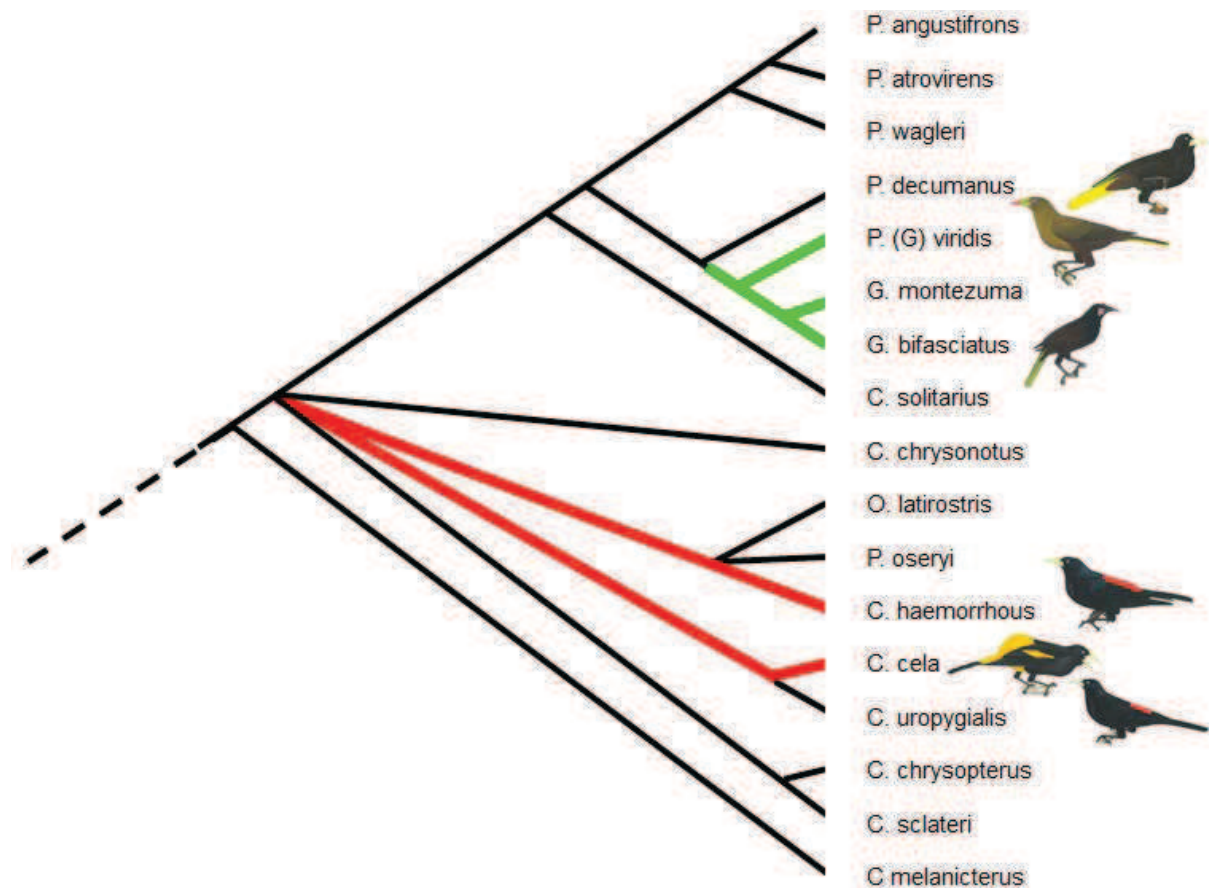


Figure 20 : Phylogénie réduite montrant les clades les mieux supportés

Les deux espèces présentent des similarités structurelles frappantes dans leurs vocalisations : la présence d'un chant court de structure comparable, comme le montre notre étude, et la présence d'un chant long de parade basé sur des motifs répétés et associé à une posture typique. Ces similarités tendent à supporter une proximité phylogénétique étroite de ces deux espèces, et de tels comportements pourraient être intégrés à l'analyse phylogénétique. Les vocalisations et les comportements associés à ces vocalisations peuvent être de bons marqueurs phylogénétiques, y compris chez les vertébrés, comme le montre une étude récente chez les cervidés (Cap et al. 2008).

La phylogénie elle-même offre un support de choix pour l'étude comparative de l'évolution sociale et vocale (sans que cela entraîne de raisonnement tautologique même si le

comportement a contribué à la construction phylogénétique : Deleporte 1993). Chez *C. haemorrhous*, les deux premières notes du chant court sont invariables entre dialectes et très similaires au cri de contact de cette espèce (Figure 21 a, b).

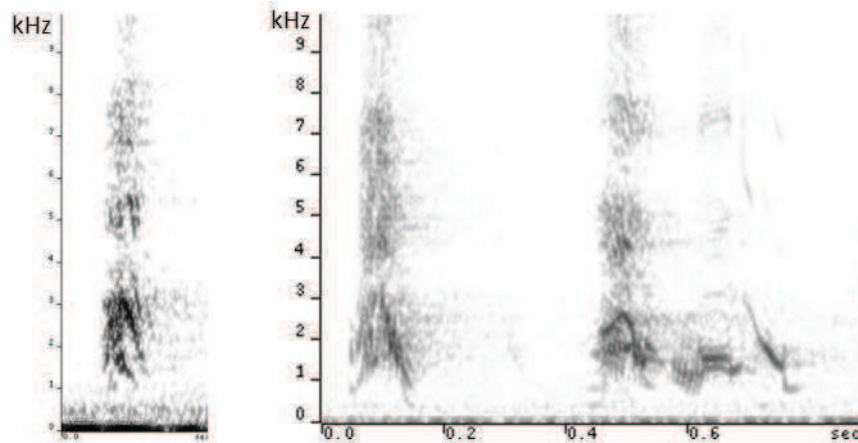


Figure 21 : A gauche, cri de contact d'un cacique cul-rouge et à droite un chant court d'un individu de la même espèce.

Chez *C. cela*, les deux premières notes du chant court sont variables entre dialectes et sensiblement différentes du cri de contact (Figure 22), mais l'analyse simultanée de ces vocalisations ne permet pas de distinguer les cris de contact des deux espèces et les premières notes du chant court de *C. haemorrhous* (Figure 23, Du Bosq 2009).

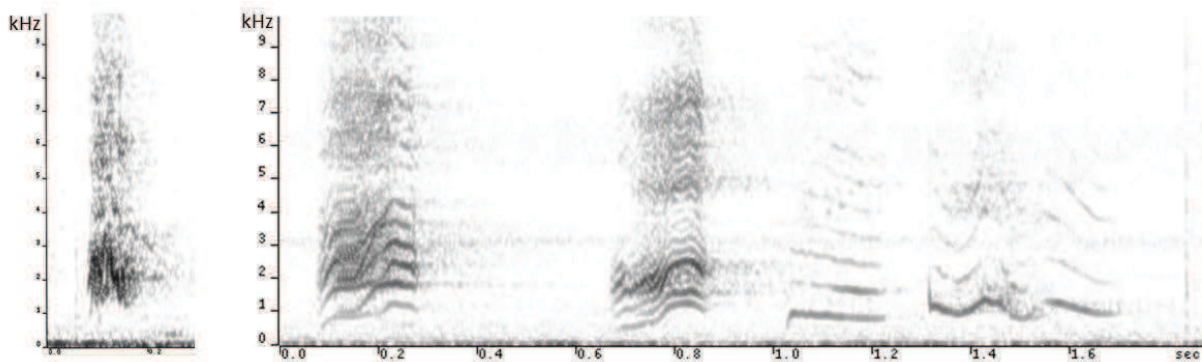


Figure 22 : A gauche, cri de contact d'un cacique cul-jaune et à droite un chant court d'un individu de la même espèce.

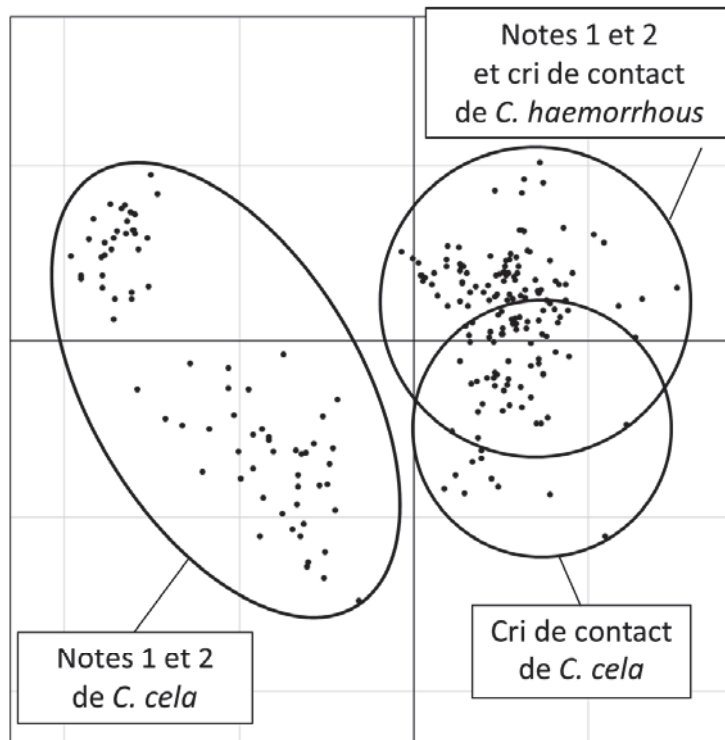


Figure 23 : Analyse combinée des cris de contact et des 2 premières syllabes du chant court chez *C. cela* et *C. haemorrhous*. ACP sur 3 mesures de fréquences : début, maximale et finale (Du Bosq 2009).

Cette similarité et la proximité phylogénétique des deux espèces suggère que ce chant court à fonction sociale aurait son origine dans une répétition rythmée du cri de contact, comme un « chant de contact », et que cette structure aurait été mieux conservée chez *C. haemorrhous* que chez *C. cela* où la première note est différente du cri de contact, et dont la répétition n'est pas systématique.

La phylogénie des caciques montre également une évolution cohérente des organisations sociales de type harem et de type promiscuité multi-mâles multi-femelles à partir d'un état ancestral solitaire (Figures 24 et 25).

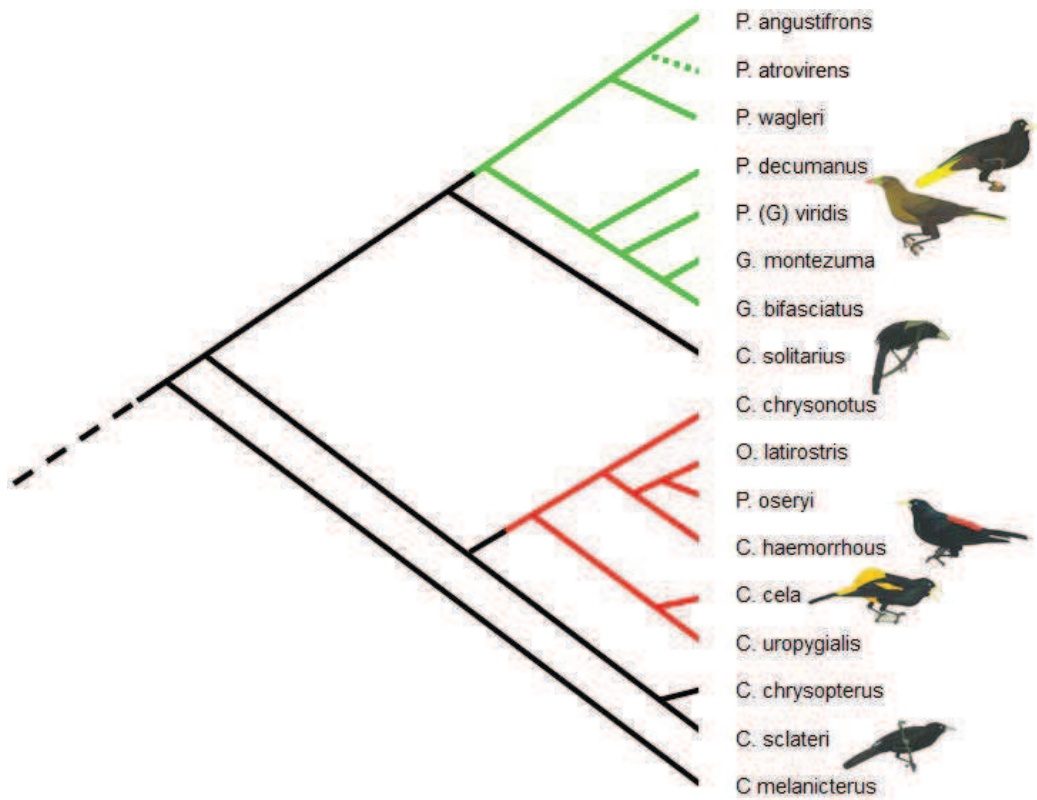


Figure 24 : Une partie de la phylogénie moléculaire de Price et Lanyon (2002) avec la position des quatre espèces guyanaises *Cacicus cela*, *Cacicus haemorrhous*, *Psarocolius decumanus* et *Psarocolius viridis*, ainsi que les espèces solitaires *Cacicus solitarius* et *Cacicus sclateri*. En vert : organisation sociale de type harem, en rouge : organisation sociale de type multi-mâles multi-femelles.

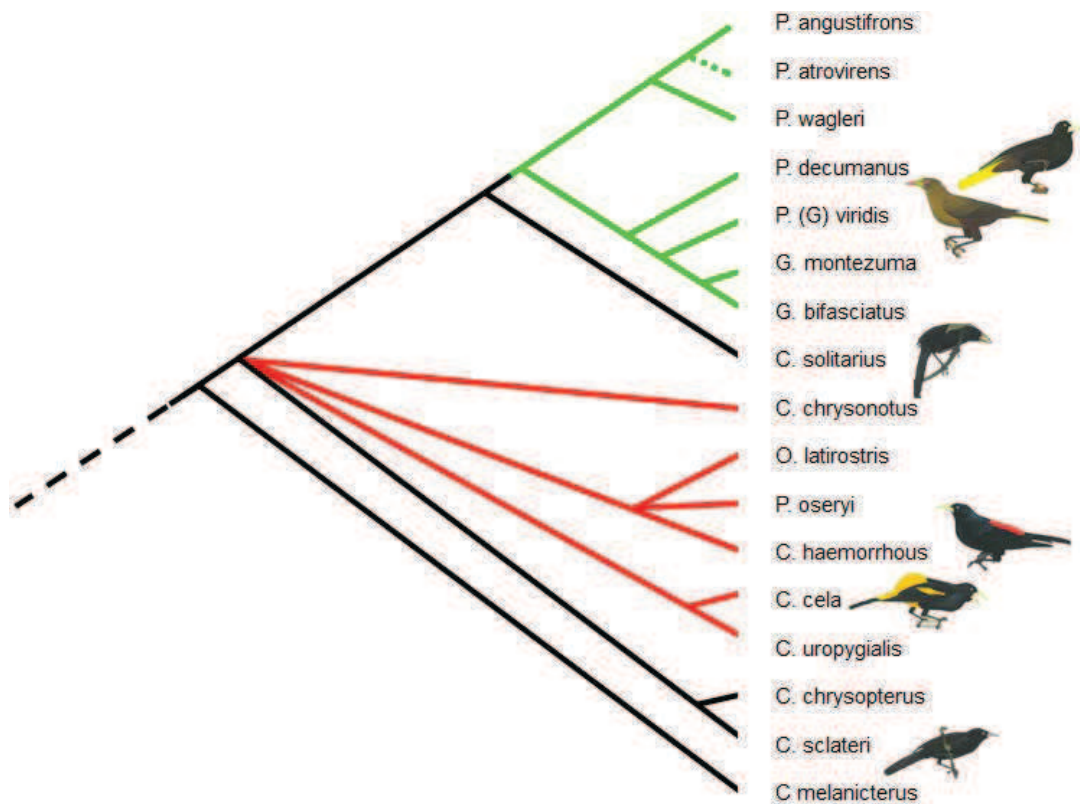


Figure 25 : Phylogénie réduite montrant les clades les mieux supportés

L'analyse de la structure sociale demande à être étudiée plus en détails chez la plupart des espèces, mais cette lignée apparaît comme très favorable à la poursuite de l'étude de l'évolution de la communication vocale en lien avec l'évolution sociale.

Conclusions

Le premier apport de notre travail est la description très précise du chant court, déjà connu chez *C. cela*, mais découvert et décrit ici pour la première fois chez *C. haemorrhous*. Ensuite, nous avons montré que ces chants courts présentaient chez les deux espèces des dialectes à distribution spatiale restreinte, et évolution temporelle rapide. Enfin, nous avons montré expérimentalement sur le terrain la capacité des *C. cela* à discriminer les dialectes familiers des dialectes étrangers. Bien que nous n'ayons pas pu baguer et observer individuellement les oiseaux, nos analyses des vocalisations émises par les groupes coloniaux montrent qu'ils différencient les dialectes entendus. Nous avons notamment découvert leur manière singulière de répondre à l'audition de chants courts étrangers : un silence, suivi d'émissions accrues de la première note de leur chant court à fonction de communication entre mâles.

L'étude des dialectes vocaux chez les animaux a toujours pour perspective ultime la meilleure compréhension générale de l'origine et de la fonction des variantes dialectales, y compris dans l'espèce humaine. L'hypothèse généralement défendue postule que l'évolution du langage se produit en lien étroit avec l'évolution du système social, et que le langage peut avoir été modelé, dans sa structure, son organisation et sa pragmatique, par des contraintes et des besoins sociaux. Il faut évidemment se garder d'extrapoler hâtivement à partir de l'observation de phénomènes vocaux similaires à l'existence de processus neurologiques et cognitifs semblables. Les dialectes linguistiques chez l'Homme peuvent au plus être caractérisés par des variantes lexicales (répertoire), sémantiques (le sens des mots),

syntaxiques (le sens de l'ordonnement des phrases) et l'accent (la modulation rythmique, mélodique et le timbre pour l'expression des mêmes mots). Des études ont pointé des similarités, pas seulement sur la forme, mais aussi concernant la fonction entre les dialectes humains et des oiseaux chanteurs (Chambers 2003 ; Moulton 1985). Dans le cas des dialectes du chant court des caciques, il nous semble que l'analogie la plus pertinente concerne « l'accent » du chant court, que les individus perçoivent toujours comme un chant court (ils répondent dans le même registre du répertoire, notamment par un chant court tronqué) mais qu'ils différencient en chant court familier ou non familier du fait de différences temporelles (rythmes), de fréquences et peut-être aussi de distribution de puissances (timbre). Le simple ajout ou la suppression de notes peut, à priori, difficilement être considéré comme une proto-syntaxe (comme dans l'étude réalisée chez les mones de Campbell *Cercopithecus campbelli* Ouattara et al. 2009), et seules des expériences poussées pourraient montrer si certaines notes seraient assimilables à une sorte de « lexique » ayant une signification particulière, ou pourraient plus simplement servir de critères de reconnaissance individuelle.

CHAPITRE 7

BIBLIOGRAPHIE



- Adret-Hausberger, M.** 1982. Social influences on the whistled songs of starlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 241–246.
- Adret-Hausberger, M.** 1983. Variations dialectales des sifflements de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **62**, 55–71.
- Avery, M. & Oring, L. W.** 1977. Song Dialects in the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *The Condor*, **79**, 113.
- Baker, M. C.** 1975. Song Dialects and Genetic Differences in White-Crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution*, **29**, 226.
- Baker, M. C., Thompson, D. B. & Sherman, G. L.** 1981. Neighbor/Stranger Song Discrimination in White-Crowned Sparrows. *The Condor*, **83**, 265.
- Baptista, L. F.** 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white crowned sparrow. *University of California Publications in Zoology*, **105**, 1–52.
- Baptista, L. F.** 1977. Geographic Variation in Song and Dialects of the Puget Sound White-Crowned Sparrow. *The Condor*, **79**, 356.
- Barker, M. & Rayens, W.** 2003. Partial least squares for discrimination. *Journal of Chemometrics*, **17**, 166–173.
- Beecher, M. D. & Brenowitz, E. A.** 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 143–149.
- Bergman, G.** 1980. Die veränderung der Gesangmelodie der Kohlmeise *Parus major* in Finnland and Schweden. *Ornis fennica*, **57**, 97–111.
- Bertram, B.** 1970. The vocal behaviour of the Indian hill myna, *Gracula religiosa*.
- Blumenrath, S. H., Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B.** 2007. Vocal neighbour–mate discrimination in female great tits despite high song similarity. *Animal Behaviour*, **73**, 789–796.
- Brackenbury, J. H.** 1982. The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. In: *Acoustic communication in birds I*, Kroodsma D.E. & Miller E.H. edn. pp. 53–94. New-York: Academic Press.
- Brainard, M. S. & Doupe, A. J.** 2002. What songbirds teach us about learning. *Nature*, **417**, 351–358.
- Briefer, E., Rybak, F. & Aubin, T.** 2008. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, **76**, 1319–1325.
- Brindley, E. L.** 1991. Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, **41**, 503–512.
- Brooks, R. J. & Falls, J. B.** 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. III. Song features used in individual recognition. *Canadian Journal of Zoology*, **53**, 1749–1761.

- Brown, E. D. & Farabaugh, S. M.** 1997. Vocal sharing in avian groups. In: *Social Influences on Vocal Development*, pp. 98–127. Cambridge University Press.
- Brown, C. H., Gomez, R. & Waser, P. M.** 1995. Old world monkey vocalizations: adaptation to the local habitat? *Animal Behaviour*, **50**, 945–961.
- Byers, B.** 1995. Song Types, repertoires and song variability in a population of Chestnut-Sided Warblers. *Condor*, **97**, 390–401.
- Byers, B.** 1996a. Geographic variation of song form within and among Chestnut-sided Warbler populations. *Auk*, **113**, 288–299.
- Byers, B.** 1996b. Messages encoded in the songs of chestnut-sided warblers. *Animal Behaviour*, **52**, 691–705.
- Cap, H., Deleporte, P., Joachim, J. & Reby, D.** 2008. Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistics*, **24**, 917–931.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B.** 1995. *Bird song: Biological themes and variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Catchpole, C. K. & Slater, P.** 2008. *Bird song biological themes and variations*. 2nd edn. Cambridge: Cambridge university press.
- Darwin, C.** 1871. *The Descent of Man of Selection in Relation to Sex*. John Murray edn. London.
- Dejean, S., Gonzalez, I. & Le Cao, K.-A.** 2012. mixOmics: Omics Data Integration Project. R package version 4.0-2,
- Du Bosq, S.** 2009. Caractéristiques spécifiques et dialectes dans le chant court du mâle de deux caciques grégaires, *Cacicus cela cela* et *Cacicus haemorrhous haemorrhous* (Icteridae, Aves). *Rapport de Master 2 cah. Université de Rennes 1.*,
- Dufty, A. M. & Hanson, A.** 1999. Vocal and Behavioral Responses of Brown-Headed Cowbirds to Flight Whistles from Different Dialects. *The Condor*, **101**, 484–492.
- Eriksson, D. & Wallin, L.** 1986. Male bird song attracts females — a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 297–299.
- Espmark, Y. O. & Lampe, H. M.** 1993. Variations in the Song of the Pied Flycatcher Within and Between Breeding Seasons. *Bioacoustics*, **5**, 33–65.
- Falls, J. B.** 1982. Individual recognition by sound in birds. In: *Acoustic communication in birds II*, Kroodsma D.E. & Miller E. H. edn. pp. 237–274. New York: Academic Press.
- Falls, J. B. & Brooks, R. J.** 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology*, **53**, 1412–1420.
- Falls, J. B. & McNicholl, M. K.** 1979. Neighbor–stranger discrimination by song in male blue grouse. *Canadian Journal of Zoology*, **57**, 457–462.

- Feekes, F.** 1977. Colony specific song in *Cacicus cela* (Icteridae, Aves). The password hypothesis. *Ardea*, **65**, 197–202.
- Feekes, F.** 1981. Biology and colonial organization of two sympatric caciques, *Cacicus c. cela* and *Cacicus h. haemorrhous* (Icteridae, Aves) in Suriname. *Ardea*, **69**, 83–107.
- Feekes, F.** 1982. Song Mimesis within Colonies of *Cacicus c. cela* (Icteridae, Aves). A Colonial Password?1). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **58**, 119–152.
- Fisher, R. A.** 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annual Eugenics*, **7**, 179–188.
- Fisher, J.** 1954. Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a process*, Huxley J., Hardy A. C. & Ford E. B. edn. pp. 71–83. London: Allen and Unwin.
- Forstmeier, W.** 2004. Female resistance to male seduction in zebra finches. *Animal Behaviour*, **68**, 1005–1015.
- Forstmeier, W.** 2007. Do Individual Females Differ Intrinsically in Their Propensity to Engage in Extra-Pair Copulations? *PLoS ONE*, **2**, e952.
- Gahr, M. & Güttingery, H.-R.** 1986. Functional Aspects of Singing in Male and Female *Uraeginthus bengalus* (Estrildidae). *Ethology*, **72**, 123–131.
- Gautier, J. P.** 1988. Interspecific afficiencies among guenons as deduced from vocalizations. In: *A primate radiation: Evolutionary biology of the African guenons*, pp. 194–226. Cambridge: Cambridge University Press.
- Geladi, P. & Kowalski, B. R.** 1986. Partial least-squares regression: a tutorial. *Analytica Chimica Acta*, **185**, 1–17.
- Gibson, R. M.** 1989. Field playback of male display attracts females in lek breeding sage grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **24**, 439–443.
- Gil, D., Cobb, J. L. S. & Slater, P. J. B.** 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, **62**, 689–694.
- Godard, R. & Wiley, R. H.** 1995. Individual recognition of song repertoires in two wood warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 119–123.
- Goldberg, J.** 1998. *Les sociétés animales : communication, hiérarchie, territoire, sexualité ...*
- Grant, B. R.** 1984. The significance of song variation in a population of Darwin's finches. *Behaviour*, **89**, 90–116.
- Groschupf, K.** 1985. Changes in five-striped sparrow song in intra- and intersexual contexts. *Wilson Bulletin*, **97**, 102–105.
- Guyomarc'h, J. C.** 1995. *Abrégés d'Ethologie*. Masson edn.
- Hardouin, L. A., Tabel, P. & Bretagnolle, V.** 2006. Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour*, **72**, 105–112.

- Hausberger, M.** 1997. Social influences on song acquisition and sharing in the European starling (*Sturnus vulgaris*). In: *Social Influences on Vocal Development*, pp. 128–156. Cambridge University Press.
- Hausberger, M. & Guyomarc'h, J. C.** 1981. Contribution à l'étude des vocalisations territoriales sifflées chez l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* en Bretagne. *Biology of Behaviour*, **6**, 79–98.
- Haverschmidt, F.** 1972. More Notes on Interspecific Cacique and Oropendola Colonies in Surinam. *The Auk*, **89**, 676.
- Henry, L., Bourguet, C., Coulon, M., Aubry, C. & Hausberger, M.** 2013. Sharing mates and nest boxes is associated with female “friendship” in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Journal of Comparative Psychology*, **127**, 1–13.
- Hervé, M.** 2012. RVAideMemoire: Diverse basic statistical and graphical functions. R package version 0.9-10. <http://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.
- Houdelier, C., Hausberger, M. & Craig, A. J. F. K.** 2012. Songs of two starling species: common traits versus adaptations to the social environment. *Naturwissenschaften*, **99**, 1051–1062.
- Ince, S. A., Slater, P. J. B. & Weismann, C.** 1980. Changes with Time in the Songs of a Population of Chaffinches. *The Condor*, **82**, 285.
- Jaramillo, A. & Burke, P.** 1999. *New world blackbirds*. Cristopher Helm A&C Black edn. London.
- Johnson, L. S. & Searcy, W. A.** 1996. Female attraction to male song in house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, **133**, 357–366.
- Kim, K. W. & Park, S. R.** 1993. Intraindividual and interindividual variations of stereotyped songs in gray-headed bunting *Emberiza fucata*. *Korean journal of zoology*, **36**, 476–486.
- King, J. R.** 1972. Variation in the Song of the Rufous-Collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in Northwestern Argentina. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **30**, 344–373.
- King, A. P. & West, M. J.** 1977. Species identification in the North American cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science*, **195**, 1002–1004.
- Kreutzer, M.** 1974. Stereotypie et variations dans les chants de proclamation territoriale chez le Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Rev. Comp. Anim.*, **8**, 270–286.
- Kroodsma, D. E., Bereson, R. C., Byers, B. E. & Minear, E.** 1989. Use of song types by the Chestnut-sided Warbler: evidence for both intra- and inter-sexual functions. *Canadian Journal of Zoology*, **67**, 447–456.
- Lachlan, R. F. & Slater, P. J. B.** 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour*, **65**, 957–969.
- Lambrechts, M. M. & Dhondt, A. A.** 1995. Individual Voice Discrimination in Birds. In: *Current Ornithology*, Current Ornithology (Ed. by D. M. Power), pp. 115–139. Springer US.

- Leader, N., Wright, J. & Yom-Tov, Y.** 2002. Dialect Discrimination by Male Orange-Tufted Sunbirds (*Nectarinia osea*): Reactions to Own vs. Neighbor Dialects. *Ethology*, **108**, 367–376.
- Leger, D. W., Mountjoy, D. J. & Nelson, D. A.** 2003. Geographic variation in song of the bright-rumped attila (*Tyrannidae: Attila spadiceus*): Implications for species status. *The Auk*, **120**, 69–74.
- Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S. & Del Negro, C.** 2008. Individual Signature in Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. *Ethology*, **114**, 425–435.
- Lehtonen, L.** 1983. The changing song patterns of the great tits *Parus major*. *Ornis fennica*, **60**, 16–21.
- Lemasson, A., Gautier, J.-P. & Hausberger, M.** 2003. Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *Comptes Rendus Biologies*, **326**, 1185–1193.
- Locke, J. L. & Snow, C.** 1997. Social influence on vocal learning in human and nonhuman primates. In: *Social Influences on Vocal Development*, pp. 274–292. Cambridge University Press.
- Lovell, S. F. & Lein, M. R.** 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology*, **15**, 799–804.
- Lovell, S. F. & Lein, M. R.** 2005. Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 623–630.
- Marler, P.** 1965. Communication in monkeys and apes. In: *Primate behaviour*, De Vor I edn. Holt, Rinehart and Winston pp. 1–52. New York.
- Marler, P.** 1970. A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **71**, 1–25.
- 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.
- 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.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E.** 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 97–100.
- Mountjoy, J. D. & Lemon, R. E.** 1995. Extended song learning in wild European starlings. *Animal Behaviour*, **49**, 357–366.

- Mundinger, P. C.** 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: *Acoustic communication in birds*, Donald E. Kroodsma & E.H. Miller edn. pp. 147–208. New York: Academic Press.
- Nelson, D. A., Hallberg, K. I. & Soha, J. A.** 2004. Cultural Evolution of Puget Sound White-Crowned Sparrow Song Dialects. *Ethology*, **110**, 879–908.
- Nicholson, J. S., Buchanan, K. L., Marshall, R. C. & Catchpole, C. K.** 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour*, **74**, 1585–1592.
- Nottebohm, F.** 1969. The Song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and Evaluation of a System of Dialects. *The Condor*, **71**, 299–315.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E.** 1978. Relationship between Song Repertoire and Age in the Canary, *Serinus canarius*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **46**, 298–305.
- Ouattara, K., Lemasson, A. & Zuberbühler, K.** 2009. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 22026–22031.
- Payne, R. B.** 1981. Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: *Natural selection and social behaviour, research and new theories*, R.D. Alexander, R.D. & D. W. Tinkle edn. pp. 108–120. New York: Chiron Press.
- Payne, R. B.** 1983. The social context of song mimicry: Song-matching dialects in indigo buntings (*Passerina cyanea*). *Animal Behaviour*, **31**, 788–805.
- Payne, R. B.** 1985. Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata* and *V. purpurascens* at Lochinvar National Park, Zambia. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **70**, 1–44.
- Payne, R. B. & Payne, K.** 1977. Social Organization and Mating Success in Local Song Populations of Village Indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **45**, 113–173.
- Payne, R. B. & Payne, L. L.** 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning bird songs. In: *Social influences on vocal development*, pp. 57–84. Cambridge: Cambridge University Press.
- Podos, J.** 2007. Discrimination of geographical song variants by Darwin's finches. *Animal Behaviour*, **73**, 833–844.
- Podos, J. & Warren, P. S.** 2007. The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. In: Vol Volume 37 pp. 403–458. Academic Press.
- Poulsen, H.** 1951. Inheritance and Learning in the Song of the Chaffinch (*Fringilla Coelebs* L.). *Behaviour*, **3**, 216–242.
- Price, J. J. & Lanyon, S. M.** 2004. Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques. *Behavioral Ecology*, **15**, 485–497.

- R Development Core Team.** 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Richard, J.-P.** 1991. Sound Analysis and Synthesis Using an Amiga Micro-Computer. *Bioacoustics*, **3**, 45–60.
- Richards, D. G. & Wiley, R. H.** 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American naturalist*, 381–399.
- Riebel, K.** 2003. The “Mute” Sex Revisited: Vocal Production and Perception Learning in Female Songbirds. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol Volume 33 pp. 49–86. Academic Press.
- Robinson, S. K.** 1985. Coloniality in the yellow-rumped cacique as a defense against nest predators. *The Auk*, **102**, 507–519.
- Rothstein, S. I. & Fleischer, R. C.** 1987. Vocal Dialects and Their Possible Relation to Honest Status Signalling in the Brown-Headed Cowbird. *The Condor*, **89**, 1.
- Simmons, A., Popper, A. N. & Fay, R. R.** 2003. *Acoustic Communication*. Springer.
- Slater, P. J. B.** 1985. White rats and general theories. *Behavioral and Brain Sciences*, **8**, 115–116.
- Slater, P. J. B.** 1986. The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology & Evolution*, **1**, 94–97.
- Slater, P. J. B.** 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology & Evolution*, **1**, 19–46.
- Smith, W. J.** 1963. Vocal communication of information in birds. *The American naturalist*, **97**, 117–125.
- Smith, W. J.** 1965. Message, meaning and context in ethology. *The American naturalist*, 405–409.
- Smith, W. J.** 1969. Messages of vertebrates communication. *Science*, **165**, 145–150.
- Snowdon, C. T. & Hausberger, M.** 1997. *Social influences on vocal development*. Cambridge University Press.
- Sorjonen, J.** 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). *Behaviour*, **102**, 196–212.
- Stoddard, P. K., Beecher, M. D., Horning, C. L. & Campbell, S. E.** 1991. Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **29**, 211–215.
- Suthers, R. A.** 1990. Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature*, **347**, 473–477.

- Temeles, E. J.** 1990. Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**, 57–63.
- Temeles, E. J.** 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, **47**, 339–350.
- Thielcke, G.** 1969. Geographic variation in bird vocalizations. In: *Bird vocalizations*, pp. 311–339. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thorpe, W. H.** 1958. The Learning of Song Patterns by Birds, with Especial Reference to the Song of the Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, **100**, 535–570.
- Thorpe, W. H.** 1961. *Bird song*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tomback, D. F., Thompson, D. B. & Baker, M. C.** 1983. Dialect discrimination by White-crowned Sparrows: reactions to near and distant dialects. *The Auk*, 452–460.
- Tostain, O., Dujardin, J. L., Erard, C. & Thiollay, J. M.** 1992. *Oiseaux de Guyane*.
- Tyack, P. L. & Sayigh, L. S.** 1997. Vocal learning in cetaceans. In: *Social Influences on Vocal Development*, pp. 208–233. Cambridge university press.
- Vallet, E., Kreutzer, M. L., Beme, I. & Kiosseva, L.** 1997. Sexy’syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production. *Adv. Ethol*, **32**, 132.
- Weary, D. M., Lemon, R. E. & Perreault, S.** 1992. Song repertoires do not hinder neighbor-stranger discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 441–447.
- Wei, M., Lloyd, H. & Zhang, Y.** 2011. Neighbour–stranger discrimination by Yellow-bellied Tit *Parus venustus*: evidence for the “dear-enemy” effect. *Journal of Ornithology*, **152**, 431–438.
- Wiley, R. H.** 2005. Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour*, **70**, 237–247.
- Williams, H.** 2004. Birdsong and singing behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**, 1–30.
- Wold, S., Sjöström, M. & Eriksson, L.** 2001. PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, **58**, 109–130.
- Wright, T. F. & Dorin, M.** 2001. Pair Duets in the Yellow-Naped Amazon (*Psittaciformes*: *Amazona auropalliata*): Responses to Playbacks of Different Dialects. *Ethology*, **107**, 111–124.
- Wright, T., Dahlin, C. & Salinas-Melgoza, alejandro.** 2008. Stability and change in vocal dialects of the yellow-naped amazon. *Animal behaviour*, **76**, 1017–1027.
- Zann, R.** 1993. Structure, Sequence and Evolution of Song Elements in Wild Australian Zebra Finches. *The Auk*, **110**, 702–715.

Zann, R. 1997. Vocal learning in wild and domesticated zebra finches: signature cues for kin recognition or epiphenomena? In: *Social influences on vocal development*, pp. 85–97. Cambridge: Cambridge University Press.

VU :

Le Directeur de Thèse
(Deleporte Pierre)

VU :

Le Responsable de l'École Doctorale

VU pour autorisation de soutenance

Rennes, le

Le Président de l'Université de Rennes 1

Guy CATHELINÉAU

VU après soutenance pour autorisation de publication :

Le Président de Jury,

Distribution spatiale, stabilité et perception des dialectes chez deux espèces d'oiseaux guyanais (*Cacicus cela* et *Cacicus haemorrhous*)

De nombreuses études portant sur les dialectes ont ouvert de nouvelles perspectives sur l'origine, le maintien et la fonction des dialectes chez les oscines. Trois hypothèses ont été formulées : le modèle historique (les dialectes résulteraient d'effets secondaires de l'apprentissage vocal), le modèle de spécialisation raciale (les dialectes résulteraient populations génétiquement distinctes) et le modèle d'adaptation sociale (les dialectes résulteraient d'apprentissages à fonction sociale). Les caciques cul-jaune (*Cacicus cela*) ont été un modèle pionnier pour la mise en évidence de dialectes sociaux. Paradoxalement, chez l'espèce voisine des caciques cul-rouge (*Cacicus haemorrhous*), les dialectes sont indiqués comme étant absents. Le but de cette étude est de vérifier l'existence de dialectes chez les *C. cela*, de rechercher leur présence chez les *C. haemorrhous*, d'étudier leur distribution spatiale et leur stabilité temporelle, et de tester expérimentalement (chez *C. cela*) leur perception par les membres de la colonie. L'intégralité de l'étude a été réalisée en Guyane Française sur des colonies de nidification. Les paramètres acoustiques temporels et de fréquence des chants courts produits par les mâles de chaque espèce ont été mesurés au cours de plusieurs années. Des expériences ont été menées, où des chants de différents dialectes ont été diffusés dans les colonies. Nous avons trouvé un chant court similaire à celui de *C. cela* chez *C. haemorrhous*. Nous avons confirmé la présence de dialectes de colonies proches chez *C. cela* et démontré leur présence pour la première fois chez *C. haemorrhous*. Les dialectes des deux espèces présentent une variation temporelle rapide, avec des dialectes différents chaque année au même endroit (différence plus marquée chez les *C. cela*). Les *C. cela* discriminent les dialectes de leur propre colonie des dialectes d'origine lointaine. Ils répondent notamment à ces derniers en produisant la première note de leur chant court. Ces résultats favorisent l'hypothèse d'adaptation sociale pour les dialectes chez ces deux espèces de *Cacicus*.

Spatial distribution, stability and perception of dialects in two French Guianese bird species (*Cacicus cela* and *Cacicus haemorrhous*)

Numerous studies of dialects opened new perspectives on the origin, sustained presence and function of dialects in oscine birds. Three hypotheses have been proposed: the historical model (dialects would be by-products of vocal learning), the racial specialization model (dialects would be due to genetic differences between populations) and the social adaptation model (dialects would result from socially adaptive learning processes). Yellow-rumped caciques (*Cacicus cela*) have been a pioneer model for evidencing social dialects. Paradoxically, dialects have been indicated as absent in the closely related species red-rumped caciques (*Cacicus haemorrhous*). This study aims to verify the existence of dialects in *C. cela*, seek after the presence of dialects in *C. haemorrhous*, study their spatial distribution and temporal stability, and test experimentally (in *C. cela*) their differential perception by colony members. The whole study was performed in French Guyana at nesting colonies. We measured timing and frequency acoustic parameters of short songs produced by males of both species during several years. We conducted experiments at colonies where we played back songs from different dialects. We found a colonial "short song" similar to that of *C. cela* in *C. haemorrhous*. We confirmed the presence of neighboring colony dialects in *C. cela* and we demonstrated their presence for the first time in *C. haemorrhous*. Dialects in both species show a fast temporal variation, with different dialects every year at the same place (difference more pronounced in *C. cela*). *C. cela* birds discriminate the dialects of their own colony from those of far distant origin. They notably answer the latter by voicing the first note of their short song. These results are in favor of the hypothesis of social adaptation for dialects in these two *Cacicus* species.